

Федеральное государственное бюджетное научное учреждение  
«Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений»

Среднерусский филиал Федерального государственного бюджетного научного  
учреждения «Федеральный научный центр имени И.В. Мичурина»

На правах рукописи

Зеленева

Юлия Витальевна

**ОБОСНОВАНИЕ ГЕНЕТИЧЕСКОЙ ЗАЩИТЫ ПШЕНИЦЫ  
ОТ ВРЕДНОСНЫХ БОЛЕЗНЕЙ В УСЛОВИЯХ  
ЦЕНТРАЛЬНО-ЧЕРНОЗЁМНОГО РЕГИОНА**

Шифр и наименование специальности:

**06.01.07 - защита растений**

Диссертация на соискание учёной степени

доктора биологических наук

Научный консультант:  
доктор биологических наук,  
профессор, академик РАН  
Афанасенко Ольга Сильвестровна

Пушкин - Санкт-Петербург, 2019

## ОГЛАВЛЕНИЕ

	Стр.
<b>Введение</b> .....	6
<b>Глава 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ</b> .....	27
Механизмы устойчивости пшеницы к возбудителям эпифитотийно опасных микозных болезней	
1.1 Характеристика патогенного комплекса грибов-микромикетов, возбудителей опасных и особо опасных болезней пшеницы в Российской Федерации.....	27
1.2 Биологические особенности возбудителей особо опасных микозных болезней пшеницы.....	45
1.2.1 Септориоз.....	45
1.2.2 Бурая ржавчина.....	49
1.2.3 Пыльная головня.....	52
1.2.4 Твёрдая головня.....	56
1.3 Генетическая детерминация устойчивости пшеницы к болезням.....	63
1.3.1 Генетический контроль устойчивости пшеницы к септориозу.....	64
1.3.1.1 Механизмы конституционального иммунитета пшеницы к септориозу.....	65
1.3.1.2 Идентифицированные гены устойчивости пшеницы к септориозу....	66
1.3.2 Генетический контроль устойчивости пшеницы к бурой ржавчине....	72
1.3.2.1 Идентифицированные гены устойчивости пшеницы к возбудителю бурой ржавчины.....	73
1.3.2.2 Генетический контроль неспецифической устойчивости пшеницы к бурой ржавчине.....	84
1.3.3 Генетический контроль устойчивости пшеницы к головне.....	91
<b>Глава 2. УСЛОВИЯ, МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ</b> .....	102
2.1 Условия и климатические особенности региона проведения экспериментов.....	102
2.2 Материалы и методы исследований.....	118
2.2.1 Изучение видового состава возбудителей септориоза.....	119
2.2.2 Изучение внутривидовой структуры возбудителя <i>S. tritici</i> .....	120
2.2.3 Изучение вирулентности вида <i>S. tritici</i> .....	123
2.2.4 Сбор образцов популяции бурой ржавчины и хранение спор.....	125
2.2.5 Методы культивирования <i>P. triticina</i> в лабораторных условиях.....	126
2.2.6 Определение фенотипа клонов по признакам вирулентности.....	127
2.2.7 Оценка устойчивости сортообразцов и гибридов пшеницы к бурой ржавчине в полевых условиях.....	132
2.2.8 Оценка устойчивости сортообразцов и гибридов пшеницы к септориозу.....	136
2.2.9 Создание инфекционных фонов и оценка устойчивости яровой пшеницы к твёрдой и пыльной головне.....	139
2.2.10 Определение потерь урожая пшеницы от септориоза листьев, бурой ржавчины и мучнистой росы.....	142
2.2.11 Гибридологический анализ устойчивости пшеницы к септориозу и бурой ржавчине.....	143
2.2.12 Методы идентификации генов устойчивости пшеницы к бурой, стеблевой ржавчине и мучнистой росе с использованием ДНК- маркёров.....	144
2.2.13 Создание новых линий и сортов пшеницы.....	153

<b>Глава 3.</b>	<b>ДИНАМИКА ВИДОВОГО СОСТАВА ВОЗБУДИТЕЛЕЙ БОЛЕЗНЕЙ ПШЕНИЦЫ В ЦЧР</b> .....	155
3.1	Видовой состав возбудителей болезней пшеницы в ЦЧР.....	155
3.2	Влияние возделываемых сортов пшеницы на частоту встречаемости видов возбудителей септориоза.....	165
3.3	Влияние агроклиматических условий на изменение видового комплекса возбудителей септориоза пшеницы.....	176
	Заключение к главе 3.....	187
<b>Глава 4.</b>	<b>ИЗУЧЕНИЕ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИЙ ВОЗБУДИТЕЛЕЙ БОЛЕЗНЕЙ ПШЕНИЦЫ ПО МОРФОЛОГО-КУЛЬТУРАЛЬНЫМ ПРИЗНАКАМ И ВИРУЛЕНТНОСТИ В ЦЧР</b> .....	192
4.1	Структура популяций возбудителей септориоза пшеницы по морфолого-культуральным свойствам.....	192
	Заключение к части 4.1.....	207
4.2	Характеристика популяции <i>Septoria tritici</i> по признаку вирулентности.....	211
4.3	Структура популяции возбудителя бурой ржавчины пшеницы.....	217
	Заключение к части 4.3.....	225
<b>Глава 5</b>	<b>ПУТИ ПРЕДОТВРАЩЕНИЯ ЭПИФИТОТИЙНОГО РАЗВИТИЯ БОЛЕЗНЕЙ ПШЕНИЦЫ В УСЛОВИЯХ ЦЧР</b> .....	227
5.1	Устойчивость районированных сортов пшеницы к эпифитотийно опасным болезням.....	227
5.2	Создание региональной коллекции источников, в том числе и групповой устойчивости, к эпифитотийно опасным болезням яровой мягкой пшеницы.....	239
5.3	Создание коллекции сортов и образцов пшеницы с различным типом устойчивости к бурой ржавчине.....	251
	Заключение к главе 5.....	262
<b>Глава 6</b>	<b>ГЕНЕТИКА УСТОЙЧИВОСТИ СОРТОВ ЯРОВОЙ ПШЕНИЦЫ К ЭПИФИТОТИЙНО ОПАСНЫМ БОЛЕЗНЯМ</b> .....	268
6.1	Изучение наследования признака резистентности к болезням у источников устойчивости.....	268
6.2	Идентификация генов устойчивости к бурой, стеблевой ржавчине и мучнистой росе у образцов из созданной коллекции с использованием ДНК-маркёров.....	287
	Заключение к главе 6.....	294
	<b>Заключение</b> .....	301
	<b>Практические предложения</b> .....	308
	<b>Перспективы дальнейшей разработки темы диссертации</b> .....	310
	<b>Список литературы</b> .....	311
	<b>Приложения</b> .....	391
	Приложение 1. Справки об объединении и переименовании учреждений.....	392
	Приложение 2. Частота встречаемости видов септориоза на сортах пшеницы территории ЦЧР за 2010–2014 гг., в %.....	395
	Приложение 3. Частота встречаемости видов септориоза на сортах пшеницы территории ЦЧР за 2015–2017 гг., в %.....	400
	Приложение 4. Результаты лабораторных исследований изучения видового состава септориоза на сортах пшеницы, собранных на территории ЦЧР за период 2010–2017гг. (частота встречаемости, $M \pm m$ , в %)......	405
	Приложение 5. Результаты лабораторных исследований изучения видового состава септориоза на пшенице территории ЦЧР за период 2010–2017 гг. в зависимости от жизненной формы пшеницы (показатель частоты встречаемости,	

M±m, в %)	406
Приложение 6. Морфолого-культуральные свойства популяции вида <i>S. tritici</i> территории ЦЧР (2006-1017 г.г.)	407
Приложение 7. Результаты лабораторных исследований по изучению морфологических типов колоний изолятов <i>S. tritici</i> , выращенных на КГА за период 2006–2017 г.г. (в %, M±m)	418
Приложение 8. Зависимость частоты встречаемости морфологических типов колоний изолятов <i>S. tritici</i> , выращенных на КГА от жизненной формы растения-хозяина, обобщённые результаты за период 2006–2017 г.г. (в %, M±m)	421
Приложение 9. Результаты лабораторных исследований по изучению скорости роста колоний изолятов <i>S. tritici</i> , выращенных на КГА за период 2006–2017 г.г. (в %, M±m)	422
Приложение 10. Зависимость частоты встречаемости групп изолятов <i>S. tritici</i> , выращенных на КГА, по скорости роста, от жизненной формы растения-хозяина (обобщённые результаты за период 2006–2017 г.г.), (в %, M±m)	423
Приложение 11. Результаты лабораторных исследований по изучению спорулирующей способности колоний изолятов <i>S. tritici</i> , выращенных на КГА, в условиях <i>in vitro</i> за период 2006–2017 г.г. (в %, M±m)	424
Приложение 12. Зависимость частоты встречаемости групп изолятов <i>S. tritici</i> , по спорулирующей способности колоний в условиях <i>in vitro</i> , от жизненной формы растения-хозяина (обобщённые результаты за период 2006–2017 г.г.), (в %, M±m)	425
Приложение 13. Коэффициенты корреляции между показателями внутривидовой дифференциации <i>S. tritici</i> по морфолого-культуральным признакам и многолетними погодными характеристиками (Отмеченные корреляции значимы на уровне $p \leq 0,05$ )	426
Приложение 14. Характеристика вирулентности изолятов <i>S. tritici</i> за период 2012–2015 г.г. (в баллах, M±m), n=15 (метод изучения вирулентности на изолированных листьях)	428
Приложение 15. Интенсивность поражения сортов пшеницы септориозом и бурой ржавчиной в условиях ЦЧР (результаты полевых исследований за период 2008–2012 г.г.), в %	432
Приложение 16. Интенсивность поражения сортов пшеницы септориозом и бурой ржавчиной в условиях ЦЧР (результаты полевых исследований за период 2013–2017 г.г.), в %	437
Приложение 17. Интенсивность поражения сортов пшеницы септориозом в условиях ЦЧР (результаты полевых исследований за период 2008–2017 г.г.), в %	442
Приложение 18. Интенсивность поражения сортов пшеницы бурой ржавчиной в условиях ЦЧР (результаты полевых исследований за период 2008–2017 г.г.), в %	447
Приложение 19. Результаты полевых исследований изучения интенсивности поражения септориозом и бурой ржавчиной пшеницы за период 2008-2017г.г. в зависимости от агроэкологических условий года (в %, M±m)	452
Приложение 20. Результаты полевых исследований изучения интенсивности поражения септориозом и бурой ржавчиной пшеницы за период 2008–2017 г.г. в зависимости от жизненной формы растения (в %, M±m)	453
Приложение 21. Коэффициенты корреляции между показателями частоты встречаемости видов септориоза и интенсивности поражения пшеницы в инфекционных питомниках (Отмеченные корреляции значимы на уровне $p \leq 0,05$ )	454
Приложение 22. Характеристика вирулентности изолятов бурой ржавчины на сортах озимой и яровой пшеницы (2014 г.)	455
Приложение 23. Характеристика вирулентности изолятов бурой ржавчины на сортах озимой и яровой пшеницы (2015 г.)	459

Приложение 24. Характеристика вирулентности изолятов бурой ржавчины на сортах озимой и яровой пшеницы (2016 г.).....	461
Приложение 25. Справка о включении переданных образцов яровой мягкой пшеницы в коллекцию ВИР.....	466
Приложение 26. Инфекционные питомники лаборатории иммунитета, 2016 г.....	467
Приложение 27. Акт о внедрении.....	468
Приложение 28. Акт о передаче научно-технической информации.....	469
Приложение 29. Акт о передаче образцов яровой мягкой пшеницы в коллекцию ВИР.....	471

## ВВЕДЕНИЕ

Зерновые культуры в Центральном Черноземье занимают большую часть пашни, где возделывают сорта яровой и озимой пшеницы, отличающиеся высокой потенциальной урожайностью. Однако реализовать этот потенциал удаётся далеко не всегда. Это зависит от гидрометеорологических условий, складывающихся в вегетационный период, а также от интенсивности поражения растений различными фитопатогенами, которые могут снижать урожайность на 20-40% и более. Главной причиной этого является возделывание восприимчивых сортов к грибным фитопатогенам, вызывающим эпифитотии, нарушение агротехнических мероприятий, способствующих сохранению и накоплению инфекции. Сорта существенно различаются по поражённости патогенами по годам и в пределах каждого года, характеризуются разными потерями урожая и неоднородной реакцией на защитные мероприятия.

Важнейшим условием получения высоких и стабильных урожаев является защита посевов от болезней. Среди большого числа вредоносных грибных болезней пшеницы доминирующее положение в настоящее время занимает септориоз, бурая ржавчина, пыльная и твёрдая головня, мучнистая роса. Так, было установлено, что частота эпифитотий септориоза в ЦЧР составляет 4-5 лет из каждых десяти; потери урожая могут достигать 30-40% [Санин и др., 2015]. Одним из наиболее эффективных и экологически безопасных способов борьбы с возбудителями является возделывание устойчивых и слабовосприимчивых сортов пшеницы. В данный период времени среди районированных сортов на территории ЦЧР такие образцы отсутствуют. Для эффективного контроля эпифитотий необходимо использовать весь комплекс интегрированной защиты, включающий селекционно-генетические, агротехнические, биологические и химические методы. Успех создания таких систем невозможен без знания структуры популяций возбудителей, устойчивости сортов, региональных агроэкологических особенностей развития патогена и возделывания культуры и биологической хозяйственной и экономической эффективности средств и методов защиты. В основу работы положены результаты исследований, позволяющие улучшить

фитосанитарную обстановку на посевах пшеницы путём использования экологически безопасных способов защиты, снизить потери урожая от болезней, повысить рентабельность получения зерновой продукции. Актуальность этих исследований состоит в необходимости устойчивого развития агропромышленного комплекса Центрально-Чернозёмного региона и в обеспечении получения экологически чистой зерновой продукции.

## **Цель и задачи исследований**

**Цель работы** - биологическое обоснование оптимизации фитосанитарного состояния пшеничных агроценозов в Центрально-Чернозёмном регионе Европейской части России за счёт использования генетических потенциалов устойчивости пшеницы к болезням.

Для выполнения намеченной цели были поставлены следующие задачи:

- 1) изучить видовое разнообразие возбудителей болезней на районированных в ЦЧР сортах пшеницы;
- 2) охарактеризовать структуру популяций основных патогенов, формирующихся на районированных в ЦЧР сортах пшеницы по морфолого-культуральным свойствам, вирулентности и агрессивности;
- 3) выявить влияние районированных сортов и агроклиматических факторов на формирование популяций болезней;
- 4) создать коллекцию высокоэффективных, экологически пластичных источников для селекции пшеницы на специфическую и неспецифическую устойчивость к септориозу, бурой и стеблевой ржавчинам, мучнистой росе, пыльной и твёрдой головне в условиях ЦЧР;
- 5) с использованием ДНК-маркёров идентифицировать генетические детерминанты устойчивости к возбудителям бурой ржавчины у сортов и образцов из созданной коллекции;
- 6) создать доноры групповой устойчивости пшеницы к возбудителям грибных болезней методами традиционной селекции и отборов с использованием методов маркёр-вспомогательной селекции.

## **Актуальность проблемы**

Прогрессирующее ухудшение фитосанитарного состояния посевов сельскохозяйственных культур на фоне обеднения биоразнообразия агробиоценозов и агробиоландшафтов требует более интенсивной защиты растений от вредных организмов. Биоценотический подход к построению систем защитных мероприятий делает возможным управление динамикой численности вредных и полезных видов. Особую значимость в современных условиях

приобретает насыщение агроценозов устойчивыми к болезням и вредителям сортами [Волкова, 2010].

Как подтверждает практика, при определении стратегии селекционных работ учёным приходится периодически менять векторы отборов в связи с постоянными изменениями в климате, биотической среде, смещениями на потребительском рынке, энергонасыщенностью сельскохозяйственного производства и связанными с ней изменениями в технологиях [Сюков и др., 2007]. Но селекция на иммунитет остаётся актуальной на протяжении многих десятилетий и в обозримом будущем.

Среди большого числа болезней, поражающих пшеницу в Центрально-Чернозёмном регионе, наиболее распространённым и вредоносным является септориоз, бурая ржавчина, мучнистая роса, пыльная и твёрдая головня. В патогенном комплексе ЦЧР доминирует вид *Septoria tritici*, который поражает преимущественно листья, в меньшей степени влагалища, стебли и зёрна на протяжении всего вегетационного периода.

Наиболее вредоносное развитие болезни отмечается при поражении трёх верхних листьев растений в период от начала колошения до цветения, приводящее в фазу молочно-восковой спелости к полному усыханию листьев. Полученные нами результаты свидетельствуют, что при заражении семян пшеницы септориозом всхожесть семян снижается на 3-24%, высота растений - на 35%. Развиваясь на листьях, септориоз приводит к уменьшению их ассимиляционной поверхности и, как следствие, к ухудшению физиологических процессов и преждевременному усыханию. При сильном поражении листьев масса зерна с одного колоса снижается до 30%. На стеблях и узлах данное заболевание нарушает функции сосудистых пучков и вызывает полегание растений, уменьшение длины и озернённости колоса. Поражённое зерно становится щуплым и морщинистым. Вследствие этого масса 1000 зёрен снижается до 65%, недобор урожая может достигать 40%.

Сильное поражение ржавчиной оказывает отрицательное влияние на качество зерна, выход и всхожесть семян, засухоустойчивость и морозоустойчивость, полегаемость и равномерность созревания зерна. Кормление животных

растительной массой, поражённой ржавчиной, вызывает воспаление дыхательных путей и желудочно-кишечного тракта, нередко патологическое изменение внутренних органов. В случае исключения обработок посевов фунгицидами характер эпифитотийных ситуаций, вызванных бурой ржавчиной, в ЦЧР за последние 12 лет складывался следующим образом: эпифитотия (потери урожая свыше 20%) - один раз, умеренное развитие (потери от 5 до 20%) - шесть раз.

В России мучнистая роса, относящаяся к эпифитотийно опасным болезням, распространена повсеместно. Наиболее вредоносна на Северном Кавказе, в Поволжье, Уральском и Волго-Вятском регионах. Потери урожая при эпифитотийном развитии могут достигать 30-35%.

В ЦЧР за последние 15 лет эпифитотий не отмечено. Умеренное развитие возможно три раза в десять лет. Однако в связи с потеплением климата возможно изменение видовой структуры и вредоносности отдельных видов, в том числе и мучнистой росы [Левитин, 2015].

Возбудитель пыльной головни оказывает угнетающее действие на растение-хозяина. У больных растений полностью, реже частично, разрушается колос, изменяется цвет и размер листьев, ускоряется процесс старения флагового листа, снижается озернённость колоса, масса 1000 зёрен, энергия прорастания, лабораторная и полевая всхожесть и продуктивная кустистость, а также устойчивость к поражению видами ржавчины, мучнистой росы и корневыми гнилями. Заражённое зерно даёт ослабленные проростки, которые часто гибнут, не достигнув поверхности почвы.

При несоблюдении системы контроля распространённости болезни потери урожая могут достигнуть 19-23%. Значительный экономический ущерб может причинять элитно-семеноводческим хозяйствам, когда посевы из-за поражения головнёй приходится исключать из категории семенных.

Твёрдая головня относится к категории особо опасных болезней. Помимо прямых потерь урожая (образование в колосе споровой массы вместо зерна), она вызывает значительные физиологические изменения, влияющие на урожайность: снижается зимостойкость, озернённость колоса, повышается поражённость

видами ржавчины, фузариозами, корневыми гнилями, что приводит к так называемым «скрытым потерям», которые могут в несколько раз превысить прямые потери.

Экономический ущерб от твёрдой головни трудно переоценить, так как при высокой распространённости головни в посевах урожай можно считать потерянным полностью, поскольку он непригоден ни для каких целей. Скармливание его животным приводит к острым желудочно-кишечным заболеваниям, разложению печени и нередко гибели, а у стельных животных - к выкидышам.

Центрально-Чернозёмный регион относится к основным сельскохозяйственным районам страны. Удельный вес аграрного сектора в районе в валовом общественном продукте составляет более 15,3%. По валовой продукции на 100 га сельскохозяйственных земель занимает 1-е место в Российской Федерации [<http://agronomiy.ru>].

Более 80% всей территории района составляют сельскохозяйственные угодья, в том числе пашни - почти 70%. Поэтому рост сельскохозяйственного производства здесь основывается не на расширении, а на интенсификации имеющихся сельскохозяйственных угодий. Посевная площадь района около 11 млн. га, зерновыми культурами занято более 50% площади. Развитие агропромышленного комплекса признано приоритетным направлением развития региона [[www.agro.tmbreg.ru](http://www.agro.tmbreg.ru), [www.us48.z4.ru](http://www.us48.z4.ru), [www.agriculture-info.ru](http://www.agriculture-info.ru)].

Агропромышленный комплекс представлен производством зерновых (пшеница, рожь, ячмень, кукуруза), технических, масличных культур (сахарная свёкла, подсолнечник) и плодоводством. Урожайность озимой пшеницы за последние пять лет в среднем по региону составила 48,6 ц.га, яровой пшеницы - 28,4 ц.га.

Большой удельный вес зерновых культур в севообороте приводит к активным формообразовательным процессам в популяциях фитопатогенных микроорганизмов, поэтому изучение структуры и изменчивости популяций возбудителей болезней пшеницы является крайне актуальным.

Общеизвестно, что наиболее оправданным во всех отношениях (экономическом, организационно-хозяйственном и экологическом) методом контроля эпифитотийного развития болезней является районирование устойчивых сортов.

Для разработки научно обоснованной стратегии создания и размещения сортов требуется запас генетически разнообразных доноров устойчивости к эпифитотийно опасным болезням, а также единая координация и кооперация между российскими селекционерами при их использовании. В связи с этим создание коллекции высокоэффективных, экологически пластичных источников для селекции пшеницы на устойчивость к септориозу, бурой и стеблевой ржавчинам, мучнистой росе, пыльной и твёрдой головне в условиях ЦЧР и сортов с групповой устойчивостью к болезням, не уступающим по агрономическим показателям лучшим районированным сортам, является весьма актуальным.

### **Фундаментальная научная проблема**

Разработать способ генетического контроля эпифитотийно опасных болезней пшеницы в ЦЧР на основании комплексного изучения механизмов формирования популяций патогенов и генетического разнообразия устойчивости хозяина.

### **Научная новизна**

Впервые, по показателям интенсивности поражения пшеницы и частоте встречаемости изолятов, установлено соотношение видов, вызывающих септориоз озимой и яровой пшеницы в патогенном комплексе Центрально-Чернозёмного региона РФ, которое в среднем за 8 лет (2010 – 2017 г.г.) составило 84,8% для *Septoria tritici* Rob. et. Desm., 15% - *Stagonospora nodorum* [Berk.] Castellani & E.G. Germano и 5,9% - *Stagonospora avenae* f. sp. *triticea* Jons. В условиях ЦЧР определена значимость агроклиматического фактора и сорта-хозяина на формирование видовой и внутривидовой структуры популяции *Septoria tritici*.

Выявлены корреляционные зависимости доминирования в популяции *S. tritici* определенного морфотипа от жизненной формы сорта-хозяина, температуры и влажности в период вегетации растений.

Впервые в Центрально-Чернозёмном регионе выявлена гетерогенность популяции *S. tritici* по признаку вирулентности на наборе из шести моногенных линий пшеницы (гены *Stb1-5*, *Stb7*). Определены доминирующие фенотипы вирулентности. Ни один из *Stb*-генов данного набора не обеспечивал эффективную защиту от болезни.

Впервые в условиях ЦЧР в результате скрининга 1604 сортообразцов яровой пшеницы зарубежной и отечественной селекции и образцов из Мировой коллекции ВИР на искусственных инфекционных фонах отобраны 162 источника устойчивости к септориозу, бурой ржавчине, пыльной и твёрдой головне. Определен тип устойчивости для 30 сортов и образцов яровой мягкой пшеницы, из них 9 образцов обладали вертикальной устойчивостью к бурой ржавчине. На основании показателей площади под кривой развития болезни, латентного периода и индекса устойчивости определены доноры неспецифической устойчивости к болезни - 21 сортообразец мягкой пшеницы.

Определён характер наследования признака устойчивости к *S. tritici* и *P. triticina* у 34 сортов и селекционных линий с комплексом хозяйственно-ценных свойств.

В результате скрининга с использованием молекулярных маркеров у 79 сортов и образцов пшеницы, в том числе созданных в Среднерусском филиале ФГБНУ ФНЦ им. И.В. Мичурина, выявлено наличие генов, контролирующих устойчивость к бурой ржавчине *Lr9*, *Lr19*, *Lr24*, *Lr34*, *Lr1*, *Lr10*, *Lr20*, *Lr26* и отсутствие *Lr21*, *Lr25*, *Lr28*, *Lr29*, *Lr37*, *Lr41*, *Lr47*, *Lr50*.

### **Практическая ценность и реализация результатов исследований**

Ценность работы заключается в изучении механизмов генетической устойчивости пшеницы к экономически значимым болезням (септориоз, бурая ржавчина, пыльная и твёрдая головня).

На основании изучения видового состава возбудителей болезней пшеницы обоснована необходимость создания исходного материала для селекции пшеницы на устойчивость к доминирующему на всех жизненных формах пшеницы виду *Septoria tritici*.

Обоснован качественный состав инокулюма септориоза и бурой ржавчины, обеспечивающий объективную иммунологическую оценку пшеницы. Нароботан биоматериал для проведения иммунологических исследований.

Систематически размножается и поддерживается в биологической чистоте набор сортов-дифференциаторов и моногенных линий, необходимых для изучения вирулентности популяций возбудителей особо опасных болезней зерновых колосовых культур (бурая ржавчина, септориоз).

Установлено, что в полевых условиях устойчивость пшеницы к бурой ржавчине будет обусловлена наличием в генотипе растений генов, отвечающих за ювенильную устойчивость: *Lr9*, *Lr19*, *Lr19+25*, *Lr24*, *Lr38*, *Lr39 (=Lr41)*, *Lr43*, *Lr42*, *Lr47*, *Lr49*. Так как в популяции бурой ржавчине выявляются вирулентные изоляты к *Lr9*, *Lr19*, *Lr24*, *Lr38*, для создания сортов с длительной устойчивостью рекомендуется сочетать в одном сорте эффективные и частично эффективные гены, а также объединять в одном сорте гены с рассонеспецифической устойчивостью.

Использование генов *Lr28*, *Lr44*, *LrW (=Lr52)* позволит обеспечить защиту на более поздних этапах онтогенеза пшеницы.

На основании анализа 23 комбинаций скрещиваний устойчивых (или слабовосприимчивых) форм с восприимчивыми (или высоковосприимчивыми) и 9 устойчивых (слабовосприимчивых) с устойчивыми (слабовосприимчивыми) сортообразцов пшеницы позволяет установить, что устойчивость к септориозу носит доминантный, рецессивный и промежуточный характер наследования. Расщепление по устойчивости соответствует преимущественно моногенному и дигенному наследованию.

Моногенное наследование по типу полного доминирования к септориозу установлено у двух селекционных линий: (Новосибирская 15 × Л 144) и Эстивум 476; моногенное наследование по типу неполного доминирования у сорта Лубнинка. Комплементарный характер наследования к септориозу проявили две линии: 54049, Tr/55p6628, Австралия; Лютесценс 558. У сортообразцов Удача, Лютесценс 620, Эстивум 59 признак устойчивости к септориозу передаётся по

типу дигенного наследования: 1 доминантный, 1 рецессивный гены. У пяти линий: Терция, Сибирская 155, Тулайковская 10, Эстивум 529, Новосибирская 44 - выявлено дигенное наследование по типу полного доминирования. Рецессивный характер наследования признака устойчивости к септориозу был обнаружен у четырёх образцов: Лютесценс 599; 30306, США; 31310-2, США; Эстивум 614.

Ингибирование экспрессии генов устойчивости (дигетерозиготы менее устойчивы к септориозу, чем исходные линии) наблюдали в скрещиваниях  $P_1$ : RL-9-1-2 (10%) × Лютесценс 537 (20%), степень поражения гибридов  $F_1$  септориозом составила 40%;  $P_1$ : Гп-6 (10%) × Эстивум520 (15%),  $F_1$  - 60%;  $P_1$ :Гп-6 (10%)× Эстивум 61 (10%),  $F_1$  - 80%;  $P_1$ : (Новосибирская 15 × Л 144) (20%) × 33907-1-2, Колумбия (30%),  $F_1$  - 40%.

Аддитивное взаимодействие генов проявилось в трёх скрещиваниях  $P_1$ : Удача × 34267-3-15, США;  $P_1$ : Новосибирская 44 × 33809-7-13, Мексика;  $P_1$ : Новосибирская 44 × 33907-1-2, Колумбия.

Проведённый гибридологический анализ по установлению закономерности наследования признака устойчивости пшеницы к бурой ржавчине 22 комбинаций скрещиваний устойчивых (или слабовосприимчивых) и восприимчивых и 15 комбинаций скрещиваний устойчивых и устойчивых к патогену сортообразцов пшеницы позволяет установить, что устойчивость к бурой ржавчине носит доминантный и рецессивный характер наследования.

Расщепление по устойчивости соответствует преимущественно моногенному и дигенному наследованию. У 6 сортообразцов: Новосибирская 44 (*Lr9*, *Lr10*); Удача (*Lr9*); 54049, Тг/55р6628, Австралия; Лубнинка; Лютесценс 599; Эстивум 529 - предположено моногибридное наследование с полным доминированием. У сорта Сибирская 155 - комплементарное взаимодействие генов. У двух сортов: Тулайковская 10, Терция (*Lr9*) (при скрещивании с сортом Прохоровка) и четырёх гибридных линий: (Новосибирская 15 × Л 144); Лютесценс 620 (*Lr9*); Эстивум 59 и Эстивум 476 (*Lr19*, *Sr25*) - дигенное наследование: 1 доминантный и 1 рецессивный гены.

Дигенное наследование по типу полного доминирования предположено у трёх образцов: Лютесценс 558 (*Lr19, Sr25*); Эстивум 614; 34267-3-15, США (*Lr 9, Lr19, Lr26, Lr34, Sr25*) и сорта Терция (*Lr9*) (при скрещивании с сортом Воронежская 6). Рecessивный характер наследования устойчивости к бурой ржавчине имели три гибридные линии: 30304, СИММУТ; 30306, США (*Lr10*); 31310-2, США (*Lr26, Lr34, Pm8, Sr31, Yr9*).

Наблюдалось аддитивное взаимодействие генов при пяти скрещиваниях: P<sub>1</sub>: RL-9-1-2 × Эстивум 520; P<sub>1</sub>: RL-9-1-2 × Лютесценс 537 (*Lr19, Sr25*); P<sub>1</sub>: Мерцана (*Lr19, Sr25*) × Эстивум 56; P<sub>1</sub>: RL-9-1-2 × Лютесценс 579; P<sub>1</sub>: СФР 27-8-1 (*Lr10*) × Лютесценс 579. У гибридов первого поколения скрещивания P<sub>1</sub>: Новосибирская 44 (*Lr9, Lr10*) × 33809-7-13, Мексика отмечено ингибирование экспрессии генов устойчивости.

Данные о характере наследования признака устойчивости у образцов пшеницы к бурой ржавчине и септориозу будут использованы при отборе устойчивых форм в гибридных популяциях при создании исходного материала для селекции.

Выявлен 21 сортообразец мягкой пшеницы, обладающий неспецифической устойчивостью к бурой ржавчине 34659 Сложный гибрид, Бразилия; 64652 Эстивум С-6; СФР 135-17-36; СФР 184-3-5-76 и другие). Выявлено 9 образцов, обладающих вертикальной устойчивостью: 31388, 31684, 34985 США; 31776-2, 31823, 31959 СИММУТ; 32632-4, 34646 Мексика; 34211 Бразилия.

На искусственных инфекционных фонах из 1604 образцов пшеницы из Мировой коллекции ВИР отобраны 162 источника устойчивости, наиболее адаптированных к зональным условиям:

135 - к бурой ржавчине (в их числе сложные гибриды России (31684, 34900, 54208); Бразилии (32754, 33403, 30774); ИКАРДА (30579, 30637); Перу (34984, 34985, 34995, 35012); СИММУТ (32279, 32457, 32494); США (34922, 59417) и др.);

62 - к септориозу (такие, как сложные гибриды: 32754, Бразилия; 54208, Россия; 31942, Бразилия; 35061, Испания и др.);

77 - к пыльной головне (например: 31684, Грузия; 61292, Беларусь; 31942, 34211, Бразилия; 31622, Кения, 34646, 34804, 47952, Мексика и др.);

18 - к твёрдой головне (33333 Индия; 49441 Канада; три образца без номера каталога из Канады: AC Alta, AC Frank, AC Gerta; 30104, 32662, 349073, 349115 Мексика; 34985, 47066 Перу; 31574, 31959, 31985, 32581, 33445 СИММУТ и 49270, 31353 США).

Особой ценностью обладают образцы с комплексной устойчивостью к двум и более патогенам, например: 33402, Бразилия (к бурой ржавчине и септориозу), 30579, ИКАРДА (к септориозу, бурой ржавчине и пыльной головне) или 30104, Мексика (к септориозу, бурой ржавчине и твёрдой головне), 32503, СИММУТ (септориозу, бурой ржавчине, пыльной и твёрдой головне).

Из питомников предварительного и конкурсного испытаний на искусственном инфекционном фоне выделено восемь номеров мягкой пшеницы (гибриды F<sub>5</sub> и выше) с групповой устойчивостью к эпифитотийно опасным болезням (септориоз, бурая и стеблевая ржавчины, пыльная и твёрдая головня): 43/10/, 1375/08/, 1452/08/, 1487/08/, 1887/08/, 2017/08/, 2034/08/, 2891/09/.

Устойчивые сорта и линии разосланы для использования в селекции в научных селекционных учреждениях:

- ФГБНУ Сибирского научно-исследовательского института растениеводства и селекции;
- ФГБНУ Научно-исследовательского института сельского хозяйства Юго-Востока;
- ФГБНУ Научно-исследовательского института Центрально-Чернозёмной полосы имени В.В. Докучаева.

В 2014 и 2017 г.г. в коллекцию ВИР были переданы 25 линий мягкой пшеницы, обладающих устойчивостью к септориозу, бурой ржавчине, мучнистой росе, пыльной и твёрдой головне в условиях ЦЧР.

### **Апробация работы**

Результаты исследований были доложены на международных и Российских научно-практических конференциях, на научных конференциях профессорско-

преподавательского состава, молодых учёных и специалистов сельского хозяйства:

- ❖ Втором Всероссийском съезде по защите растений «Фитосанитарное оздоровление экосистем». 5-10 декабря 2005 г., Санкт-Петербург;
- ❖ Всероссийской научной конференции «Проблемы стратегии регионального развития». 16 марта 2006 г., Тамбов;
- ❖ Международной научно-практической конференции «Проблемы биологии, экологии и образования: история и современность». 22-24 мая 2006 г., Санкт-Петербург;
- ❖ Международной научно-практической конференции «Биологическая защита растений - основа стабилизации агроэкосистем». Краснодар, 2006;
- ❖ Научно-практической конференции «Современные проблемы отрасли растениеводства и их практические решения». 23 марта 2007 г., Мичуринск;
- ❖ II Вавиловской Международной конференции «Генетические ресурсы культурных растений в XXI веке; состояние, проблемы, перспективы». 26-30 ноября 2007 г., Санкт-Петербург;
- ❖ Международной научно-практической конференции «Актуальные вопросы иммунитета и защиты сельскохозяйственных культур от болезней и вредителей». Одесса, 2007;
- ❖ Международной научно-практической конференции «Биотехнология в Казахстане: проблемы и перспективы инновационного развития», посвящённой 50-летию научно-исследовательского института проблем биологической безопасности. 19-22 мая 2008 г., Алматы;
- ❖ Международной II Вавиловской научно-практической конференции «Современные проблемы иммунитета растений к вредным организмам». Санкт-Петербург, 2008;
- ❖ Региональной научно-практической конференции «Зональные особенности научного обеспечения сельскохозяйственного производства Юго-Востока России». Саратов, 2009;

- ❖ Международной научно-методической конференции «Современные проблемы эволюционной биологии» (к 200-летию со дня рождения Ч.Дарвина и 150-летию выхода в свет «Происхождения видов»). Брянск, 2009;
- ❖ Научно-практической конференции «Научное обеспечение агропромышленного комплекса Поволжья и сопредельных регионов», посвящённой 100-летию Пензенского научно-исследовательского института сельского хозяйства. Пенза, 2009;
- ❖ Третьей Всероссийской научно-практической конференции «Мониторинг природных экосистем». Пенза, 2009;
- ❖ Научно-практической конференции молодых учёных «Молодые учёные - агропромышленному комплексу Поволжья». 15-17 февраля 2010 г., Саратов;
- ❖ 14 Международной Пушинской школе-конференции молодых учёных. Наука XXI века. Москва; Пушино, 2010;
- ❖ Научно-практической конференции «Научное обеспечение устойчивого ведения сельскохозяйственного производства в современных условиях». Июль, 2010, Пенза;
- ❖ Международной Пушинской школе-конференции молодых учёных. Наука XXI века. Москва; Пушино, 2011;
- ❖ 16 Международной Пушинской школе-конференции молодых учёных. Биология. Наука XXI века. Пушино, 2012;
- ❖ Международной научно-практической конференции, посвящённой 125-летию со дня рождения Н.И. Вавилова «Иммуногенетическая защита сельскохозяйственных культур от болезней: теория и практика». 17-21 июля 2012 г., Большие Вязёмы Московской области;
- ❖ Международной научно-практической конференции «Научное обеспечение устойчивого развития сельскохозяйственного производства в условиях изменяющегося климата», посвящённой 100-летию со дня образования ГНУ Тамбовский научно-исследовательский институт сельского хозяйства Россельхозакадемии. Тамбов, 2012;

- ❖ Международной научно-практической конференции «Тритикале и его роль в условиях нарастания аридности климата». Секция тритикале отделения растениеводства РАСХН. Ростов-на-Дону, 2012;
- ❖ Третьей Всероссийской и Международной конференции «Современные проблемы иммунитета растений к вредным организмам». 23-26 октября 2012 г., Санкт-Петербург;
- ❖ Международной научно-практической конференции молодых учёных и специалистов, посвящённой 140-летию Г.К. Мейстера «Инновационное развитие АПК в России». 12-13 марта 2013 г., ГНУ НИИСХ Юго-Востока Россельхозакадемии, Саратов;
- ❖ Міжнародна науково-практична Інтернет-конференція. «Наука на службі сільського господарства». Миколаїв, 2013;
- ❖ Международной научно-практической конференции «Наука, образование, бизнес: проблемы, перспективы, интеграция». 28 февраля 2013г. «АР-Консалт», Москва;
- ❖ Международной научно-практической конференции молодых учёных и специалистов. 18-19 марта 2014 г., Саратов;
- ❖ Международной научно-практической конференции. 3 марта 2014г., «АР-Консалт», Москва;
- ❖ 18 Международной Пущинской школе-конференции молодых учёных. 21-25 апреля 2014 г., Москва. Пущино;
- ❖ Международной научно-практической конференции «Инновационные технологии применения биологических средств защиты растений в производстве органической сельскохозяйственной продукции». Краснодар, 2014;
- ❖ Международной научно-практической конференции молодых учёных и специалистов «Экологическая стабилизация аграрного производства. Научные аспекты решения проблемы (посвящается 140-летию со дня рождения Н.М. Тулайкова)». ФГБНУ «НИИСХ Юго-Востока», Саратов, 2015;
- ❖ Международной научно-практической конференции «Наука: прошлое, настоящее, будущее». 20 мая 2015 г., Уфа;

- ❖ Международной научно-практической конференции «Медико-биологические и психологические аспекты здоровья человека». 22 мая 2015г., Тамбов;
- ❖ Международной конференции с элементами научной школы для молодых учёных, аспирантов и студентов «Современные системы и методы фитосанитарной экспертизы и управления защитой растений». 24-27 ноября 2015 г., Большие Вязёмы, Москва;
- ❖ Международной научно-практической конференции молодых учёных и специалистов «Современные технологии в сельскохозяйственной науке и производстве (посвящается 130-летию со дня рождения А.П.Шехурдина)». 24-25 марта 2016 г., ФГБНУ «НИИСХ Юго-Востока», Саратов;
- ❖ II International scientific conference, Scientific achievements of the third millennium. 30 April 2016, Chicago;
- ❖ XI International research and practice conference «Science and Education». 6-7 April 2016, Germany, Munich;
- ❖ Международной научно-практической конференции СО РАН, ФГБНУ СибНИИСХ «Селекция сельскохозяйственных растений на устойчивость к абиотическим и биотическим стрессорам». 19-21 июля 2016г., Омск;
- ❖ IV International scientific conference «Scientific achievements of the third millennium». 15 October 2016, Los Angeles;
- ❖ IV Международной конференции «Современные проблемы иммунитета растений к вредным организмам», 11-13 октября 2016 г., СПб.: ФГБНУ ВИЗР;
- ❖ Всероссийской научно-практической интернет - конференции молодых ученых и специалистов с международным участием, посвящённой 130-летию со дня рождения Р.Э. Давида «Экология, ресурсосбережение и адаптивная селекция». 14-15 апреля 2017 г., г. Саратов;
- ❖ XXVIII Международной научно-практической конференции «Тенденции развития науки и образования», 31 июля 2017 г., г. Самара;

- ❖ Международной научной конференции «Эпидемии болезней растений: мониторинг, прогноз, контроль», 13-17 ноября 2017 г., Большие Вязёмы, Московская область;
- ❖ Всероссийской научно-практической интернет - конференция молодых ученых и специалистов с международным участием, посвящённой 140-летию со дня рождения Е.М. Плачек «Экология, ресурсосбережение и адаптивная селекция». 26-28 февраля 2018 г., г. Саратов;
- ❖ Міжнародної науково-практичної Інтернет-конференції «Сучасні проблеми агроєкології», 2018 г., Миколаїв: Миколаївська ДСДС ІЗЗ.
- ❖ Международной научно-практической конференции «Биологическая защита растений - основа стабилизации агроэкосистем. Становление и перспективы развития органического земледелия в Российской Федерации», 2018г., Краснодар.

**Публикации.** По материалам диссертации опубликованы 128 научных работ, в том числе 40 работ в рецензируемых журналах, рекомендованных ВАК, 1 монография, 15 учебно-методических пособий и методических рекомендаций. Экспериментальные данные, представленные в работе, получены лично соискателем и опубликованы в соавторстве с сотрудниками, работавшими совместно.

### **Объём и структура диссертации**

Работа состоит из введения, шести глав, заключения, практических предложений, списка цитируемой литературы и приложений, содержит 473 страницы машинописного текста, 86 таблиц (из них 23 даны в Приложениях) и 31 рисунок (из них 1 в Приложениях). Список использованной литературы включает 729 источников, из них 384 - на русском языке.

### **Положения, выносимые на защиту**

1. Изменчивость популяции *Septoria tritici* по морфолого-культуральным и вирулентным свойствам и *Puccinia triticina* по вирулентности под влиянием биотических и абиотических факторов среды в условиях Центрально-Чернозёмного региона РФ.

2. Коллекция источников расоспецифической и неспецифической устойчивости яровой пшеницы, в том числе обладающих групповой и комплексной устойчивостью к септориозу, бурой и стеблевой ржавчинам, мучнистой росе, пыльной и твёрдой головне и доноров с идентифицированными генами устойчивости.

3. Гибриды яровой пшеницы, сочетающие различный уровень специфической и неспецифической устойчивости к распространённым в зоне возбудителям болезней с ценными хозяйственными признаками для осуществления генетической защиты от вредоносных болезней в условиях ЦЧР.

---

Исследования проводились с 2005 по 2018 г.г. в филиале Государственного научного учреждения Тамбовского научно-исследовательского института сельского хозяйства Российской академии сельскохозяйственных наук «Среднерусская научно-исследовательская фитопатологическая станция» (Филиал ГНУ ТНИИСХ Россельхозакадемии «СНИФС»), который 18 марта 2010 года приказом №13 от 18.03.2010г преобразован в Среднерусский филиал Государственного научного учреждения Тамбовского научно-исследовательского института сельского хозяйства Российской академии сельскохозяйственных наук

(Среднерусский филиал ГНУ Тамбовского НИИСХ Россельхозакадемии); 20 августа 2014 года приказом №47 от 20.08.2014г. название переименовано в Среднерусский филиал Федерального государственного бюджетного научного учреждения «Тамбовский научно-исследовательский институт сельского хозяйства» (сокращённое название Среднерусский филиал ФГБНУ Тамбовский НИИСХ); 4 ноября 2016г. приказом №115 от 03.11.2016г. Среднерусский филиал был реорганизован в форме присоединения к Федеральному государственному бюджетному научному учреждению «Всероссийский научно-исследовательский институт садоводства имени И.В. Мичурина» в виде структурного подразделения Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Всероссийский научно-исследовательский институт садоводства имени И.В. Мичурина» (структурное подразделение Среднерусский филиал); 25 ноября 2016г. приказом №136 от 25.11.2016г. структурное подразделение реорганизовано в Среднерусский филиал Федерального государственного бюджетного научного учреждения «Федеральный научный центр имени И.В. Мичурина» (Среднерусский филиал ФГБНУ «ФНЦ им. И.В. Мичурина»), Тамбовская область (Приложение 1).

В Государственном научном учреждении «Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений» Российской академии сельскохозяйственных наук. ГНУ ВИЗР с 15.07.2010 года переименовано в Государственное научное учреждение Всероссийской научно-исследовательский институт защиты растений Российской академии сельскохозяйственных наук (ГНУ ВИЗР Россельхозакадемии). С 01 января 2015 года и по настоящее время учреждение переименовано в Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений» (ФГБНУ ВИЗР).

Идентификация *Lr-генов* с использованием ПЦР-маркёров выполнялась в лаборатории микологии и фитопатологии им. А.А. Ячевского на базе ЦКП ИТЗР ФБГНУ ВИЗР.

Диссертационная работа выполнена

- в рамках Программы фундаментальных научных исследований государственных академий наук на 2013-2020 годы Раздел 10 «10.4. Растениеводство»: Подраздел 150 «Фундаментальные основы управления селекционным процессом создания новых генотипов растений с высокими хозяйственно-ценными признаками продуктивности, устойчивости к био- и абиострессорам». Тема: «Создать новые высокоэффективные источники и доноры яровой пшеницы с групповой устойчивостью к стрессовым факторам среды биотического характера (бурая ржавчина, септориоз, пыльная и твёрдая головня, скрытостебельные вредители)» (0646-2014-0208);

- в рамках Программы фундаментальных научных исследований государственных академий наук на 2013-2020 годы Раздел 10 «10.6. Защита и биотехнология растений»: Подраздел 154 «Молекулярно-биологические и нанобиотехнологические методы молекулярной селекции, ускоряющие целенаправленное создание новых форм, сортов и гибридов сельскохозяйственных культур с повышенной урожайностью и качеством продукции, устойчивостью к вредным организмам и неблагоприятным факторам среды». Тема: «Пополнить базу данных патогенных свойств популяций возбудителей особо вредоносных болезней пшеницы и ячменя» (0646-2014-0218).

Проведённые исследования были профинансированы по программам ГНТП и программе фундаментальных и приоритетных прикладных исследований РАСХН, а также по договору № 11-2010-НК на выполнение научно-исследовательских работ по Государственному контракту № П326 от 07.04.2010 г. по проблеме: «Иммунологическое и генетическое обоснование селекции сельскохозяйственных растений на устойчивость к эпифитотийно опасным грибным микроорганизмам в условиях ЦЧР»; «Грантов для проведения прикладных исследований молодых учёных 2012 года» (Приказ управления образования и науки области от 11.11.2011 г. № 2857, название проекта «Разработка иммуногенетического контроля развития особо опасных болезней пшеницы (септориоза) в условиях Тамбовской области», срок выполнения 2011-

2012 гг.); проекта № 14-34-50290 «Изучение структуры популяций возбудителей болезней пшеницы по морфолого-культуральным признакам и вирулентности в ЦЧР в 2014 сельскохозяйственном году», РФФИ 2014 г.

В экспериментах в годы проведения исследований принимали участие научные сотрудники лаборатории иммунитета растений к.б.н. В.В. Плахотник, к.с.-х.н. В.П. Судникова, лаборатории патофизиологии: к.с.-х.н. В.В. Чекмарёв, лаборатории микологии и фитопатологии им. А.А. Ячевского ФБГНУ ВИЗР: к.б.н. Е.И. Гульяева. Они являются соавторами публикаций. Работа выполнена при консультативной помощи д.б.н., академика О.С. Афанасенко.

Автор диссертационной работы искренне благодарна всем вышеперечисленным коллегам, а также лаборантам за их участие и помощь в проведённых исследованиях.

## ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

### МЕХАНИЗМЫ УСТОЙЧИВОСТИ ПШЕНИЦЫ К ВОЗБУДИТЕЛЯМ ЭПИФИТОТИЙНО ОПАСНЫХ МИКОЗНЫХ БОЛЕЗНЕЙ

#### *1.1 ХАРАКТЕРИСТИКА ПАТОГЕННОГО КОМПЛЕКСА ГРИБОВ- МИКРОМИЦЕТОВ, ВОЗБУДИТЕЛЕЙ ОПАСНЫХ И ОСОБО ОПАСНЫХ БОЛЕЗНЕЙ ПШЕНИЦЫ В РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ*

Среди карантинных объектов, ограниченно распространённых на территории Российской Федерации, возбудителей болезней пшеницы, грибной этиологии не отмечено [Савотиков, 1995; Приложение к Приказу Минсельхоза России от 26 декабря 2007 г. № 673; Информационный бюллетень по международным вопросам в области карантина растений № 10 (декабрь), 2016].

Согласно перечню опасных и особо опасных для растений и продукции растительного происхождения вредных организмов [Третий Всероссийский съезд по защите растений (16-20 декабря 2013 г., СПб.). Фитосанитарная оптимизация агроэкосистем, 2013], к возбудителям болезней пшеницы относятся:

- ✓ *Puccinia triticina* Erikss, возбудитель бурой ржавчины пшеницы;
- ✓ *Puccinia graminis* f. sp. *tritici* Erikss. et Henning - стеблевой ржавчины пшеницы;
- ✓ *Puccinia striiformis* West. - жёлтой ржавчины пшеницы;
- ✓ *Septoria tritici* Roberge et Desm. - септориоза листьев пшеницы;
- ✓ *Stagonospora nodorum* (Berk.) Berk. (= *Phaeosphaeria nodorum* (E. Müll.) Hedjar.) - септориоза колоса пшеницы;
- ✓ *Fusarium* spp. - фузариоза;
- ✓ *Urocystis tritici* - стеблевой головни пшеницы;
- ✓ *Tilletia caries* (DC.) Tul. - твёрдой головни пшеницы,
- ✓ *Tilletia laevis* Kuehn. - твёрдой гладкой головни пшеницы;
- ✓ *Tilletia controversa* Kuehn - карликовой головни пшеницы;
- ✓ *Ustilago tritici* (Pers.) Rostr. - пыльной головни пшеницы.

К опасным вредным организмам принадлежат следующие болезни пшеницы:

- ✓ *Pyrenophora tritici repentis* (Died.) Drechsler - возбудитель пиренофороза (жёлтой пятнистости) пшеницы;
- ✓ *Blumeria graminis* (DC.) Speer. - мучнистой росы;
- ✓ *Microdochium nivale* Sam. Et Hall. - фузариозной снежной плесени;
- ✓ *Typhula incarnata* Lasch: Fr. - тифулёзной снежной плесени;
- ✓ возбудители корневых и прикорневых гнилей.

Как показывают литературные данные и наши многолетние исследования, для территории ЦЧР экономическую значимость из вышеприведённого списка имеет, прежде всего, бурая ржавчина, септориоз, пыльная и твёрдая головня, корневые гнили [Плахотник, Курбатова, 2004; Чекмарёв, 2005; Назарова и др., 2010; Судникова, Зеленева, 2010; Санин и др., 2012; Чекмарёв, 2012; Зеленева, Судникова, 2012; Зеленева, Судникова, Плахотник, 2014; Плахотник и др., 2016].

Развитие болезней растений подвержено колебаниям. Это проявляется в изменении ареалов распространённости на территории различных областей и в интенсивности поражения посевов. Эти показатели определяют размеры недобора урожая, величину экономического ущерба [Голощанов, 2011].

Среди сложного комплекса факторов, входящих в понятие среды, существенная роль принадлежит её абиотическим компонентам - климату и погоде, однако решающая роль остаётся за сортом как за средообразующим фактором [Санин, 2013; Склименок, Буга, 2014; Евсеев, 2015].

Влияние климатических условий проявляется в нескольких направлениях. Прежде всего, они предопределяют особенности развития фитопатогенных грибов, их выживаемость, жизнеспособность, плодовитость, агрессивность и конкурентоспособность. В то же время, в зависимости от этих факторов, формируется устойчивость растений к заражению патогенными организмами, их восприимчивость и выносливость к заболеваниям в различные периоды вегетации [Кочоров и др., 2013]. Особую роль факторы среды играют в регулировании ритмов развития растения и патогена, обеспечивая тем самым вероятность совмещения времени массового рассеивания спор с критическими периодами в

развитии растений, когда они наиболее восприимчивы к заражению [Колесников и др., 2011]. Климатические и погодные условия определяют интенсивность патогенного процесса, обуславливая возможность накопления инфекции, заражения растений и развития гриба, т.е. регулируя в конечном счёте степень влияния болезни на продуктивность возделываемых культур [Чекмарёв, 2014].

В большинстве случаев каждый из этих факторов действует не изолированно, а в совокупности с другими. Значение отдельных компонентов климата (тепло, влага, свет и др.) проявляется не только в том, что они необходимы для прохождения основных этапов инфекционного процесса, но и в том, что их большая изменчивость в пространстве и во времени обуславливает зональное и сезонное развитие болезней [Санин, 2013].

Метеорологические факторы оказывают большое влияние на заражение растений. Прорастание спор фитопатогенных грибов возможно в широких температурных границах (от 1 до 35°C), но лишь при наличии капельной влаги (дождь, туман, роса) или высокой относительной влажности воздуха (90-98%).

Сухое и жаркое лето неблагоприятно для развития возбудителей болезней, что наблюдалось в Европейской части России в 2010 году. Наоборот, в годы с нежарким и влажным летом (2012, 2014, 2015 гг.) наблюдается повсеместное распространение болезней сельскохозяйственных культур.

Как отмечает С.С. Санин [1994], весь комплекс причин, ответственных за ухудшение фитосанитарного состояния сельскохозяйственных культур, можно условно классифицировать на три основные группы:

- ✓ концептуально-стратегические;
- ✓ научно-методические;
- ✓ организационно-хозяйственные.

Фитосанитарный мониторинг является обязательным звеном современного интенсивного растениеводства, на основании данных которого обосновывается стратегия и тактика защитных мероприятий [Санин, 1999].

Основными производителями зерна на Европейской части России являются шесть районов, где сосредоточено 75% посевов зерновых культур: Северо-

Кавказский, Центрально-Чернозёмный, Центральный, Поволжский, Волго-Вятский, Уральский.

Озимую пшеницу возделывают Северо-Кавказский, Центрально-Чернозёмный, Центральный районы, где этой культурой засеяно более 90% посевных площадей. Яровая пшеница возделывается, главным образом, в Поволжье, Волго-Вятском, Уральском, Западно-Сибирском регионах, которая занимает 60-100% от общей площади посевов этой культуры [<http://agronomy.ru>].

Основным фитопатогенным комплексом зерновых культур (пшеница, ячмень) в Северо-Кавказском районе РФ является септориоз, пиренофороз, бурая и жёлтая ржавчины, фузариоз колоса, сетчатая и тёмно-бурая пятнистости. В Центрально-Чернозёмном регионе фитопатогенный комплекс представлен септориозом, бурой ржавчиной, сетчатой пятнистостью, корневыми гнилями и мучнистой росой.

В Поволжском регионе экономически значимой болезнью зерновых культур является стеблевая ржавчина, бурая ржавчина, корневые гнили, мучнистая роса, сетчатая пятнистость, тёмно-бурая пятнистость, ринхоспориоз, пыльная головня и септориоз.

В Центральном районе в фитопатогенном комплексе на пшеничных полях преобладает септориоз, бурая ржавчина, мучнистая роса, снежная плесень, корневые гнили, в Волго-Вятском районе - бурая и стеблевая ржавчины, септориоз, мучнистая роса, снежная плесень. В Уральском районе преобладает бурая ржавчина, корневые гнили, мучнистая роса, септориоз, [Санин, 1999].

К наиболее распространённым и вредоносным болезням пшеницы относится септориоз листьев и колоса (*Septoria tritici* Rob. et Desm, *Stagonospora nodorum* Berk.). Это один из показательных примеров прогрессирующих болезней. Если в 1980-1990-е годы септориоз имел локальное проявление, то в последнее время приобрёл экономическое значение [Назарова и др., 2010].

Впервые септориоз на пшенице был обнаружен А.А. Ячевским в 1911 году в Тульской и Воронежской областях, а в 1914 г. - А.С. Бондарцевым в Туркестане и Крыму [Кочоров, 2015].

В настоящее время септориоз составляет основу патогенного комплекса на посевах пшеницы в России, занимая доминирующее положение среди вредоносных грибных болезней [Назарова и др., 2010; Санин и др., 2015; Коломиец и др., 2014; Зеленева и др., 2014; Пахолкова, 2015; Левитин, 2016].

В литературе встречается до 16 названий видов этого гриба, однако существует много разногласий в их таксономии [Коломиец и др., 2014]. В России существуют два основных возбудителя болезни: *Stagonospora nodorum* (Berk.) Castellani and E.G. Germano [телеоморфа *Phaeosphaeria nodorum* (E. Mull.) Hedjar.], вызывающий септориоз листьев и колосьев пшеницы, и *Septoria tritici* Roberge et Desm. [телеоморфа *Mycosphaerella graminicola* (Fuckel) J. Schroet.] - возбудитель септориоза листьев пшеницы [Левитин, 2015]. Вид *S. nodorum* распространён повсеместно, но доминирует и наиболее вредоносен в Северо-Западном и Волго-Вятском регионах, то есть в северной зоне России. Вид *S. tritici* преобладает и причиняет больший ущерб в южных регионах: на Северном Кавказе и в Нижнем Поволжье, на территории ЦЧР. Однако с 2007 года основным возбудителем болезни на Северо-западе стал южный вид *S. tritici* [Левитин, 2015, 2016]. Поражённость яровой пшеницы в фазу молочно-восковой спелости составляла в зависимости от сорта 51-100 %, а степень развития болезни - от 8 до 30 %.

Как отмечает в своей работе Т.М. Коломиец с коллегами [2014], распространённость и вредоносность септориоза варьирует в разных странах и территориях.

Септориоз пшеницы, вызываемый видом *S. tritici*, встречается в регионах с повышенной влажностью, таких как Средиземноморье, Восточная и Центральная Африка, Мексика, США, Южная Америка, Австралия, Новая Зеландия [Cornish et al., 1990; Kema et al., 1996; Hunter, Coker, Royle, 1999; Suffert, Sache, Lannou, 2011]. Возрастает актуальность патогена в странах Западной Европы [Polley, Thomas, 1991; Дымина, 1997; Крупенько, 2016].

В нашей стране *S. tritici* распространён на Дальнем Востоке, Алтайском крае, Северном Кавказе, в Центрально-Чернозёмном регионе, Западной Сибири

[Тетеревникова-Бабаян, Бохян, 1967; Борзионова, Васецкая, 1989; Мелькумова, 1990А; Мелькумова, 1990Б; Судникова, Артёмова, 2002; Волкова и др., 2007; Санин, Корнева, Полякова, 2015; Дёрова, Шишкин, Жукова, 2015; Левитин, 2015, 2016].

Кроме того, этот патоген хорошо известен в Украине, Белоруссии, Прибалтике, Казахстане [Тетеревникова-Бабаян, Бохян, 1967; Коваленко, 1986; Борзионова и др., 1991; Пахолкова, 2003; Сагитов, Аубакирова, 2013; Ретьман, Кислых, Шевчук, 2014].

При сильном поражении пшеницы потери урожая, вызываемые грибом *S.tritici*, составляют от 10-25 до 40-60% [Cornish et al., 1990; Санин, 2000; Санин, Корнева, Жохова и др.2012; Санин, Корнева, Полякова, 2015].

Вид *S. nodorum* имеет большое распространение. Особенно он характерен для влажных областей, но может причинять вред и в засушливых районах [Hewett, 1966; King et al., 1983; Spadafora et al., 1987; Левитин, 2015, 2016]. *S.nodorum* наносит значительный ущерб на территории Европы [Mielke, 1994; Jones, 1985; Ильюк, 2011], США [Calrouzos, Lapis, 1969; Solomon, Lowe, Tan. et. al., 2006; Ретьман, Кислых, Шевчук, 2014], Бразилии [Scharen, Krupinsky, 1978; Solomon et al., 2006].

*S. nodorum* распространён в Алтайском крае, Южном Урале, Северо-Восточных и Центральных районах европейской части России, Западной Сибири, Казахстане [Васецкая и др., 1983; Санина, Анциферова, 1991; Сагитов, Аубакирова, 2013].

Потери урожая, вызываемые паразитированием гриба *S. nodorum*, составляют от 10-20 до 30-50% в годы эпифитотии [Spadafora et al., 1987; Mielke, 1994; Ильюк, 2011].

*S. avenae* отмечен на пшенице как в различных частях Европы, так и Америки [Wiese, 1977; Евсеев, 2006; Карпук, 2007]. Вид *S. avenae* присутствует во всех регионах нашей страны, высевающих пшеницу, но с меньшей частотой встречаемости по сравнению с *S. tritici* и *S. nodorum* (от 6,9 до 19,2%) [Санина,

Пахолкова, 2002; Пахолкова и др., 2016]. В отечественной литературе есть данные о встречаемости этого патогена на пшенице европейской части России, в Алтайском крае и Новосибирской области [Васецкая, Борзионова, 1989; Санина, Анциферова, 1991; Евсеев, 2014].

Вопрос об экономическом значении *S. avenae* до конца не изучен. По мнению некоторых специалистов, данный вид септориоза мало влияет на урожай, так как встречается в конце вегетационного периода после появления колоса [Johnson, 1947; Shearer, Calprouzos, 1973]. Однако, в зависимости от зоны возделывания пшеницы и года наблюдения, его доля в популяции септории может достигать до 76,9% [Санина, Пахолкова, 2002].

Российскими учёными и коллегами из ближнего зарубежья регулярно проводится работа по изучению видового состава септориоза пшеницы, особенностей распространённости, вредоносности, определения положения в фитоценозе и их динамика.

По данным П.М. Политыко, Л.И. Назаровой, С.С. Санина [1985], в нечернозёмной зоне Российской Федерации в условиях высокого увлажнения на посевах яровой пшеницы распространение септориоза достигало 100%, развитие - 96%.

В Западной Сибири распространение болезни на яровой пшенице в период молочно-восковой спелости достигало 100% [Чулкина, 1988]. В условиях этого региона для яровой пшеницы основными источниками инфекции септориоза являются пожнивные остатки растений и семена. При поражении семян заболевание проявляется на coleoptile и нижних листьях в период всходов-кущения.

Т.И. Борзионова, М.Н. Васецкая с соавторами [1991] установили, что в азиатской части СНГ септориоз на посевах яровой и озимой пшеницы имел повсеместное распространение. Наиболее сильная поражённость растений (выше 50%) наблюдалась в Алтайском крае, в Челябинске, Новосибирской, Северо-Казахстанской и Восточно-Казахстанской областях.

Исследования Н.Н. Штайна [1997] показывают, что в 1996 г. в Ставропольском крае поражённая септориозом площадь возросла в 8,8 раз по сравнению с 1990 г. и составила 51,2% к обследованной, распространение болезни доходило до 60-80%, степень развития - 18-34%.

Как сообщают в своей работе Т.Г. Дёрова, Н.В. Шишкин, Е.В. Жукова [2015], с конца 2000-х годов в Ростовской области в производственных условиях и на селекционных делянках отмечалось ежегодное проявление септориозных пятнистостей. Наиболее сильное их развитие было в 2009 г., когда на большинстве возделываемых сортах озимой пшеницы поражение листьев достигало 50-60%, колоса - 15-20%. Развитие септориоза различалось по годам исследований в пределах одной зоны. В южной и приазовской зонах, наиболее благоприятных по влагообеспеченности и температурному режиму, степень развития составляла от 5-10 % (2010 г.) до 50-60 % (2012 г.).

По данным В.В. Евсеева [2015], на территории Южного и Северного Зауралья септориоз ежегодно развивается на всех зерновых культурах, но наибольший вред причиняет посевам яровой пшеницы. Умеренно тёплая погода в июле, обильные осадки и продолжительные росы чрезвычайно способствуют распространению заболевания. В Курганской области среднее поражение посевов достигает 23%. В Тюменской области заболевание регистрируется на 81,6% от обследованных площадей, число заражённых растений колеблется от 27,3 до 100%, развитие - от 7 до 55%.

Септориоз наносит существенный ущерб качественным и количественным показателям урожая пшеницы в странах ближнего зарубежья. По данным М. Койшибаева с соавторами [1988], в 1986-1987 г.г. отмечалось умеренное и сильное поражение посевов пшеницы септориозом как в лесостепной, так и степной зонах Северо-Казахстанской области.

Работы Кочорова [2013, 2014; 2016] показывают, что в Восточном Казахстане среди многочисленных грибных болезней озимой и яровой пшеницы по распространённости и вредоносности септориоз занимает одно из первых мест.

Он отнесён к категории болезней, которые наносят хозяйственнозначимый ущерб. Его вредоносность возрастала с начала 70-х годов [Сагитов, Аубакирова, 2013].

М. Койшибаевым и Э.Т. Исмаиловой [1989] установлено, что ведущим фактором, определяющим уровень развития септориоза в условиях Юго-востока Казахстана является количество выпавших осадков. Заболевание на озимой пшенице проявляется в период кущения - стеблевания, а максимальное развитие (21-36,5%) наблюдалось в фазе молочно-восковой спелости зерна.

Как сообщают в своих работах Е.И. Жук, А.Г. Жуковский [2011], Марютин, [2011], Крупненько [2016], септориоз листьев и колоса яровой пшеницы отмечается ежегодно в республике Беларусь. Распространение болезни нередко достигает 100%. Недобор урожая яровой пшеницы из-за щуплости зерна, вызванной развитием септориоза *S. nodorum*, составляет от 0,8% до 19%, а в некоторых случаях потери урожая могут достигать 30%. Учёными была установлена обратная корреляционная зависимость между поражённостью колоса яровой пшеницы септориозом и показателями биологической урожайности и прямая - между развитием болезни на колосе и инфицированностью зерновок культуры *S. nodorum*.

На Украине во влажном 1995 году поражённость листьев пшеницы септориозом достигла 74%, а в неблагоприятном для развития болезни 1996 году не превышала 25%. В условиях Западной Лесостепи Украины выросла вредоносность септориоза, так как зона является достаточно увлажнённой. По литературным данным, на развитие септориоза листьев существенного влияния сроки сева не имели. Поражение септориозом колоса было наибольшим на посевах оптимальных сроков сева и уменьшилось при допустимых и поздних [Волощук и др., 2014].

Как указывают Г.В. Пыжикова, А.А. Санина [1987], оптимальная температура для проявления септориоза находится в пределах 14-22°C. Второе обязательное условие, определяющее развитие болезни, - выпадение обильных осадков или сохранение в течение нескольких суток высокой относительной влажности воздуха. В работе Н.А. Склименок, С.Ф. Буга [2014] на основании регрессионных

анализов установлено наличие корреляционных связей между пороговым уровнем развития септориоза листьев (1,0-5,0%) и гидротермическими факторами текущего и предыдущего годов. Первичное поражение озимой пшеницы происходит уже на начальных этапах развития культуры. Дальнейшее протекание эпифитотиологического процесса связано со средней температурой и суммой осадков в октябре. Именно в этот период завершается инкубационный период и проявляются первые симптомы заболевания листового аппарата. Следовательно, от того, как складываются погодные условия в начальный период вегетации озимой пшеницы, зависит течение инфекционного процесса при весеннем возобновлении вегетации.

Санина А.А., Анциферова Л.В. [1991] определили, что природными резервуарами инфекции септориоза для пшеницы могут служить дикорастущие и культурные растения из семейства злаковых и двудольных, в частности лебеда и сурепка.

В течение лета гриб, развиваясь на посевах восприимчивых сортов, образует до 14 поколений. Конидии патогена разносятся с каплями воды, насекомыми и ветром на расстояние до 100 м от посева и в высоту до полутора метра. Максимальное их количество наблюдается на высоте 45-75 см, то есть на уровне заражённых листьев [Дёрова, Шишкин, Жукова, 2015].

Исследования Г.П. Пыжиковой с соавторами [1985] показали, что размер потерь урожая от септориоза зависит от степени его развития. При поражённости растений болезнью на 36-50% урожай снижается в среднем на 10-20%, а свыше 75% - на 35-40%.

С 2000 г. ведётся работа по изучению видового состава септориоза на сортах озимой и яровой пшеницы территории ЦЧР (Тамбовская, Липецкая, Воронежская, Курская и Белгородская области). Установлено, что септориоз пшеницы в регионе вызывают три вида (в порядке убывания частоты встречаемости): *S. tritici*, *S. nodorum*, *S. avenae*. Доминирующее положение в септориозном патогенном комплексе регулярно занимал вид *Septoria tritici*. Частота встречаемости видов септориоза была неодинаковой на протяжении всех лет изучения. Она

варьировала как в пределах сравнения одинаковых сортов по годам, так и при сравнении разных сортов. Поэтому роль климатических условий в формировании патогенного комплекса инфекционных болезней пшеницы является очевидной [Зеленева, 2008; Зеленева, Судникова, 2016].

Бурая ржавчина, вызываемая видом *Puccinia triticina* Erikss., развивается на посевах пшеницы во всех регионах мира и вызывает ежегодные потери 5-10% урожая, а в годы эпифитотий ущерб достигает 30-50% [Санин, 1997; Плотникова и др., 2013, Плотникова, Мешкова, 2013, Шаманин и др., 2014]. За счёт регулярного повсеместного поражения посевов пшеницы суммарные экономические потери от бурой ржавчины выше, чем от других видов ржавчины [Huerta-Espino et.al., 2010].

Возбудитель бурой ржавчины пшеницы, *P. triticina*, адаптирован к разнообразным климатическим условиям, вследствие чего это заболевание встречается ежегодно во всех регионах культивирования пшеницы в мире. Потери урожая от бурой ржавчины значительны. В США, несмотря на успехи в создании устойчивых к болезни коммерческих сортов, в период с 1992 по 1998 гг. они составили от 1,6 до 4,8%. В Калифорнии в 1996 г. они достигли 12%, в Оклахоме в 1997 г. - 10% [Long, 2000; Stossel, Freier, Wechsung, 2013]. В работе Н. Goyeau и его коллег в период с 1998 по 2009 гг. отмечена быстрая эволюция популяции *Puccinia triticina*, вызывающей ржавчину листьев твёрдой пшеницы во Франции [Goyeau et al., 2012]. В работе А. Hanzalova, Т. Sumikova, J. Huszar, P. Bartos [2012] приводятся результаты изучения физиологической специализации ржавчины листьев пшеницы (*Puccinia triticina* Eriks.) в 2009-2011 гг. в Словацкой Республике. О. Ninjmaa, Ya. Myagmarsuren, I. Dagiimaa [2010] изучали устойчивость сортов пшеницы к листовой ржавчине в Монголии.

Бурая ржавчина пшеницы наносит существенный урон производству зерна и в России, особенно в районах Поволжья, Северного Кавказа, ЦЧР, центральной зоны Нечерноземья, отдельных областях Западной Сибири, а также Украине,

Молдавии, Казахстане, где она развивается практически ежегодно, нередко достигая уровня эпифитотии [Кочоров, Сагитов, Султанова и др., 2016].

В.Г. Траншель в 1904 г. проводил исследования по ржавчинным грибам, изучал морфологические признаки возбудителей и циклы их развития [Наумов, 1939]. Позже ими занимался профессор А.А. Ячевский, который обнаружил жёлтую ржавчину на посевах в Туркестане. К.М. Степанов и А.Е. Чумаков [1973] установили, что вредоносность ржавчины зависит от абиотических факторов, агрессивности физиологических рас возбудителя, а также фазы развития растений, когда происходит массовое поражение посевов [Кочоров, 2013]. При благоприятных для развития ржавчинных болезней погодных условиях массовое поражение зерновых культур может охватить большие пространства, принимая характер эпифитотий. Частота эпифитотий зависит от экологических условий и варьирует по регионам страны от 1-2 до 5-6 раз в каждом десятилетии [Санин, 2013].

Наиболее вредоносна бурая ржавчина во многих районах Украины, на Северном Кавказе, в увлажнённых районах Европейской части и Сибири [Ченкин и др., 1990].

В результате многолетнего мониторинга развития бурой ржавчины в Западной Сибири, проводимого СибНИИСХ с 1960 г., показано, что в период 1960-1970-х годов массовое проявление заболевания наблюдалось 1-3 раза [Мешкова и др., 2008; Белан, 2012]. В 1980-х годах наметилась устойчивая тенденция возрастания развития болезни. В 1990-х годах умеренное и сильное проявление заболевания отмечено в 7 случаях. С 2001 г. проявление бурой ржавчины в большей или меньшей степени регистрируется ежегодно на всей территории Западной Сибири [Мешкова, Россеева, 2008; Плотникова и др., 2015]. Болезнь оказывает отрицательное влияние не только на количество получаемой продукции, но и на её посевные и технологические показатели качества [Мешкова, Россеева, 2016]. В период 2005-2010 гг. сильное её проявление отмечалось в 2005 и 2007 гг. Начиная с 2007 г. в популяции патогена появились патотипы с геном вирулентности р9,

что привело к поражению ранее устойчивых сортов, возделываемых в области [Шаманин и др., 2014; Плотникова и др., 2016].

В Поволжье и в прилегающих районах эпифитотии бурой ржавчины в период времени 1913-1990 гг. развивались 19 раз [Садыгова, 1994], при сильном поражении болезнью потери зерна в этом регионе достигали 20-30% и более; при умеренном поражении, которое наблюдается почти ежегодно, урожай снижался на 5-10% [Лебедев и др., 1994].

Маркелова Т.С. [2015] сообщает, что в последние десятилетия в Поволжье в условиях монокультуры и севооборотов с короткой ротацией, насыщения севооборотов однотипными культурами, внедрения приёмов нулевой или минимальной обработки почвы, возделывания восприимчивых, генетически однородных сортов происходит нарушение естественных связей между растением-хозяином и патогеном. Как результат - расширение видового разнообразия и повышение вредоносности возбудителей болезней, значительное возрастание интенсивности развития и распространения заболеваний. В результате наметившихся тенденций всё чаще наблюдаются эпифитотии таких вредоносных заболеваний, как бурая ржавчина.

В последние годы отмечено усиление массового развития фитопатогенных микромицетов в условиях Северо-Западного региона РФ, в том числе возбудителя бурой ржавчины пшеницы, что приводит к систематическому ухудшению фитосанитарной обстановки региона [Колесников и др., 2011; Гулятьева, 2013].

Заражение бурой ржавчиной в Ростовской области происходит в начале кущения осенью, усиливается в период весеннего кущения-колошения и достигает максимума в фазе молочно-восковой спелости зерна [Сорокин, Гринько, Кузюба, 2009].

С 1991г. на Северном Кавказе увеличилось распространение и вредоносность листостеблевых болезней зерновых культур. Во всех зонах отмечается значительное поражение посевов бурой ржавчиной. В разные годы её развитие фиксируется на 40-80% площадей [Шуляковская, Ненадова, Павлова, 2006; Аблова и др., 2014; Кремнева и др., 2015; Гвоздева, Волкова, 2016]. На Северном

Кавказе эпифитотии возникают с частотой 2-3 раза за 10 лет. В своей работе Г.В. Волкова, О.Ф. Ваганова, Т.А. Долбилова [2016] показывают, что инфекционный фон возбудителя бурой ржавчины по годам, в зависимости от погодных условий на территории Северного Кавказа, был разным. Самое сильное развитие заболевания отмечено в 2014 году, когда на восприимчивом сорте развитие заболевания достигало 97%. В 2015 году оно составило 63%, в 2016 году - 37%.

В условиях 2013 г. в Ставропольском крае поражение посевов бурой ржавчиной выявлено в 25 районах на 311 тыс. га. Проявление болезни носило очаговый характер. Хотя жаркая сухая погода в фазе налива зерна была благоприятна для развития заболевания, эпифитотия не развилась благодаря фунгицидным обработкам [Стамо, Кузнецова, 2014].

Заболевание ржавчиной, особенно листовой и стеблевой, считается основным биологическим фактором, сдерживающим производство пшеницы, что объясняется способностью патогена быстро развиваться, мутировать и мигрировать на длительные расстояния благодаря переносу воздушным путём [Койшибаев и др., 1999; Kochorov, Sagitov., 2014]. Так, по литературным данным, в северном регионе Казахстана бурая ржавчина проявляется умеренно, в пределах 10-25%, а в увлажнённые годы - до 50-100% [Кочоров, 2016]. В Восточно-казахстанской области бурая ржавчина отмечается во всех климатических зонах, где имеются посевы яровой и озимой пшеницы [Койшибаев, 2013].

В фитопатогенном комплексе пшеницы на территории Центрально-Чернозёмного региона бурая ржавчина пшеницы продолжает оставаться наиболее распространённой и вредоносной болезнью. В Центрально-Чернозёмном регионе частота эпифитотий за 10 лет составляет 3-4 раза [Плахотник, Курбатова, 2004; Обзор фитосанитарного состояния посевов сельскохозяйственных культур в Российской Федерации в 2009-2015 гг.]. На яровую пшеницу бурая ржавчина попадает преимущественно с озимых сортов ближе к концу вегетации растений. Поэтому, на наш взгляд, главная роль должна принадлежать сортам с неспецифической и возрастной устойчивостью [Плахотник, Курбатова, 2004; Зеленева и др. 2015А; Зеленева и др., 2015Б].

Головнёвые заболевания зерновых культур относятся к числу наиболее вредоносных. Повсеместное поражение ими озимой и яровой пшеницы отмечается из года в год. Гриб, вызывающий головню, практически полностью разрушает поражаемый орган растения, превращая его в чёрную плотную или пылящуюся массу спор [Delalis, 2007; Плахотник, Зеленева, Судникова, 2016].

По данным Т.К. Шешеговой [2015], повышение температуры в летний период благоприятствует развитию видов головни на зерновых культурах. Несмотря на разъяснительные мероприятия по профилактике инфекционного заболевания, проводимые специалистами по защите растений и учёными в Кировской области, головня широко распространена и активно паразитирует как на озимых, так и на яровых культурах. В отдельные годы (2005, 2006, 2008, 2011, 2012, 2013, 2014) распространение болезни приобретало эпифитотийный характер.

Пыльная головня - опасное грибное заболевание пшеницы. При малейшем ослаблении внимания к ней урожай зерна снижается на 20-40% и более [Сысуев, Баженова, 1999].

В настоящее время пыльная головня встречается во всех почвенно-климатических зонах, где возделывают пшеницу. Она распространена в европейской части Российской Федерации, встречается в некоторых районах Западной Сибири, во многих районах Казахстана [Цыганков, 2012; Пуховский, Шилова, 2016], Азербайджана [Мехдиев, 2015].

Следует отметить, что в Северную и Южную Америку, Австралию и на юг Африки возбудителя этого заболевания завезли с семенами из Старого Света [Nielsen, 1987].

Распространение и вредоносность патогена зависит не только от достижений селекции и семеноводства пшеницы, но также от климата, погодных условий, то есть география расселения пыльной головни может не совпадать с географией распространения пшеницы. Например, в Поволжье яровая пшеница страдает от пыльной головни почти ежегодно, тогда как в посевах озимой пшеницы она, как правило, не встречается, т.к. даже у заражённых растений в процессе перезимовки

патоген теряет свою жизнеспособность [Крупнов, Дружинин, 2002; Веденеева, Маркелова, 2003]. Возбудитель пыльной головни распространён по всей области, но ущерб от него сильнее в Центральных и Северных районах Заволжья, а также в Центральных, Северо-Восточных и некоторых Южных районах правобережья области. Различия между зонами Саратовской области по степени распространения пыльной головни могут быть связаны с рядом факторов: в Заволжье более высокий удельный вес в посевах яровой мягкой пшеницы, равнинный характер местности; здесь наивысший удельный вес в посевах занимали такие восприимчивые сорта, как Альбидум 43, Саратовская 42 [Дружинин, Крупнов, 2008; Дружинин, 2009].

Поражение твёрдой головнёй ведёт к высоким потерям урожая пшеницы. Заболевание может быть причиной снижения всхожести и густоты стояния растений, уменьшается количество зерновок в колосе [Плахотник и др., 2016].

В Поволжье твёрдая головня поражает в основном озимую пшеницу, но по причине пониженного температурного режима в период посева яровой пшеницы, а также нарушения технологии её возделывания отмечается заметное поражение этой культуры твёрдой головнёй [Веденеева, Маркелова, 2003].

В Краснодарском крае твёрдая головня ежегодно выявляется на 8-63% (в 1997 г. - 89,1%) от обследованной площади. Количество поражённых колосьев в очагах головни может достигать 12% [Аблова и др., 2010].

А.В. Харина [2013] проводила исследования на территории Кировской области. В её работе показано, что среди многочисленных болезней яровой пшеницы виды головни представляют серьёзную опасность. Их частота проявления составляет 7-8 раз за 10 лет [Система ведения агропромышленного производства Кировской области, 2005]. Установлена тесная зависимость между поражением растений пыльной, твёрдой головнёй и потерями урожая. Распространение головнёвых болезней усиливается при благоприятном сочетании температуры воздуха и количества осадков в период цветения растений (пыльная головня) и прорастания семян (твёрдая головня) [Харина, 2013].

В литературе имеются сведения по изучению защиты полевых культур [Лаптиев, Шпанев, Гончаров, 2014; Лавринова, Евсеева, 2015] и изучению внутривидовой дифференциации возбудителей твёрдой головни пшеницы на территории ЦЧР [Плахотник и др., 2016], в Омской области [Зверовская, Мешкова, 2012], в Нижнем Поволжье [Маслова, 2006].

Средневзвешенный процент поражения хлебов твёрдой головнёй возрос от 0,01 до 0,4-2,5% (в ряде регионов 4-28%) [Абеленцев, Зишина, 2004; Лукьянова, 2005]. В последние годы в связи с увеличением объёмов фитоэкспертизы семян и применения фунгицидов в большинстве субъектов Российской Федерации наметилась тенденция уменьшения поражения растений головнёвыми заболеваниями [Шкаликов, 2002; Дружинин, 2009; Голощапов, 2011; Левченко Ю.Г., Аблова, 2016].

Исследования Л.Н. Ращенко [2002], проведённые в 1990-2001 гг. на территории Украины, показали, что твёрдая головня встречается в большинстве областей страны, особенно в лесостепной и степной зонах. Чаще всего её выявляли в Одесской, Черкасской, Полтавской, Винницкой, Николаевской, Херсонской, Харьковской, Житомирской и Черниговской областях. В эпифитотийные годы потери урожая от этого заболевания могут достигать 15-30%. В.А. Барановская с коллегами [2002] сообщает о распространении вида *T. caries* на территории Украины. В некоторых образцах наряду с телиоспорами этого вида наблюдались единичные споры *T. levis* (Kuhn). Наиболее агрессивной является популяция из Одесской области.

В последнее время как в условиях Украины, так и в других странах СНГ наблюдается рост заражённых возбудителями болезни площадей. Л.Н.Ращенко пишет, что для защиты культуры необходимо использовать всю систему противоголовнёвых мероприятий, включая выращивание устойчивых к заболеванию сортов. Отмечается снижение использования фунгицидов, поэтому необходимо немедленное введение комплекса мероприятий по ограничению распространения болезни в дальнейшем. Изучение устойчивости сортов пшеницы украинской селекции к возбудителю твёрдой головни показало, что практически

все они высоковосприимчивы [Babayants et al., 2006; Екимова, Дрегваль, Винников, 2014].

Начало распространения твёрдой головни на яровой пшенице в агрофитоценозе Центрально-Чернозёмного региона приходится на 90-е годы прошлого столетия. В начале текущего века распространение фитопатогена увеличилось, достигнув в 2004 году в некоторых хозяйствах эпифитотийного уровня. В ЦЧР распространён вид *T. caries* (Dc) Tul, способный в одинаковой степени поражать озимую и яровую пшеницы [Плахотник и др., 2016].

Для изучения патогенных комплексов возбудителей болезней необходимо регулярно проводить маршрутные обследования производственных и селекционно-семеноводческих посевов зерновых колосовых культур. Это актуально, так как возделывание сельскохозяйственных культур в конце XX и начале XXI столетий сопровождается глобальными изменениями климата [Левитин 2015, 2016]. Как отмечает академик С.С. Санин [2016], в России изменения климата, наиболее ярко проявляясь в умеренных широтах Европейской части, в Средней и Западной Сибири, Забайкалье, сказываются не только на развитии сельскохозяйственных культур, но и на вредящих им организмах. Поэтому регулярный мониторинг с разработкой и применением более оперативных методологий и прогнозов является первоочередной задачей современной фитосанитарии зернопроизводства.

## 1.2 БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ВОЗБУДИТЕЛЕЙ ОСОБО ОПАСНЫХ МИКОЗНЫХ БОЛЕЗНЕЙ ПШЕНИЦЫ

### 1.2.1 Септориоз

Посевам пшеницы наносят большой вред грибные болезни, среди которых с середины семидесятых годов прошлого столетия широкое распространение получил септориоз, когда в Европейской части страны впервые было отмечено массовое проявление этого заболевания [Пересыпкин, 1989; Пыжикова, 1984; Зазимко, Монастырская, Горьковенко, 2003; Судникова и др., 2002; Санин, Корнева, Полякова, 2015]. Септориоз сильно поражает озимую и яровую пшеницу, пятнистости вызывают грибы рода *Septoria* и рода *Stagonospora*.

Септориоз злаков возникает по причине паразитической деятельности более чем десяти видов грибов, принадлежащих в систематическом отношении к отделу *Deuteromycota*, классу *Coelomycetes*, порядку *Sphaeropsidales (Pycnidiales)*, семейству *Sphaeropsidacea* [www.indexfungorum.org].

Видовой состав возбудителей септориозных пятнистостей пшеницы на территории Центрально-Чернозёмного региона представлен, главным образом, тремя видами: *Septoria tritici* Roberge et Desm. [телеоморфа *Mycosphaerella graminicola* (Fuckel) J. Schroet.], *Stagonospora nodorum* (Berk.) Castellani and E.G. Germano [телеоморфа *Leptosphaeria nodorum* = *Phaeosphaeria nodorum* (E. Mull.) Hedjar.], *Stagonospora avenae* f. sp. *triticea* Johns. [телеоморфа *Leptosphaeria avenaria* = *Phaeosphaeria avenaria*] [Пидопличко, 1978; Санина, Анциферова, 1991; Судникова и др., 2005; Плахотник и др., 2007; Зеленева, 2008].

Впервые вид *S. tritici* описан Дезмазьерсом (Desmazieres) в 1842 г. на пшенице [Weber, 1922], вид *S. avenae* - на пшенице в Канаде в 1942 г. Т.А.Джонсоном [Johnson, 1947], *S. nodorum* впервые был описан Беркели (Berkely) в 1845 г. в Англии на стеблевых узлах пшеницы под названием *Depazea nodorum* Berk. В 1850 г. автор изменил название гриба на *Septoria nodorum* Berk [Пыжикова, 1984].

*S. tritici* развивается на листьях, листовых влагалищах, реже на стеблях. Однако в некоторых местах этот вид встречается на колосьях так же часто, как и *S. nodorum*. *S. tritici* имеет более продолжительный инкубационный период и период генерации и характеризуется более интенсивным спорообразованием, чем *S. nodorum* [Санин, Корнева, Полякова, 2015]. Заболевание характеризуется появлением на листьях продолговатой линейной пятнистости, располагающейся между жилками листа. Пятна на обеих сторонах листьев сначала незаметные, затем желтоватые, позднее бледные, линейные с тёмной каймой, нередко сливающиеся. Они достигают 1 см в длину и 2-3 мм в ширину [Демидова, 1926; Марланд, 1948; Гешеле, 1971; Санин, Пыжикова, 1988]. Позднее на верхней и нижней стороне поражённого листа обнаруживаются хорошо заметные чёрные почковидные пикниды возбудителя, располагающиеся рядами вдоль жилок [Пыжикова и др., 1989].

Пикниды - замкнутые плодовые тела - образуются под эпидермисом. Они обычно тёмного цвета, покрыты кожистой оболочкой, имеют круглое устье. В пикнидах образуются споры (конидии) возбудителей септориоза [Wiese, 1977; Babodoost, Nebert, 1984; Санин и др., 1988]. Конидии в основном удлинённой формы, прямые или изогнутые, тупые или остроконечные. Их размер колеблется в пределах  $13-125 \times 0,7-4,5$  мкм. Известны следующие формы конидий: нитевидные (отмечены у 52% видов), цилиндрические (20%), палочковидные (20%), веретеновидные (7%) и булавовидные (1%) [Марланд, 1948; Пыжикова, 1984].

По мнению Д.Н. Тетеревниковой-Бабаян [1987], именно ширина и строение концов конидий (закруглённые, тупые, заострённые и т.д.) определяют их общий габитус, хотя эти признаки являются довольно изменчивыми, и, по данным некоторых авторов, величина пикнид может служить скорее признаком физиологического состояния возбудителя, восприимчивости растения или влияния условий среды, чем вида [Марланд, 1948].

Пикниды раскрываются в присутствии капельной влаги. От растения к растению споры распространяются только с помощью воды, особенно интенсивно

брызгами при дожде с ветром. Заражение растений и развитие болезни происходит от +5 до +30°C (оптимальная температура - +14, +22°C) и при сохранении капельной влаги на растениях не менее 8-10 часов или длительной (несколько суток) высокой относительной влажности воздуха 98-100% [Васецкая и др., 1987; Пыжикова и др., 1988]. Поэтому в зону риска попадают районы с умеренным, мягким и влажным климатом [Дёрова и др., 2015].

Грибы способны формировать не только конидиальную, но и сумчатую стадию (телеоморфу). Зимуют сапротрофно на растительных остатках, формируя к весне в плодовых телах сумки с аскоспорами [Тетеревникова-Бабаян, 1987; Czembor, Arseniuk, 1999; Suffert et al., 2011]. Телеоморфная стадия гриба может формироваться не только на перезимовавших растительных остатках или дикорастущих растениях, но также на инфицированных листьях пшеницы на протяжении всего периода вегетации [Кема et al., 1996; Hunter et al., 1999; Шпанев, 2003; Еюбов и др., 2011]. Также могут зимовать на всходах озимых зерновых культур. В эпифитотическом развитии этих грибов основное место занимает конидиальная стадия, сумчатая имеет второстепенное значение [Пыжикова и др., 1989; Дёрова, Шишкин, Жукова, 2015]. Между видами имеются различия в способности сохраняться в межвегетационный период. *S. tritici* в основном перезимовывает на заражённых с осени растениях пшеницы, а *S. nodorum* - на растительных остатках в почве, на стерне и др. [Санин и др., 2015]. Источником инфекции вида *S. nodorum* являются также заражённые семена, особенно озимых культур [Евсеев, 2015].

Зачастую оба вида одновременно развиваются на одном и том же растении, а их представленность зависит от складывающихся погодных условий, сорта, фазы развития растения. *S. nodorum* более интенсивно проявляется и чаще встречается в поздние фазы вегетации. Он более представлен в регионах и на полях возделывания яровой пшеницы [Санин, Корнева, Полякова, 2015].

Растения заражаются первично во время всходов. Затем по мере роста болезнь переходит на листья верхних ярусов, а позже - на колос и зерно, при этом нижние листья поражаются сильнее, чем верхние [Горленко, 1968; Пересыпкин,

Коваленко, 1977; Пыжикова и др., 1989]. Появляясь на всходах, гриб тормозит их развитие, а при сильном поражении приводит к гибели [Weber, 1922; Тетеревникова-Бабаян, 1962; Торопова и др., 2016].

Наиболее вредоносное развитие болезни отмечается при поражении трёх верхних листьев растений в период от начала колошения до цветения, приводящее в фазу молочно-восковой спелости к полному усыханию листьев [Чигирёв и др., 1989; Joerger et al., 1992; Торопова, 2005].

При поражении пшеницы септориозом листья преждевременно засыхают, и налив зерна идёт только за счёт зелёных частей стебля и колоса [Цветкова, Симон, 1994; Санин и др., 2010]. Поражение колоса приводит к инфицированию зерна и семян; зерно формируется щуплое, с низкой натурой и массой 1000 зёрен; продуктивность яровой пшеницы падает на 25-56%; всхожесть и энергия прорастания семян с больных растений снижаются на 7-12% [Фитосанитарная экспертиза ..., 2016].

Специализацию видов септориоза, поражающих злаки, изучал А.И.Деревянкин [1969]. Его результаты показали, что виды *S. tritici* и *S. nodorum* являются узкоспециализированными паразитами, поражающими в сильной степени только растения пшеницы, а при искусственных условиях они могут инфицировать в слабой степени другие злаки. В дальнейшем исследования были продолжены. Полученные результаты учёных свидетельствуют о широкой специализации возбудителей септориоза, способных паразитировать не только на пшенице, ячмене, ржи, овсе, но и более чем на 20 видах дикорастущих растений, таких как пырей ползучий, райграс высокий, эгилопс цилиндрический, ежа сборная, костёр безостый, мятлик луговой и др. Отмечена возможность перекрестного заражения растений пшеницы и злаковых трав [Васецкая и др. 1983; Khoknar, Расumbaba, 1987; Jenkyn, King, 1988; Маилова, 2013]. Резерваторами инфекции септориоза могут быть и некоторые двудольные сорняки, особенно их отмирающие части [Schwarze, 1985; Пыжикова и др., 1988; Жук, 2010].

Результаты исследований по изучению динамики лёта пикноспор гриба *Zymoseptoria tritici* (синоним *S. tritici*) в посевах озимой пшеницы в условиях республики Беларусь показаны в работе Н.А. Крупенько [2016]. Отмечена высокая численность пикноспор лишь на нижнем ярусе спороловушки (10 см. от поверхности почвы). В течение периода вегетации в динамике лёта пикноспор отмечалось 2 пика численности: в стадии образования 3-4-х узлов (ст. 33-34) и середина - конец цветения (ст. 65-69). В своей работе Н.А.Крупенько сообщает, что на всех ярусах спороловушек встречались двухклеточные прозрачные споры, диагностированные как сумчатая стадия гриба - *M. graminicola*, которая была впервые выявлена на территории Республики Беларусь.

Исследования А.А. Саниной и Е. В. Пахолковой [2002] показали, что для выделения, роста и развития гриба *S. avenae* хорошо себя зарекомендовала агаризированная картофельно-глюкозная среда. На споруляцию положительное воздействие оказывали эритемные лампы ЛЭ-30 и люминесцентные лампы ЛБ-80. Отдельные изоляты могли спорулировать в темноте. По репродуктивной способности изоляты *S. avenae* значительно (в 10 и более раз) уступали изолятам *S. nodorum*. Все изоляты обладали высокой степенью патогенности. Поэтому септориоз, вызываемый *S. avenae*, не только широко распространённое, но и вредоносное заболевание, близкое по своему эпифитотииологическому значению к септориозу, вызываемому *S. nodorum*.

### 1.2.2 Бурая ржавчина

Бурая ржавчина до настоящего времени остаётся наиболее вредоносной болезнью пшеницы, несмотря на прогресс, достигнутый в изучении природы устойчивости растений, структуры и изменчивости популяций патогена и успехи практической селекции на устойчивость [Михайлова, 2006; Плотникова и др., 2016].

Возбудителем бурой ржавчины пшеницы является вид *Puccinia triticina* Erikss. f. sp. tritici [(Erikss.) C.O. Johnson], представляющий собой европейскую

географическую форму *f. tritici*, эции развиваются на василистнике - р. *Thalictrum* [Гасич, Жукова, 2005; Азбукина, 2005].

Возбудитель бурой ржавчины пшеницы, гриб *Puccinia triticina* Erikss., в систематическом отношении принадлежит к отделу *Basidiomycota*, классу *Teliomycetes*, порядку *Uredinales*, семейству *Pucciniaceae*, роду *Puccinia* [www.indexfungorum.org].

*P. triticina* является двуххозяйным паразитом с полным жизненным циклом, то есть он имеет пять типов спороношения. На злаках гриб образует урединии, телии, споридии (базидиоспоры), на растениях-промежуточниках- спермации и эцие. В природных условиях генеративная фаза жизненного цикла возбудителя бурой ржавчины пшеницы наблюдается редко, в тех случаях, когда пшеница соседствует с промежуточным растением-хозяином. В большинстве мест обитания этот гриб имеет укороченный жизненный цикл, сведённый до чередования генераций урединиоспор (без 0 и I стадии). Однако в лабораторных условиях заражение василистника происходит успешно [Шифман, 1958; Samborski, Dusk, 1968; Кутафьева, 2003].

II стадия уредопустул - выполняет роль вредящей и зимующей (на озимых и падалице). Поражаются листья и листовые влагалища. Уредопустулы и телейтопустулы в основном беспорядочно расположены на верхней стороне листа. При сильном инфицировании листовая пластинка усыхает. *P. triticina* паразитирует почти исключительно на видах р. *Triticum*. В редких случаях развивается на ржи (р. *Secales*) и ячмене (р. *Hordeum*) [Stossel, Freier, Wechsung, 2013]. Сорты тритикале в разной степени заражаются видом *Puccinia triticina* [Груздев и др., 2016]. В полевых условиях на этих двух культурах паразитирует одна и та же популяция патогена [Михайлова, Мережко, Фунтикова 2009; Hanzalova, Bartos, 2011].

Из числа диких злаков поражает виды родов *Agropyron*, *Aegilops*, *Bromus*, *Secale*, *Hordeus*, *Elymus* и др. Имеет большое число физиологических рас [Траншель, 1939; Хохряков, 1941; Васильева, 1951; Бударина, 1955; Малютина, 1963; Михайлова, 2006; Hanzalova et.al., 2012].

Известно, что споры возбудителей ржавчины злаков переносятся воздушными потоками на большие расстояния. И.Г. Одинцова и Л.Ф.Шеломова [1977] обнаружили, что доля изолятов *P. triticina*, вирулентных к сорту Кавказ, вызвавших эпифитотию на этом сорте в Краснодарском крае, возросла в Центрально-Чернозёмной области России с незначительной до 47%, несмотря на то что в этой области в то время сорт Кавказ не выращивался.

Е.В. Никифоров и С.С Санин в своей работе [2016] отмечают, что физически перенос биологической примеси ничем не отличается от распространения в атмосфере любых твёрдых частиц. Особенности поведения спор ржавчины в атмосфере изучались с помощью экспериментов наземного и авиационного характера за период не менее 20 лет [Санин и др., 1976, 1986; Павлова, Санин, 1982]. Верхней, экспериментально установленной границей переноса уредоспор ржавчины является уровень 1,5 км. [Санин, 1998, 2013].

По результатам проведённого анализа генетического разнообразия современных российских сортов мягкой пшеницы с использованием фитопатологических и молекулярных методов исследований Е.И. Гулытьева [2013] сообщает, что большинство устойчивых яровых сортов защищены генами *Lr9* и *Lr19*, и эти сорта преимущественно сконцентрированы в регионах Поволжья, Урала и Западной Сибири. На основании анализа вирулентности региональные популяции *P. triticina* были объединены в 3 близкородственные группы: 1) северо-кавказскую; 2) уральскую, западно-сибирскую, поволжскую и центрально-чернозёмную; 3) северо-западную и центральную. По молекулярным исследованиям выделено две группы: 1) центрально-черноземная, центральная и уральская; 2) северо-кавказская, западно-сибирская и северо-западная [Gulytyeva et al., 2012].

### 1.2.3. Пыльная головня

*Ustilago tritici* (Pers.) Jens. - относится к отделу *Basidiomycota*, классу *Ustomycetes*, порядку *Ustilaginales*, семейству *Ustilaginaceae*; роду *Ustilago* (Pers.) [www.indexfungorum.org].

Возбудитель пыльной головни имеет две специализированные формы: *U. tritici* f. *aestivi* и *U. tritici* f. *duri*. Первая развивается только на мягкой пшенице, вторая - только на твёрдой пшенице [Веденеева, Маркелова, 2003].

Популяции возбудителя пыльной головни более стабильны и не так разнообразны, как, к примеру, у бурой ржавчины пшеницы. Это связано с тем, что гриб *U. tritici* имеет одну генерацию в год. Поэтому и устойчивость к патогену может сохраняться 10-15 лет и более [Веденеева, Маркелова, 2003]. В литературе отмечено, что гифа обычно проникает в завязь сверху и продвигается с дорсальной стороны, которая обращена к наружной цветковой чешуе [Nielsen, Thomas, 1996]. Интересно, что в дорсальной стороне завязи расположена хорошо развитая проводящая система [Батыгина, 1987].

В общей сложности от начала прорастания и до момента проникновения в зародыш мицелию требуется около 3 недель, после чего он вступает в период покоя в созревшем семени и будет в таком состоянии до тех пор, пока последнее не начнёт прорастать [Крупнов, Дружинин, 2002].

По М.М. Ивановой [1965], фазы развития пыльной головни тесно приурочены к определённым этапам развития пшеницы.

На первой фазе органогенеза растения в конусе нарастания мицелий гриба представлен в виде тонких, сильно гофрированных гиф.

На второй фазе развития растений (стадии 2-го и 3-го листьев) гриб выглядит в виде тонких гиф, но уже менее гофрированных и располагается в большом количестве в нижних частях конуса нарастания, где происходит дифференциация органов.

На третьей фазе органогенеза растений (фаза кущения) гифы также тонкие.

На четвёртой фазе развития растения (фаза начала и середины выхода в трубку) мицелий заметно уплотняется, окружает вновь образующиеся клетки молодого колоса, плотно примыкает к их стенкам, а затем постепенно врастает внутрь клеток.

На пятой фазе органогенеза растений (фаза конца трубкования) гриб окончательно проникает в клетки колоса растения, свивается в плотный клубок и заполняет клетки, а затем распадается на отдельные сегменты.

На шестой фазе органогенеза растения (до середины фазы набухания колоса) клубки гриба выходят за пределы поражённых клеток; образуется огромное скопление мицелиальной массы гриба, которая, распространяясь, разрушает новые клетки. В конце шестого этапа гриб переходит к спорообразованию. Вначале споры мелкие и обесцвеченные, но затем увеличиваются в размере, темнеют и покрываются оболочкой (фаза колошения-цветения).

На развитие возбудителя заболевания и инфекционный процесс существенно влияет окружающая среда, в основном температура и влажность воздуха. Оптимальная температура для развития патогена +18 - +24°C [Тропова, 1937; Крупнов, Дружинин, 2002, Харина, 2013]. Повышенная температура воздуха и наличие влаги в фазе колошения - начала цветения - ускоряют наступление фазы цветения - периода массового распространения спор гриба в воздухе, а также провоцируют открытое цветение у некоторых сортов пшеницы. Но наиболее уязвимым для заражения яровой пшеницы пыльной головнёй является период от цветения до начала налива зерна [Пересыпкин, Тютюрев, Баталова, 1991; Харина, 2013]. Как сообщает А.В. Харина [2013], при понижении температуры и увеличении количества осадков замедляется рост и развитие завязи. Время контакта патогена и растения также возрастает, что ведёт к массовому прорастанию и проникновению мицелия в ткани завязи.

Известно, что пшеница - это умеренно теплолюбивое растение, высокие температуры воздуха (выше 30°C) резко снижают урожай зерна [Германцев, Крупнов, 2001]. Жара неблагоприятна и для пыльной головни. Было показано, что исследуемый сорт пшеницы Marguis при 29,4°C проявлял почти полное

«самоосвобождение» или «самоочищение» растений от патогена [Kavanagh, 1964].

Одни сорта пшеницы более восприимчивы к патогену до начала опыления, другие - в период опыления цветка, но независимо от сорта восприимчивость растений через 4-5 дней после цветения снижается в 3-10 раз [Ohms, Bever, 1956]. Известны сообщения о случаях заражения даже после того, как зерновка сформировалась на 2/3 [Иванова, 1965; Liatukas, Ruzgas, 2006].

Круг растений-хозяев для пыльной головни весьма обширен. Помимо значительного числа видов рода *Triticum* и *Aegilops*, этот патоген зарегистрирован на целом ряде дикорастущих и культивируемых представителей следующих родов: *Hordeum*, *Secale*, *Aegilops*, *Agropyron*, *Elymus*, *Elyrigia*, *Haynaldia* [Nilson, 1978].

В России и других странах бывшего СССР с 30-х до 90-х гг. прошлого века проводили обширные исследования как по расовому составу пыльной головни, так и по генетике устойчивости к ней. Результаты этих работ систематически освещались в журналах, сборниках трудов и монографиях [Фиалковская, 1963; Тымченко, 1976; Кривченко, 1984; Каратыгин, 1986]. Однако начиная с 1990-х гг. после резкого сокращения финансирования науки внимание к пыльной головне и мерам защиты от неё ослабилось. Резко замедлились темпы селекции на устойчивость к патогену, почти прекратили изучение его расового состава. Непрерывно растут цены на протравители семян, не всем производителям зерна они доступны, и не каждый из них в достаточной мере эффективен. Всё это привело к катастрофическому распространению патогена. Так, по данным Саратовской СТАЗР, в последние десятилетия степень поражения пыльной головнёй яровой пшеницы в области достигла ежегодно 2-8%, а в некоторых хозяйствах - до 10-15% [Крупнов, Дружинин, 2002].

Пыльная головня наносит значительный ущерб урожаю пшеницы [Веденева, Маркелова, 2003]. Если на посевах насчитывают головнёвых колосьев 1-2%, то потери урожая могут достигать 5-20% [Nielsen, Thomas, 1996]. Это связано со скрытыми потерями, которые заключаются во многих физиологических

изменениях растений без видимых проявлений болезни. Л.Ф. Тымченко [1976] предложил формулы для определения потерь урожая.

По данным Е.А. Красавиной [1999], скрытые потери урожая от головни в 1997 г. составили 2-15% (Курганская, Костромская, Ярославская, Владимирская области и др.), а максимальные отмечались в Псковской области - 19-23%.

Скрытые потери от пыльной головни отмечались многими авторами [Ячевский, 1912; Баженова, 1953; Калашников, 1959; Чумаков, 1962; Фиалковская, 1963; Ригина, 1971; Буенков, 2013; Харина, 2013].

Заражение растений нередко ведёт к снижению массы 1000 зёрен [Eriksson, 1913; Скворцов, 1937; Сабурова, 1939; Taylor, 1958; Fezer, 1962; Doling, 1964; Кривченко и др., 1969; Сидорова, 1970; Крупнов, Дружинин, 2002; Буенков, 2013].

Некоторые авторы снижение средней массы зерна связывают не только с паразитированием гриба, но и с повреждением пестика при искусственном заражении [Lang, 1913; Сабурова, 1939; Rod, 1958; Буенков, 2013].

По результатам исследований В.А. Крупнова и А.Е. Дружинина [2008] было отмечено, что масса 1000 зёрен снижалась (в среднем на 3-23%) на сортах и линиях как устойчивых, так и слабопоражённых при выращивании растений из инокулированных семян. Помимо этого, снижалась лабораторная всхожесть семян. Инокулированные семена прорастали медленнее, чем здоровые.

В литературе известны сведения о снижении полевой всхожести [Шехурдин, 1961; Русаков, Звягинцева, 1961; Druzhin, Kpupnov, 1999]. Причём у устойчивых к патогену сортов и линий при инокуляции полевая всхожесть снижается в меньшей степени, чем у восприимчивых. Этот факт был отмечен ещё в 1972 г. А.Н. Галкиным [1972]. По результатам проведённых экспериментов В. А. Крупнова, А.Е. Дружинина [2008], всхожесть семян снижалась на 12-43% в зависимости от года как у восприимчивых, так и у устойчивых сортов и линий.

В литературе имеются сведения о влиянии патогена на высоту растений. В опытах В.А. Крупнова и А.Е. Дружинина [2002] высота растений снижалась в среднем на 1-35% как у устойчивых, так и у восприимчивых сортообразцов. Но

были и исключения, например, у сорта Л 2040 в течение 2-х лет не выявлено значительного снижения высоты при искусственном заражении растений по сравнению со здоровыми. Аналогичная ситуация наблюдалась у сортов Саратовская 60 и Жигулёвская.

В случае совместимости генотипа растения-хозяина и патогена у выживших головнёвых растений резко снижается число и высота побегов, надземная масса. Растения останавливаются в росте сразу после колошения. У больных растений изменяется цвет, размер листьев, флаговый лист преждевременно стареет. В ряде случаев симптомы заболевания наблюдаются лишь в нижней части колоса [Буенков, 2005, 2013].

В случае несовместимости генотипа-хозяина с патогеном или сверхчувствительности семена, содержащие мицелий, в одних случаях погибают в процессе прорастания и не дают всходов, в других - дают всходы, но они оказываются крайне слабыми, уродливыми, с бесплодными побегами; лишь при очень благоприятных условиях боковые побеги могут сформировать здоровый колос, особенно если они развиваются из coleoptильной почки, свободной от мицелия гриба [Крупнов, Дружин, 2002].

Химическое протравливание семян фунгицидами - весьма радикальный способ борьбы с пыльной головнёй. Проблема защиты окружающей среды и экономические трудности сельскохозяйственного производства делают более предпочтительной селекцию и внедрение устойчивых сортов [Веденева, Маркелова, 2003].

При малейшем ослаблении внимания к патогену и широком распространении восприимчивых к нему сортов потери в урожае зерна возрастают катастрофически [Крупнов, Дружин, 2008].

#### 1.2.4 Твёрдая головня

В мире известны четыре вида возбудителей твёрдой головни пшеницы, в России - два, отличающиеся в основном по характеру распространения: *Tilletia*

*caries* (DS) Tul. [син. *Tilletia tritici* (Bjerk.) Wint.] более специфичен для северных районов возделывания пшеницы и *Tilletia levis* (Kuehn). Тсун Т. Foctida (Walker) Livof - для южных и юго-восточных [Ульянищев, 1952; Диагностика основных грибных болезней хлебных злаков, 2002; Зверовская, Мешкова, 2012].

В ЦЧР и Среднем Поволжье распространён вид *T. caries* (Dc) Tul, способный в одинаковой степени поражать озимую и яровую пшеницы [Веденеева, Маркелова, 2003; Плахотник и др., 2016]. Гриб относится к облигатным паразитам и имеет много узкоспециализированных рас, различающихся по вирулентности к определённым генам устойчивости растения-хозяина [Веденеева, Маркелова, 2003].

Данный вид относится к отделу *Basidiomycota*, классу *Ustomycetes*, порядку *Ustilaginales*, семейству *Tilletiaceae*, роду *Tilletia* [www.indexfungorum.org].

Так как вид *Tilletia caries* поражает преимущественно мягкие пшеницы, происхождение которых связано с районами Средней Азии, то, учитывая параллелизм в эволюции паразитов и их хозяев, имеется предположение, что первые популяции возбудителя сформировались в Средней Азии. В литературе многие учёные рассматривают вид *Tilletia caries* как пластичный, который образует большое количество специализированных форм вида [Holton, 1944]. Значительно более устойчивы к нему однозернянки, двузернянки, некоторые твёрдые пшеницы, а также гексаплоидная - *Triticum spelta* и тетраплоидные - *T. carthicum*, *T. timophtvii*. Высокой иммунностью к возбудителю отличаются образцы гексаплоидной пшеницы *T. zhukovskyi*.

*T. caries* обитает на большинстве видов пшениц и, кроме того, отмечен на видах родов *Aegilops*, *Agropyron*, *Poa*, *Bromus*, *Secale*, на тритикале. При искусственном заsporении семян вид *T. caries* способен заражать рожь, а также виды родов *Dactylis*, *Lolium*, *Hordeum*, *Bromus*, *Festuca* и др. [Fischer, 1936; Ульянищев, 1952; Gassner, Niemann, 1954; Meiners, 1955; Shcuhmann, 1966; Dumitras, 1971].

У вида *T. caries* сорусы в плодовых телах имеют резкий селёдочный запах, который обусловлен триметиламином, содержащимся в хламидоспорах. Споровая

масса возбудителей заполняет содержимое зерна и имеет общую с ним форму, часто немного больше по объёму, покрыта тонкой плодовой оболочкой, которая легко растрескивается и обнаруживает чёрно-оливково-коричневую споровую массу. Хламидоспоры обычно сферические, субсферические, иногда овальные, тёмно-оливково-коричневые, 14-18 мкм в диаметре, с сетчатым экзоспором, варьирующим от незначительных мелких петель и полигональной сети до чётких ячеистых образований на оболочке спор [Гасич, Жукова, 2005].

Колосья поражённых растений дольше остаются зелёными, хотя внешне незначительно отличаются от здоровых. К моменту созревания пшеницы цветковые чешуи из-за большого объёма сорусов сильно раздвигаются, отчего колосья приобретают рыхлый вид. Патоген обычно вызывает укорочение колоса, но у некоторых сортов мягкой пшеницы наблюдается обратный эффект [Кривченко, 1984].

Опушённые колосья часто теряют ворсистость, иногда опадают ости. У некоторых сортов после инокуляции на листьях третьего-четвёртого ярусов могут образоваться хлорозы. Часто встречается частичное поражение колосьев. Инфицированный стебель, как правило, прямостоячий [Delalis, 2007].

Развитие болезни происходит следующим образом. При обмолоте зерна хламидоспоры твёрдой головни оседают на семенах и вместе с ними попадают в почву. Они прорастают и образуют споридии. Сливаясь, последние формируют инфекционные гифы с апрессориями, с помощью которых грибок внедряется в оболочку coleoptile. Распространение гриба в тканях идёт межклеточно. Примерно через 50 дней мицелий достигает точки роста. Во время дифференциации колоса мицелий проникает во все части цветков, разрушает эмбрионы и продуцирует хламидоспоры, которые образуются на гифах. Вначале они бесцветны, затем приобретают свойственный им узор на оболочке и цвет. Масса хламидоспор принимает форму зерна, вследствие чего она несколько больше округлена, поэтому колоски становятся более рыхлыми, цветковые чешуи раздвигаются сильнее [Пересыпкин и др., 1991].

Известно, что взаимодействие патогена *T. caries* с различными видами пшеницы специфически влияет на его генотипический состав, что проявляется в снижении патогенности гриба. И.В. Максимов с коллегами [2002] изучили возможность существования специализированных популяций *T. caries* на определённых видах пшеницы. Они показали, что в процессе многократной реинокуляции фитопатогена через реципиента возбудитель твёрдой головни постепенно формировал морфологически различающиеся телиоспоры и сорусы как на растениях, так и на каллусах мягкой и твёрдой пшеницы. При этом была выявлена дифференциация между популяциями гриба с мягкой и твёрдой пшеницы по признаку вирулентности [Maksimov et al., 2007].

На основании проведения полевых опытов И.В. Максимов с коллегами [2004] сообщают, что при перекрёстных пассажах с мягкой пшеницы на твёрдую и наоборот происходит достоверное снижение поражённости пшеницы твёрдой головнёй и изменение морфологических характеристик телиоспор фитопатогена. На мягкой пшенице показано явное превалирование бочонковидных рыхлых сорусов с тёмными спорами. Тогда как на твёрдой пшенице они были серповидными, плотными и содержали преимущественно светло-коричневые споры. Таким образом были обнаружены морфологические различия между патотипами гриба, паразитирующими на мягкой и твёрдой пшенице.

На течение инфекционного процесса существенно влияет влажность в период инокуляции. Варьирование уровня влажности почвы для заражения довольно значительное - от 20 до 90%, но возбудитель лучше развивается при 60-70% [Кривченко, 1984]. При избытке воды интенсивность прорастания снижается. Патоген требователен к аэрации, но индифферентен к свету [Пенчукова, 1973].

Телиоспоры прорастают при широком интервале температур - от 4 до 25°C. Оптимальная температура для их прорастания 16-18°C, для заражения растений - от 5 до 10°C. При температуре выше 20°C инфицирования растений обычно не происходит [Каратыгин, 1986].

Поражение растений зависит от количества спор, содержащихся на зерне. Уровень болезни снижается с уменьшением споровой нагрузки [Калашников, 1959; Пересыпкин, 1989; Тютюрев, 2000].

Известны случаи заражения пшеницы от телиоспор, попавших в почву [Hoffmann, 1982; Каратыгин, 1986].

Встречаются случаи частичного поражения колосьев одного растения. Обычно в одном сорусе возбудителя, сформировавшемся вместо зерновки, содержится 8-10 млн., а в одном колосе - до 200 млн. спор [Гутнер, 1941; Каратыгин, 1981; Каратыгин, 1986].

Среди других факторов, способствующих поражению посевов твёрдой головнёй, следует отметить глубину посева семян. Как правило, с её увеличением повышается процент поражённых растений. Механизм этого явления объясняется тем, что при глубоком посеве увеличивается период уязвимости растений, который определяется временем от начала прорастания семян до появления всходов. Чем глубже посеяны семена, тем дольше длится период контакта возбудителя и растения и, соответственно, увеличивается число заражённых проростков [Горленко, 1951; Калашников, 1971; Каратыгин, 1986; Пересыпкин и др., 1986; Пересыпкин, 1989].

Для прорастания и инокуляции возбудителю требуется определённый период покоя, необходимый для перехода спор из дикариотического в диплоидное состояние. В этой фазе патоген может сохранять жизнеспособность более 20 лет. В естественных условиях в почве или на её поверхности жизнеспособность сохраняется не более двух лет [Fischer, 1936; Hoffmann, 1982].

В практике укоренилось мнение, что твёрдая головня экономически значима на озимой пшенице, пыльная - на яровой. Это представление изменилось в начале этого тысячелетия, когда в ярово-пшеничной зоне (Поволжье, Урал, Сибирь) посевы яровой пшеницы начали поражаться твёрдой головнёй, достигнув в 2004 г. в отдельных хозяйствах эпифитотийного уровня [Шишкин и др., 2015].

Возникшая проблема «твёрдой головни» на яровой пшенице инициирована, на наш взгляд, расширением в ярово-пшеничной зоне посевов озимой пшеницы и

несоблюдением организационно-хозяйственного контроля развития болезни: уборка яровой пшеницы после посевов озимой, поражённых твёрдой головнёй, и пренебрежение фитопатологической экспертизой семян [Плахотник и др., 2016]. Твёрдая головня относится к категории особо опасных болезней. При массовом распространении твёрдой головни потери урожая от этого заболевания могут достигать 30% и более [Ращенко, 2002; Веденева, Маркелова, 2003; Шишкин и др., 2015]. Помимо прямых потерь урожая (образование в колосе споровой массы вместо зерна) она вызывает значительные физиологические изменения, влияющие на урожайность; снижается зимостойкость, озернённость колоса, повышается поражённость видами ржавчины, фузариозами, корневыми гнилями, что приводит к так называемым «скрытым потерям», которые могут в несколько раз превысить прямые потери [Веденева, Маркелова, 2003].

Болезнь проявляется в фазе молочной спелости зерна. Инфицированные растения отличаются от здоровых пониженным ростом, а заражённые колосья несколько приплюснуты и имеют довольно интенсивную сине-зелёную окраску [Лукашина, 2003].

Экономический ущерб от твёрдой головни трудно переоценить, так как при высокой распространённости головни в посевах урожай можно считать потерянным полностью, поскольку он непригоден ни для каких целей. Скармливание его животным приводит к острым желудочно-кишечным заболеваниям, разложению печени и нередко гибели, а у стельных животных - к выкидышам [Ларин, 1950; Ульянищев, 1952; Веденева, Маркелова, 2003; Шишкин и др., 2015].

Ю.Г. Левченко с коллегами [2011] в своей работе показал, что высота растения и скороспелость, а точнее дата колошения, не являются надёжными и стабильными механизмами защиты от твёрдой головни. Характер корреляции между поражением твёрдой головнёй и высотой растений, скороспелостью свидетельствует о независимом наследовании каждого из селективируемых признаков, детерминированных разными генетическими системами.

При формировании современных систем регулирования фитосанитарного состояния агроценозов и реализации задач по повышению эффективности борьбы с возбудителями эпифитотийно опасных заболеваний пшеницы необходимы сведения о зональных особенностях биологии фитопатогенов и направленности микроэволюционных процессов в определённых условиях обитания популяций. В связи с тем что сорт является основным средообразующим фактором, особый интерес представляют сведения о влиянии генотипа сорта на формирование популяций возбудителя.

### *1.3 ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ДЕТЕРМИНАЦИЯ УСТОЙЧИВОСТИ ПШЕНИЦЫ К БОЛЕЗНЯМ*

Основой для создания научно обоснованных систем иммуногенетической защиты является изучение видового состава патогенных комплексов, внутривидовой структуры популяций, генетической характеристики популяций, агрессивности и вирулентности отдельных форм, рас, биотипов. Центральное место в этой системе должна занимать селекция сортов с широким спектром устойчивости [Санин, 2012].

Роль сорта в массовом развитии или депрессии патогена бесспорна. Восприимчивые сорта, являясь своего рода аккумуляторами инфекции, положительно влияют на её частоту и скорость и вместе с тем на интенсивность споруляции патогена [Мохова, 2008].

Как отмечает Г.В. Волкова [2013], стратегия селекции на иммунитет должна строиться в соответствии с рядом мер в системе хозяин-патоген, основанных на предотвращении эпифитотийного развития болезней. Поэтому необходимо производить сорта с разными типами устойчивости, которые способны обеспечить длительную защиту от местных популяций гриба.

Устойчивые сорта оказывают ингибирующее влияние на патогенные грибы. Поэтому районирование таких сортов является наиболее эффективным, экономически и экологически оправданным способом защиты.

Связь основных генов устойчивости хозяина с генами вирулентности паразита была впервые установлена Х.Х. Флором [1947]. Он предложил гипотезу «ген на ген», объясняющую генетику их взаимоотношений. Показано, что каждому гену растения, контролирующему ответную реакцию, соответствует ген вирулентности паразита, вызывающий её. Каждая пара комплементарных генов «устойчивости-вирулентности» действует независимо от других пар. С середины прошлого века постоянно ведётся поиск новых эффективных генов устойчивости для использования их в селекции.

### 1.3.1 Генетический контроль устойчивости пшеницы к септориозу

Септориозная пятнистость, вызванная грибом *Mycosphaerella graminicola* (анаморфа *Septoria tritici*), является одной из самых экономически значимых болезней пшеницы [Eyal et al., 1987]. Борьба с этим фитопатогеном до недавнего времени была затруднена из-за разногласий - считать устойчивость качественным или количественным признаком; кроме того, отсутствовали экспресс-методы фенотипической экспертизы [Goodwin, 2007]. В настоящий период времени научно подтверждено, что в патосистеме пшеница - *S. tritici* присутствуют оба типа взаимодействия: устойчивость может быть как количественной (горизонтальной), так и изолят-специфичной (вертикальной), причём оба эти взаимодействия важны для патосистемы [Пахолкова и др., 2016]. М.А. Camacho-Casas с коллегами [1995] указывают как на аддитивное, так и неаддитивное действие генов, обуславливающих проявление устойчивости к *S. tritici* с эффектом доминирования и эпистаза. Исследованиями X. Zhang, S.D. Haley, Y. Jin [2001] также было обнаружено не только аддитивное, но и неаддитивное действие генов устойчивости к *S. tritici*. На аддитивное действие генов при наследовании устойчивости к септориозу пшеницы указывают и другие исследователи [Nelson, 1980; Nelson, Gates, 1982; Wilson, 1985]. С.А. Wilkinson с коллегами [1990] сообщают о роли цитоплазматической наследственности при передаче устойчивости последующим поколениям. Это было подтверждено в работе Ю.В. Зеленовой [2008]. Кроме того, на примерах показано, что наследование устойчивости к *S. tritici* носит преимущественно доминантный характер и редко рецессивный; устойчивость может контролироваться одним или несколькими генами и передаваться по правилам неаллельного взаимодействия генов, комплементарности, эпистаза, полимерии. Л.М.Мохова [2008] сообщает, что резистентность к *S. tritici* может быть как доминантной, так и рецессивной в зависимости от происхождения донора устойчивости.

### 1.3.1.1 Механизмы конституционального иммунитета пшеницы к септориозу

Дискуссионным является вопрос о взаимосвязи устойчивости к септориозу с морфологическими признаками. Одни исследователи такую взаимосвязь отрицают, считая, что подлинная устойчивость возможна благодаря физиологическим особенностям вне связи с морфологией растений [Scott et al., 1982; Пахолкова, 1997]; другие связывают массовое распространение септориоза с возделыванием короткостебельных сортов [Пересыпкин, Коваленко, 1974].

Многолетними наблюдениями учёных из Краснодарского НИИСХ [Беспалова и др., 2008] установлено, что септориозом в меньшей степени поражаются среднерослые сорта. Наиболее подвержены вредоносному воздействию патогена полукарликовые сорта, так как габитус таких растений приводит к созданию специфического микроклимата в посевах, благоприятного для распространения и развития инфекции. Установлена средняя отрицательная корреляционная связь резистентности к септориозу с высотой растений ( $r=-0,39$ ). Связи между формой листа, его опушенностью, наличием воскового налёта, расположением листа относительно стебля со степенью поражения септориозом не выявлено.

Г.Ф. Муртузина [2007] показала, что устойчивые к *S. nodorum* растения пшеницы синтезируют анионную пероксидазу, способную связываться с клеточными стенками хитин-содержащих патогенов. У восприимчивых растений экспрессия генов анионной пероксидазы запускается с запаздыванием. Когда растение оказывается уже инфицировано в сильной степени, соответственно, и активность фермента у восприимчивых форм значительно снижается.

Т.М. Сидорова и И.А. Сидоров [2002] в своей работе сообщают, что устойчивость многих злаковых культур к грибным заболеваниям обусловлена наличием у растений способности накапливать при заражении вещества с фунгитоксичными свойствами, которые в основном являются фенолами. Учёными было установлено: сорта пшеницы, устойчивые к возбудителям стеблевой и бурой ржавчинами, а также к фузариозу колоса, накапливают

соединения с фунгитоксичными свойствами уже на вторые сутки патогенеза. У восприимчивых сортов уровень антигрибной активности при заражении либо соответствует интактным растениям, либо снижается на 10-20%.

В.В. Евсеев и А.П. Голощапов [2016] предположили модель механизма, аналогичную работе оперона прокариот, регуляции биосинтеза в патосистеме «растение-хозяин - патоген». В этой модели ген-регулятор является геном устойчивости растения к паразиту. Учёные считают, что подобный механизм экспрессии генов устойчивости, действительно, работает в растительном организме, косвенно подтверждается данными, в том числе самой возможностью разделения сортов на группы: иммунные, высокоустойчивые, среднеустойчивые и восприимчивые.

Таким образом, при грамотной комбинации в скрещиваниях и подборе родительских форм пшеницу можно защитить от целого комплекса болезней [Евсеев, 2015].

### **1.3.1.2 Идентифицированные гены устойчивости пшеницы к септориозу**

К 2000 году были определены четыре гена устойчивости к *S. tritici*. [Rillo, Caldwell, 1966; Wilson, 1985; Somasco et al., 1996]. Однако в то время ещё не были созданы молекулярные маркёры для маркёр-вспомогательной селекции. Первое генетическое исследование устойчивости к СТВ у пшеницы было опубликовано I. Narvaez и R. Caldwell [1957]. Впоследствии гены устойчивости *Stb1-Stb4* были идентифицированы и локализованы [Rillo, Caldwell, 1966; Wilson 1979, 1985; Somasco et al., 1996; Adhikari et al. 2004d; Adhikari et al. 2004b; Adhikari et al. 2004c].

На период 2011 года было идентифицировано 13 генов устойчивости к *S. tritici* [Adhikari et al., 2003, 2004в, с and d; Brading et al., 2002; McCartney et al., 2003; Arraiano, Brown, 2006; Arraiano et al., 2001, 2007; Chartrain et al., 2005а, б, 2009; Tabib Ghaffary et al, 2010], которые картированы в геноме пшеницы [Goodwin, 2007]. Эти гены встречаются на всех семи гомологичных хромосомах. Поэтому каждый из трёх диплоидных предков гексаплоидной пшеницы, вероятно, имел

свой набор *Stb*-генов. Впоследствии прогнозировалось открытие ещё 4 *Stb*-генов [Goodwin, Thompson, 2011].

L.S. Arraiano с коллегами [2001] идентифицировали ген *Stb5* в синтетической гексаплоидной линии пшеницы, которая обеспечивала большую устойчивость по меньшей мере к 12 изолятам *M. graminicola*.

Был определён диапазон дополнительных *Stb*-генов, включая *Stb6* [Brading et al., 2002], который преобладает среди Европейских сортов пшеницы [Arraiano, Brown, 2006]. С 2003 года ещё девять генов устойчивости (*Stb7-Stb15*) были определены и нанесены на хромосомную карту яровой и озимой пшеницы (таблица 1).

На период 2017 года у пшеницы идентифицировано 18 генов устойчивости к STB (*Stb1 - Stb18*) и QTLs. Эксперименты, проведённые в разных лабораториях мира, позволили определить хромосомную локализацию и молекулярные маркёры этих генов, которые предлагается использовать в маркёрной селекции [Arraiano et al., 2007; Goodwin, 2007; Chartrain et al., 2009; Liu et al., 2012; Goodwin et al., 2015; Tabib Ghaffary et al., 2009, 2010]. Однако большинство из моногенных линий обладают плохой репродуктивной способностью отчасти из-за их низкой эффективности. Кроме того, количество идентифицированных *Stb*-генов сравнительно небольшое по сравнению с генами устойчивости к жёлтой ржавчине (около 88), бурой ржавчине (96), стеблевой ржавчине (64) и мучнистой росе (104) [Komugi, 2011, <http://www.shigen.nig.ac.jp/wheat/komugi/genes/symbol>]. Поэтому возможность их применения в селекционно-генетических программах ограничивается.

Ген *Stb1* впервые был идентифицирован на озимой пшенице *Bulgaria 88*, и это был первый ген устойчивости, который получил коммерческое применение в сортах *Oasis* и *Sullivan*, обеспечивая долгосрочное сопротивление к STB в Индиане и Соединённых Штатах [Patterson et al., 1975; Patterson et al., 1979; Goodwin, 2007]. Бразильский сорт *Veranopolis*, который несёт ген *Stb2*, был создан в 1950 году и использован как прародитель других сортов пшеницы, таких как сорта *Cotipora*, *Lagoa-Vermelha*, *Nova Prata* и *Vacaria* [Prestes, Hendrix, 1975;

Wilson, 1979; McIntosh, 1991; Kohli, Skovmand, 1997]. Линия Israel 493 несёт ген *Stb3* [Wilson, 1979], но нет официальных сведений о коммерческом использовании сортов с этим геном устойчивости [Adhikari et al., 2004a; Goodwin 2007].

Ген *Stb4* присутствует в сорте Tadinia, который является производным от скрещивания между голландскими сортами Tadorna и Inia 66. Он был введён в качестве коммерческого сорта в 1985 году в Калифорнии с достаточной устойчивостью к STB, длившейся почти 15 лет [Somasco et al., 1996; Jackson et al., 2000].

Ген *Stb5* был описан на китайской синтетической гексаплоидной линии с замещением хромосомы 7D. Эта линия представляла резистентность к 12 из 13 протестированных изолятов *M. graminicola* [Arraiano et al., 2001], обеспечивая относительную устойчивость, которая, однако, ещё не нашла применения в коммерческой основе.

Ген *Stb6* был описан в сортах Shafir и Flame и позже идентифицирован в ряде других сортов. Предполагается, что этот ген является одним из наиболее распространённых *Stb-генов* в современных селекционных программах пшеницы [Kema et al., 2000; Brown et al., 2001; Chartrain et al., 2005b; Arraiano, Brown, 2006; Kema, Silfhout, 1997].

Другим распространённым геном является *Stb7*, который был впервые определён в уругвайской линии ST6. Она была выделена из сорта пшеницы Estanzuela Federal [McCartney et al., 2003], который, в свою очередь, получен от скрещивания сортов ENRO / CNT8 (GRIPI). Также сообщается о наличии гена *Stb7* в сортах KK4500 и TE9111 [Chartrain et al., 2005a; Chartrain et al. 2005c]. Разработана международная инициатива по составлению карт Triticeae (ITMI) от скрещивания между сортами Opata 85 и синтетической гексаплоидной производной линии W7984, несущей ген *Stb8* [Röder et al., 1998; Adhikari et al., 2003], но пока этот ген не получил широкого применения в промышленном разведении пшеницы для устойчивости к STB.

*Stb9* был обнаружен во французском сорте озимой пшеницы Courtot, а также британской яровой пшеницы сорта Tonic [Chartrain et al., 2009].

Линия Kavkaz-K4500 L.6.A.4 (KK4500) была получена на селекционных участках CIMMYT из озимой пшеницы Кавказ (Россия) и Frontana (Бразилия) [Eyal, 1999]. Это важный международный источник устойчивости пшеницы к STB. Генетический анализ показал, что он несёт *Stb6*, *Stb7*, *Stb10* и *Stb12* [Chartrain et al., 2005a]. Предполагается, что пирамидирование генов является эффективной стратегией для придания устойчивости сортам пшеницы к STB. J.K. Brown с коллегами [2001] изучали устойчивость португальской линии TE9111 к STB и пришли к выводу: она несёт резистентные гены *Stb11*, *Stb7* и *Stb6* [Chartrain et al., 2005c].

Гены *Stb13* и *Stb14* описаны в сорте Salamouni (USDA-ежегодный информационный бюллетень по пшенице), а ген *Stb15* - в швейцарском сорте Arina и может также присутствовать в британском сорте Riband [Arraiano et al., 2007].

Таблица 1

Гены устойчивости озимых и яровых сортов пшеницы к *Septoria tritici*  
(*Stb*-гены)

<i>Stb</i> -гены	Источник гена	Хромосомная локализация	Литературный источник
1	2	3	4
<i>Stb1</i>	Bulgaria 88, Oasis, Sullivan	5BL	Adhikari et al., 2004d
<i>Stb2</i>	Nova Prata, Veranopolis	3BS	Adhikari et al., 2004c
<i>Stb3</i>	Israel-493	7AS	Goodwin, 2007
<i>Stb4</i>	Cleo, Tadinia, Tadorna, Gene	7DS	Adhikari et al., 2004b
<i>Stb5</i>	Sears Synthetic, TR.TA No.37-1, Bezostaya-1, Hereward, Vivant	7DS	Arraiano et al., 2001
<i>Stb6</i>	Amigo, Arina, Atlas-66, CS, Flame, Hereward, Bezostaya-1	3AS	Brading et al., 2002
<i>Stb7</i>	Estanzuela Federal	4AL	McCartney et al., 2003
<i>Stb8</i>	Synthetic W-7984	7BL	Adhikari et al., 2003
<i>Stb9</i>	Courtot	2B	Chartrain et al., 2009
<i>Stb10</i>	JIC.W-9995	1D	Chartrain et al., 2005a
<i>Stb11</i>	JIC.W-9996, TE-9111	1BS	Chartrain et al., 2005c
<i>Stb12</i>	Kavkaz-K4500 ( <i>Stb6</i> , <i>Stb7</i> , <i>Stb10</i> )	4AL	Chartrain et al., 2005a

Окончание таблицы 1			
1	2	3	4
<i>Stb13</i>	DH line: 90-S-05-B*01,98-S-08-C*03; Salamouni (Stb14)	7BL	USDA-Annual wheat newsletter volume 53
<i>Stb14</i>	DH line: 98-S-08-A*09; Salamouni (Stb13)	3BS	USDA-Annual wheat newsletter volume 53
<i>Stb15</i>	Riband, Arina (Stb6)	6AS	Arraiano et al., 2007
<i>Stb16</i>	B2:синтетический гибрид W-7976 <i>Stb-17</i> , связанный с <i>Xgwm 494-3D</i> и подключённый как QTL; $R^2=0,4-0,7$ в молодых растениях-тестах и $0,28-0,31$ во взрослых растениях	3DL	Tabib Ghaffary et al., 2011a
<i>Stb17</i>	B2:синтетический гибрид W-7976 <i>Stb-16</i> , связанный с <i>Xhbg247-5A</i> и подключённый как QTL; $R^2=0,12-0,32$ (устойчивость на всех этапах онтогенеза)	5AL	Tabib Ghaffary et al., 2011a
<i>Stb18</i>	Balance (устойчивость взрослых растений)	6DS	Tabib Ghaffary et al., 2011b

Исследования, проведённые Е.В. Пахолковой, Н.Н. Сальниковой и Н.А.Курковой [2016] показали, что 5 из 8 известных генов устойчивости (*Stb1-Stb5*) обладают только частичной функциональностью в природных популяциях *Mycosphaerella graminicola* в России, а эффективность гена *Stb7* не была подтверждена в отношении всех изученных популяций. Идентифицированы потенциальные источники устойчивости к септориозной листовой пятнистости - эти сорта с генами *Stb6* и *Stb8*, которые могут быть рекомендованы для использования в селекционно-генетических программах по созданию форм, устойчивых к *M. graminicola* на территории Российской Федерации.

О механизме устойчивости ещё остаётся мало известного. Нет согласованной методологии оценки и определения границы разделения устойчивости и восприимчивости. Известно, что иммунитета (полной устойчивости) к *S. tritici* не существует, так как некрозы и (или) пикниды присутствуют всегда [Nelson, Marshall, 1990; Kema et al., 1996]. Генетическая устойчивость пшеницы к STB может выражаться в уменьшении размера зоны поражений и в снижении

плодовитости гриба. Эти два параметра находятся под разным генетическим контролем, и оба важны в оценке заболевания [Kema et al., 1996].

Знание генетической структуры популяций патогена, частоты встречаемости генов вирулентности, их динамики во времени и пространстве, а также степени эффективности генов устойчивости относят к обязательным условиям успешной селекции на устойчивость к заболеванию.

Высокий уровень устойчивости некоторых линий пшеницы может быть связан с частично рецессивным геном, локализованным на пшенично-ржаной транслокации T4BC44BL-2RL или близко связанным с ней [Lupey et al., 2000].

Одним из путей повышения устойчивости к возбудителям септориоза может стать подбор оптимального цитоплазматического фона для усиления экспрессии ядерных генов устойчивости растения. Вероятно, плазмогены участвуют в формировании ответной реакции пшеницы на агрессию патогена, что связано с модифицирующим действием плазмона на степень чувствительности растения к фитотоксинам патогена, а также на состав и содержание протекторных фенольных соединений растительных клеток [Лупей, 1998].

Отечественными и зарубежными учёными регулярно проводится эпидемиологическая оценка устойчивости сортов и образцов пшеницы в целях выявления источников и доноров к эпифитотийно значимым патогенам, а также формирование и пополнение резистентными образцами региональных коллекций, рекомендованных селекционерам для использования.

Так, например, в 2001-2006 годах Л.Е. Колесников с коллегами [2009] проводили мониторинг патогенеза септориоза на 137 образцах мягкой пшеницы в условиях опытного поля (г. Пушкин, Ленинградская обл). За период проведения исследований учёные не обнаружили развития септориоза на растениях 10 образцов пшеницы - сортов Blueboy(к-48246), Ранняя 12 (к-45347), Transfer (к-45301), KS-90-WGRC-10 (к-062377), Riley 67 (к-48254), Sebeco-97 (к-50593), Norman (к-56760), Brevit (к-38168), Democrat (к-05883), Clement (к-49866). Большинство (60%) устойчивых к септориозу образцов было получено из США, причём 60% из них представлено разновидностью *T.aestivum* var. *lutescens*.

Т.М. Коломиец с коллегами [2016] в условиях Нечернозёмной зоны РФ в результате многолетних исследований проводили оценку более 1500 образцов яровой и озимой пшеницы из мирового генофонда по устойчивости к комплексу вредоносных болезней (бурая ржавчина, септориоз, стеблевая ржавчина, мучнистая роса). Наибольший интерес представляли сорта пшеницы с групповой устойчивостью к нескольким болезням. По результатам испытаний выявлена устойчивость к 4 фитопатогенам: *P.triticina*, *B. graminis*, *S. tritici*, *S. nodorum* - у сортов яровой пшеницы WIR 38555 (Грузия), 103 (Испания), Фори 4 (Россия), умеренная устойчивость (до 25%) к септориозу, бурой ржавчине и мучнистой росе - 69Z6.886 (Испания), Subletshchumicum(Швейцария), Золотица, Альюидум 33 (Россия), VonaerenseHuron(Аргентина), к бурой ржавчине и мучнистой росе - сорт КВС Авилон из Германии. Устойчивость к бурой ржавчине и слабая поражаемость септориозом выявлена у 2 сортов из Китая (JinMai 71, Yanshi 4 Hao) и одного из США (SSL 19-24). Особый интерес представляет исходный материал с частичной устойчивостью. Например, образец KS 93450 (США) сочетал признаки частичной устойчивости к бурой ржавчине, септориозу и устойчивость к стеблевой ржавчине.

Относительно устойчивые генотипы к септориозу мягкой пшеницы идентифицированы во многих исследованиях [Rufty et al., 1981; Nelson, Gates, 1982; Моргунов, 1987; Бабаянц и др., 1988; Walag, Dziegto, 1990; Тырышкин и др., 2000; Nicholson et al., 2003; Mullaney et al., 2004]. Однако отсутствие высокоустойчивых форм, зависимость экспрессии резистентности от условий внешней среды, трудность проведения гибридологического анализа при изучении количественного признака обусловили крайне малое количество работ по генетике устойчивости пшеницы к септориозу.

### 1.3.2 Генетический контроль устойчивости пшеницы к бурой ржавчине

Бурая ржавчина (возбудитель *Russinia tritricina*) до настоящего времени является одной из вредоносных болезней пшеницы во всех зонах её возделывания, что предопределяет актуальность непрерывной селекции для

создания ржавчиноустойчивых сортов. К настоящему времени во всём мире идентифицировано более 90 генов устойчивости к бурой ржавчине (*Lr*-гены) и QTLs. Традиционными методами идентификации этих генов являются гибридологический анализ, фитопатологический тест (использование изолятов, маркированных вирулентностью к определённому гену) и анализ родословных, который позволяет выявить используемый источник устойчивости.

Принципиально новые возможности появились с начала 1990-х годов с развитием ДНК-технологий. В настоящее время эти технологии позволяют значительно ускорить процесс выявления *Lr*-генов и перейти на массовую генетическую оценку материала [Гультяева, 2008].

### **1.3.2.1. Идентифицированные гены устойчивости пшеницы к возбудителю бурой ржавчины**

Устойчивость к ржавчине является сложным признаком, обусловленным многими независимыми или взаимосвязанными генетическими факторами. В литературе принято все гены устойчивости к возбудителям ржавчины делить на две категории: основные, или олигогены, и второстепенные, или малые гены (гены модификаторы, гены дополнительные, гены неспецифической устойчивости) [Волкова, 2006].

Примерно 100 лет назад проводились исследования сортов пшеницы Malakof и Webster на устойчивость к бурой ржавчине [Mains, Leighty, Johnston, 1926]. Было обнаружено, что эти сорта обладали генами, отвечающими за устойчивость к бурой ржавчине, позже обозначенными *Lr1* и *Lr2* [Ausemus et al., 1946]. В дальнейшем учёный A.S. Soliman с коллегами [Soliman, Heyne, Johnston, 1964] идентифицировал хромосомы, в которых локализованы гены устойчивости к ржавчине листьев *Lr1*, *Lr3* и *Lr11*.

На период 2017 года идентифицировано приблизительно 96 генов, предопределяющих устойчивость пшеницы к бурой ржавчине [McIntosh, Wellings, Park, 1995], обозначенных *Lr1-Lr78*, *Lrac104* и *Lrac124*. Эти гены расположены на 20-ти из 21 хромосомы [McIntosh, Wellings, Park, 1995.; McIntosh et al., 2007;

Available from supplement: <http://www.shigen.nig.ac.jp/wheat/komugi/genes/macgene/supplement2007.pdf>; McCallum et al., 2012].

Более 80 генов устойчивости пшеницы к ржавчине, включая *Lr1* [Roelfs et al., 2000], *Lr2*, *Lr2a* - *Lr2c*, *Lr3* - *Lr6*, *Lr8*, [McIntosh et al., 2003] *Lr7* [Wisniewska, Stlepieln, Kowalczyk, 2003], *Lr10* - *Lr13*, *Lr14a*, *Lr15-Lr18* [McIntosh et al., 2003], *Lr20* [Neu, Stein, Keller, 2002; McIntosh et al., 2003], *Lr22b*, *Lr23*, *Lr27*, *Lr30*, *Lr31*, *Lr33*, *Lr40* [McIntosh et al., 2003], *Lr46* [Wisniewska, Stlepieln, Kowalczyk, 2003], *Lr48* [McIntosh et al., 2003], *Lr49*, *Lr52*, *Lr67*, *Lr68*, [Shahin, El-Orabey, 2015] *trp1*, *trp29* [Da-Silva et al., 2012], *Lrac104* и *Lrac124* [Hussein et al., 2005], были получены непосредственно из мягких сортов пшеницы (*Triticum aestivum*).

Некоторые дикие сорта пшеницы или дикие травы, такие как *Aegilops tauschii* Coss., *Aegilops squarrosa* L. и *Triticum tauschii*, являются основными источниками многих генов устойчивости к основным болезням пшеницы [Gill et al., 1986]. Гены устойчивости к ржавчине листьев были первоначально введены в сорта мягкой пшеницы из диких образцов. Так, был получен ген *Lr9* от диких видов *Aegilops umbellulata*, три гена: *Lr19*, *Lr24* и *Lr29* - от *Aegilops elongatum*, пять генов: *Lr28*, *Lr35*, *Lr36*, *Lr47* и *Lr51* - из *Aegilops speltoides*, ген *Lr37* - из *Aegilops ventricosa* [Todorovska et al., 2009], ген *Lr37* - из *Agropyron*, семь генов: *Lr21*, *Lr22a*, *Lr32*, *Lr39*, *Lr41*, *Lr42* и *Lr43* - от *Triticum tauschii* [Rowland, Kerber, 1974; Raupp, Gill, Browder, 1983; Kerber, 1987; Cox, Raupp, Gill, 1994; Hussein et al., 1997], ген *Lr44* - из *Triticum spelta*, три гена: *Lr25*, *Lr26* и *Lr45* - из *Secale Cereale* [McIntosh et al., 2003], ген *Lr50* - из *Triticum monococcum* [Mago et al., 2002; Blaszczyk et al., 2004], ген *Lr33* - из дикоккоидов *Triticum* [Blaszczyk et al., 2004] и ген *Lr54* - от *Aegilops kotschy* (таблица 2).

Перечень идентифицированных генов устойчивости пшеницы к ржавчине листьев  
(*Lr*-гены)

Гены	Генетическое происхождение линий	Локализация гена в хромосоме	Степень variability экспрессии <i>Lr</i> -генов в зависимости от температуры	Источник гена
1	2	3	4	5
<i>Lr1</i>	<i>Triticum aestivum</i>	5DL	Низкая	Centenario/6*Thatcher, R.L.6003; Malakoff/6*Prelude, RL.6028; Wichita*4/Malakof
<i>Lr2</i>	<i>Triticum aestivum</i>	7BL	Средняя	Webster/6*Thatcher, R.L.6016; Prelude*6/Webster, R.L.; Red Bobs*6/Webster, R.L.6017; Wichita*4/Webster
<i>Lr2a-c</i>	<i>Triticum aestivum</i>	2DS	Средняя, более эффективен при высоких температурах	Webster/6*Thatcher, R.L.6016; Prelude*6/Webster, R.L.6018; Wichita*4/Webster  Thatcher*6/Carina, R.L.6019; Prelude*6/Carina, RL.6021; Red Bobs*6/Carina, RL.6020  Thatcher*4/Brevit, R.L.6022; Prelude*5/Brevit, R.L.6024; Red Bobs*6/Brevit, R.L.6023. Thatcher*6/Loros, R.L.6025; Prelude*6/Loros, R.L.6027; Red Bobs*6/Loros, RL.6026. Wichita*4/Loros
<i>Lr3</i>	<i>Triticum aestivum</i>	6BL	Низкая	Democrat/6*Thatcher, R.L.6002; Wichita*4/Mediterranean; Sinvalocho/ 6*Prelude, R.L.6029

Продолжение таблицы 2				
1	2	3	4	5
<i>Lr3bg</i>	<i>Triticum aestivum</i>		Низкая	Báge/8*Thatcher, R.L.6042
<i>Lr3ka</i>	<i>Triticum aestivum</i>		Низкая	Klein Aniversario/6* Thatcher, R.L.6007 ; Klein Aniversario/6*Prelude, R.L.6030
<i>Lr4-6, Lr8</i>	<i>Triticum aestivum</i>	-	-	Эти символы были применены Fitzgerald et al. [1957] группе генов, которые, как считается, присутствуют в Waban C.I.12992 = Purdue Selection 3369-61-1-10 . Гены не были включены в отдельные генетические запасы, исследователям было невозможно охарактеризовать их. Как следствие, символы были оставлены.
<i>Lr9</i>	<i>Aegilops umbellulata</i>	6BL	Низкая	Thatcher*6/Transfer, R.L.6010; Wichita*4/Transfer. Lr9 перенесен от <i>Aegilops umbellulata</i> в геном <i>Chinese Spring</i> (Transfer)
<i>Lr7</i>	<i>Triticum aestivum</i>	-	-	-
<i>Lr10</i>	<i>Triticum aestivum</i>	1AS	Средняя	Exchange/6*Thatcher, R.L.6004; Gabo6*/Thatcher, R.L.6143; Lee/6*Prelude, R.L.6031; Selkirk/6*Thatcher, RL6145; Timstein/6*Thatcher, RL.6146; Cs*5/Timstein 1A; CS*6/Kenya Farmer 1A
<i>Lr11</i>	<i>Triticum aestivum</i>	2A	Высокая, более эффективен при низких температурах	Thatcher*6/El Gaucho, RL.6048, Thatcher*6/Hussar, RL.6053; Wichita*6/Hussar, KS7110704
<i>Lr12</i>	<i>Triticum aestivum</i>	4B	Низкая	Exchange/6*Thatcher, R.L.6011 (ген устойчивости взрослых растений).
<i>Lr13</i>	<i>Triticum aestivum</i>	2BS	Высокая	Thatcher*7/Frontana, R.L.4031; Red Bobs*6/Manitou, R.L.6067 (ген устойчивости взрослых растений, возможно проявление на ранних фазах роста растений).

Продолжение таблицы 2				
1	2	3	4	5
<i>Lr14a-b</i>	<i>Triticum aestivum</i>	7BL	Высокая, более эффективен при температуре ниже 20°C Менее эффективен при повышенных температурах	Selkirk/*6Thatcher, R.L.6013; ChineseSpring*6/Hope7B Maria Escobar/*6Thatcher,R.L.6006; Thatcher*6/Rafaela,R.L.6056. Рекомбинантная линия
<i>Lr14b+</i> <i>Sr17</i> <i>+Pm5</i>	<i>Triticum durum</i>	7Bl	-	Selkirk/6*Thatcher//Maria Escobar/6*Thatcher, R.L.6039
<i>Lr15</i>	<i>Triticum aestivum</i>	2DS	Низкая	Thatcher*6/Kenya W1483, R.L.6052
<i>Lr16+Sr</i> <i>23</i>	<i>Triticum aestivum</i>	2BS	Низкая, при высоких температурах более эффективен	Exchange/6*Thatcher, R.L.6005
<i>Lr17a-b</i>	<i>Triticum aestivum</i>	2AS	Низкая, при высоких температурах более эффективен	Klein Lucero/6*Prelude, R.L.6041; Klein Lucero*6/Thatcher, RL. 6008; Thatcher*6/EAP26127, R.L.6055, Thatcher*6/Rafaela, RL.6054
<i>Lr18</i>	<i>Triticum aestivum</i>	5BL	Высокая, при повышении температуры эффективность снижается	South Africa 43/7*Thatcher, Thatcher*6/Sabikei 12, R.L.6090
<i>Lr19+Sr</i> <i>25</i>	<i>Agropyron elongatum</i>	7DL	Низкая	Agatha C.I.14048
<i>Lr20 +</i> <i>Pm1*+S</i> <i>r15</i>	<i>Triticum aestivum</i>	7AL	Эффективен при низких температурах, при 30,5° С не эффективен	Thatcher*6/Timmo, R.L.6092, Federation* 3/Kenya W744, Chinese Spring*5/Axminster 7A
<i>Lr21</i>	<i>T. tauschii</i>	1DS	Низкая	Thatcher*6/R.L.5406 (Tetra Canthatch/ <i>Triticum tauschii</i> var. <i>meyeri</i> R.L.5289), R.L.6043
<i>Lr22a</i>	<i>T. tauschii</i>	2D	Низкая	Thatcher*6/R.L.5404, R.L.6044 (ген устойчивости взрослых растений)
<i>Lr22b</i>	<i>Triticum aestivum</i>	-	-	-
<i>Lr23</i>	<i>T. turgidum</i>	2BS	Высокая, более эффективен при t >20° С	Lee FL310/6*Thatcher, R.L.6012, Chinese Spring*7/Kenya Farmer 2B, CS*6/Timstein 2B

Продолжение таблицы 2				
1	2	3	4	5
Lr24=Lr Ag	<i>Agropyron elongatum</i>	3DL	Средняя	Thatcher*6/Agent, R.L.6064
Lr25+P m7	<i>Secale cereale Rosen</i>	T4BS.4BL- 2R	Низкая	Thatcher*7/Transec, R.L.6084
Lr26+Yr 9+Sr31 +Pm8	<i>Secale cereale Petkus</i>	T1BL.1RS	Низкая	Thatcher*6/ST1.25, R.L.6078, Federation*4/Kavkaz
Lr27+Sr 2 + Pm8	<i>Triticum aestivum</i>	3BS,1BL/1R S	Умеренная. При высоких температурах хлороз, связанный с Sr2, может затемнить низкий тип инфекции	CS*6/Hope 3B, CS*7/Ciano 67 3B, CS*7/Ciano 67 5B
Lr28	<i>Aegilops speltoides</i>	4AL	Низкая	CS 2A/2M 4/2(C77.2); CS 2D/2M 3/8(C77.1) Thatcher*6/C77.1 R.L.6079
Lr29	<i>Agropyron elongatum</i>	7DL	-	CS 7D/Ag#11, Thatcher*6//CS 7D/Ag#11, R.L.6080
Lr30	<i>Triticum aestivum</i>	4AL	-	Thatcher*6/Terenzio, R.L.6049
Lr31	<i>Triticum aestivum</i>	4BL	-	-
Lr32	<i>T. tauschii</i>	3DS	Низкая	Thatcher*7//R.L.5497- 1/Marquis-K, R.L.6086
Lr33	<i>Triticum aestivum</i>	1BL	-	Thatcher*6/P.I.58548, R.L.6057
Lr34+Yr 18+Pm3 8	<i>Triticum aestivum</i>	7DS	При низких температурах более эффективен	Линия 897 (Thatcher*6/Terenzio); Линия 20 (Thatcher*6/Lageadinho); Thatcher*6/P.I.58548, R.L.6058 (ген устойчивости взрослых растений)
Lr35	<i>Aegilops speltoides</i>	2B	-	Marquis-K*8/R.L.5347, R.L.5711; Thatcher*6/R.L.5711, R.L.6083
Lr36	<i>Aegilops speltoides</i>	6BS	Неизвестно	Линия 2-9- 2=Neerawa*5/Triticum speltoides 2-9
Lr37+Yr 17+Sr38	<i>Aegilops ventricosa</i>	2AS	При низких температурах более эффективен	Thatcher*8/VPM1, R.L.6081 (ген устойчивости взрослых растений, возможно проявление в фазе проростков)

Продолжение таблицы 2				
1	2	3	4	5
Lr38	<i>Agropyron intermedium</i>	1DL /2AL/3DS/5 AS/6DL	Низкая	Транслокация в хромосомах: -1DL (Т 1DS.1DL-7Ai#2L): T25; -2AL (Т 2AS.2AL-7Ai#2L): W49;T33; -3DS (Т 7Ai#2L-3DS.3DL): T4; -5AS (Т 7Ai#2L-5AS.5AL): T24. -6DL (Т 6DS.6DL-7Ai#2L): T7.
Lr40= Lr21	<i>Triticum aestivum</i>	1D	Низкая	Имеется в линии KS89WGRC07
Lr41= Lr39	<i>T. tauschii</i>	1D	-	Имеется в генотипе линии KS90WGRC10=P.I.549278=TAM107*3/ <i>T. tauschii</i> TA2460
Lr42	<i>T. tauschii</i>	1D	-	KS91WGRC11 = Century*3/ <i>T. tauschii</i> TA2450
Lr43	<i>T. tauschii</i>	7DS	-	Имеется в линии KS91WGRC16=Triumph 64/3/KS8010- 71/TA2470//TAM200
Lr44	<i>T. spelta</i>	1B	-	Thatcher*6/ <i>T. spelta</i> 7831
Lr45	<i>Secale cereale</i>	T2AS	-	RL6144 = Thatcher*7/ST- 1,v:ST-1,v:Various Australian backcross derivatives
Lr46+Yr 29	<i>Triticum aestivum</i>	1B	-	Lalbahadur/(1B)Pavon- 76(Lr1);Attila, Saar(Lr34)
Lr47	<i>Aegilops speltoides</i>	7AS	-	7A:KS-90-H-450,CI- 17882,CI-17884,CI-17885; 7AS:PI-603919; 7AL:PI- 603919
Lr48 (нуждае тся в проверк е), сцеплен с Lr25	<i>Triticum aestivum</i>	4BL	-	CSP44 / 5*Lal Bahadur
Lr49	<i>Triticum aestivum</i>	2AS	-	-
Lr50	<i>T. monococcum</i>	2BL	-	-
Lr51	<i>Aegilops speltoides</i>	1BS	-	-
Lr52 = LrW	<i>Triticum aestivum</i>	5B	-	-

Окончание таблицы 2				
1	2	3	4	5
<i>Lr53+Yr35</i>	<i>T. turgidum subsp. dicoccoides</i>	6BS	-	-
<i>Lr54+Yr37</i>	<i>Aegilops kotschy</i>	2DL	-	-
<i>Lr56+Yr38</i>	<i>Aegilops sharonensis</i>	6AL	-	-
<i>Lr59</i>	<i>Aegilops peregrina</i>	1AL	-	-
<i>Lr62+Yr42</i>	<i>Aegilops neglecta</i>	6AS	-	-
<i>Lr67+Yr46</i>	<i>Triticum aestivum</i>	4DL	-	-
<i>Lr68</i>	<i>Triticum aestivum</i>	7BL	-	-
<i>trp-1</i>	<i>Triticum aestivum</i>	1A	-	-
<i>Trp-2</i>	<i>Triticum aestivum</i>	4D	-	-
<i>Lrac104</i>	<i>Triticum aestivum</i>	6B	-	-
<i>Lrac124</i>	<i>Triticum aestivum</i>	4A	-	-

Российскими учёными и непосредственно Е.И. Гульяевой с коллегами [2008] в результате проводимого молекулярного скрининга районированных сортов мягкой пшеницы было выявлено их низкое разнообразие по эффективным *Lr*-генам. Так, среди российских сортов пшеницы наибольшее распространение имеют высокоэффективные гены *Lr9*, *Lr19*, малоэффективные - *Lr10*, *Lr26* [Гульяева и др., 2014]. Высокоэффективные гены *Lr19*, *25*, *Lr29*, *Lr39* и гены возрастной устойчивости *Lr37* и *Lr21* отсутствуют в генотипе районированных сортов российской селекции [Гульяева и др., 2009; Гульяева, Садовая, 2014], что представляет их значимость для дальнейшего использования. Однако эти гены переданы пшенице от близкородственных видов, и многие из них сцеплены с признаками, обеспечивающими агротехнически негативный эффект, в связи с чем использование их в селекции ограничено [McIntosh et al., 1995; Mago et al., 2009]. Проведённый анализ наглядно демонстрирует значимость генетического скрининга *Lr*-генов у новых сортов пшеницы и используемых доноров устойчивости, а также необходимость единой координации и кооперации между российскими селекционерами.

Для грамотной генетической защиты пшеницы от ржавчины особую значимость представляет разнообразие возделываемых сортов по *Lr*-генам.

В связи с широким возделыванием сортов, защищённых *Lr19* в регионе Поволжья и Уральском регионе, ген утратил свою эффективность, и вирулентность к нему является стабильно нарастающим фактором [Маркелова, 2007]. Эффективность гена *Lr9* в Западно-Сибирском регионе утрачена в конце 2000-х годов [Мешкова и др., 2008]. В большинстве регионов России ген *Lr24* относится к группе эффективных, хотя в близлежащих странах Европы уже имеются сведения о появлении вирулентных к нему изолятов [Hancalova et al., 2010]. Широкое возделывание сортов, защищённых высокоэффективными генами *Lr9* и *Lr24* на Северо-Американском континенте привело к быстрому появлению рас, поражающих их [McIntosh et al., 1995].

Гены расоспецифической устойчивости, эффективность которых была преодолена патогеном, из-за массового распространения сортов их носителей в настоящее время нашли широкое применение в селекционных программах зарубежных стран и России при создании сортов с неспецифической устойчивостью.

По данным многих исследователей, их пирамидирование в одном сорте может повысить уровень устойчивости и при этом стабилизировать популяции патогена за счёт снижения его репродуктивной способности, а не полной элиминации [Гультяева, Водкова, 2009; Анисимова и др., 2010; Гультяева, Алпатьева, 2011; Гультяева, 2012].

В современной литературе имеется ряд примеров эффективного пирамидирования *Lr-генов*. По данным Сибикеева и соавторов [2011], эффективно сочетание гена *Lr19* с *Lr26* и *Lr37*. Для создания сортов с длительной устойчивостью рекомендуется комбинация гена *Lr13* с *Lr34* и *Lr16* [Samborski, Dusk, 1982]. В литературе имеются сведения об эффективном взаимодействии гена *Lr34* с генами устойчивости взрослых растений *Lr12* и *Lr13*. А. Serfing с соавторами [2011] показали значимое повышение уровня устойчивости у немецких сортов, несущих сочетание генов *Lr1*, *Lr13* и *Lr14* (сорт Madrid); *Lr1*, *Lr10*, *Lr26* и *Lr37* (сорт Travix); *Lr1*, *Lr10*, *Lr13* и *Lr26* (сорт Limes). Сорта с

генами *Lr10* и *Lr13* меньше поражались, чем контрольные *Lr*-линии с этими генами по отдельности.

Несмотря на перспективность исследований по пирамидированию малоэффективных *Lr*-генов, этот процесс сложен для практического воплощения из-за трудности идентификации этих генов и оценки взаимодействия между ними [Гультяева и др., 2007; Гультяева и др., 2008; Гультяева, Садовая, Шайдаюк, 2014].

Идентификация генов устойчивости к возбудителю бурой ржавчины в сортах озимой пшеницы в Греции и Чехии с помощью стандартных генетических методов и молекулярных маркёров позволила установить, что за период 1966-2003 гг. *Lr3* содержали 42% сортов, *Lr26* - 28%, *Lr13* - 13%, *Lr37* - 9%, *Lr10* - 4%, *Lr1*, *Lr14a*, *Lr17b* - по 1% [Schachermayr et al., 1997; Robert et al., 1999; Dumalossova et al., 2004]. Наиболее эффективным к *P.triticina* был ген *Lr37*, выявленный в сортах Apache, Bill, Clarus, Clever, Corsaire, Rheia.

В Австралии широкое использование в селекции сортов пшеницы к бурой ржавчине нашли гены *Lr13*, *Lr24*, *Lr34*, *Lr37* [McIntosh, Brown, 1997; Park, 2004]. Ген *Lr37* распространён в селекционном материале CIMMYT, в сортах Южной и Северной Америки, Китая [Kolmer, 1996; Zhao et. al., 2004].

Исследователями учёных из Казахстана установлено: эффективными генами устойчивости против возбудителя бурой ржавчины в регионе являются *Lr9*, *Lr12*, *Lr13*, *Lr20*, *Lr22a*, *Lr23*, *Lr24*, *Lr25*, *Lr26*, *Lr28*, *Lr29*, *Lr34*, *Lr35*, *Lr36* [Койшибаев, 2002; Morgunov et al., 2004].

*Lr13* - самый распространённый ген, защищающий сорта в Англии и в Австралии. Он отмечен в 57% культивируемых сортах [Singh et.al., 2001].

Исследованиями учёных из Южной Африки установлены гены *Lr13*, *Lr34*, *Lr37* и их комбинации, обеспечивающие эффективную защиту от бурой ржавчины в регионе [Kloppers, Pretorius, 1997].

Анализ 22 культивируемых в Ираке сортов позволил идентифицировать гены устойчивости *Lr3*, *Lr10*, *Lr16*, *Lr17*, *Lr23*, *Lr26*, *Lr13*, *Lr1* или их комбинации [Al-Maarof et. al., 2004].

По данным J.A. Kolmer [2002], в юго-восточных штатах США хорошую эффективность проявляют линии и сорта пшеницы, имеющие гены *Lr12*, *Lr34* вместе или по одному.

Идентификация генов устойчивости в сортах индийской селекции позволила выявить гены *Lr23*, *Lr26*, *Lr34*, *Lr13* [Morgunov et. al., 2004], при этом большинство сортов пшеницы с замедленным развитием болезни было защищено геном ювенильной устойчивости *Lr23* и взрослой устойчивости растений *Lr13* [Sharma, Nagarajan, 1996]. В сорте *Arjuin*(HD) длительная устойчивость к расе 77-1 обусловлена доминантным геном взрослых растений, который отличался от *Lr34* [Sawhney, Sharma, 1997].

Как и у индийских сортов, устойчивость взрослых растений ряда сортов озимой пшеницы российской селекции также контролируется генами *Lr23* (Юна, Дарица, Массив и др.) и *Lr 13* (Дон 85, Донщина, Зерноградка 6, Урожайная и др.), которые эффективны против фенотипов гриба, отмечаемых в Северо-Кавказском регионе. Высокий уровень устойчивости обеспечивает и ген *Lr34* [Гончарова, Анпилогова, 1992; Анпилогова и др., 1995].

Методом отдалённой гибридизации с применением прерывающихся беккроссов и самоопыления были получены линии яровой мягкой пшеницы Л500, Л501 и Л592 с генетическим материалом вида *Ae. speltoides*. Высокая устойчивость к бурой ржавчине у сортов Л500, Л501 связана с экспрессией трёх рецессивных генов, действующих дупликатно. Устойчивость Л592 наследуется более сложным способом. Методом фитопатологического теста один из генов линии Л592 определён как *Lr9* [Лапочкина и др., 1996].

На основе созданных М.Е. Синеговцом замещённых пшенично-пырейных линий выделены сорта Тулайковская 5, Тулайковская 10, Тулайковская золотистая, защищённые эффективным геном *LrAg* [Сюков и др., 2002]. Идентичный или тесно сцепленный ген с *LrAg* выявлен в линии, созданной Одинцовой и Богуславским в результате скрещивания пшеницы с *Ae. speltoides*.

В 2016-2017 гг. группа отечественных и зарубежных учёных провела сравнительное изучение устойчивых к листовой ржавчине пшенично-пырейных

замещённых сортов и линии селекции НИИСХ Юго-Востока (Мульти 6R, Беянка, Фаворит, Воевода, Лебёдушка) и Самарского НИИСХ (Тулайковская 5, Тулайковская 10, Тулайковская 100, Тулайковская золотистая). [Сибикеев и др., 2017]. Использовался комплексный анализ с применением молекулярно-цитогенетических, молекулярных и биохимических маркёров, который показал, что они имеют замещение пшеничной хромосомы 6D хромосомами 6Agi и 6Agi2, относящимися к J (=E) субгеному *Agropyronin termedium* (Host) Beauv (= *Thinopyrum intermedium* (Host) Barkworth&D.R.Dewey). Хромосомы, имея идентичный рисунок распределения зондов pSc119.2 и pAs1, конъюгировали между собой с незначительными нарушениями. 6Agi и 6Agi2 представляют собой гомологичные хромосомы. Используя STS- и SCAR-маркёры с учётом типа реакции на *Puccinia triticina*, установлена их неаллельность генам *Lr9*, *Lr19*, *Lr24*, *Lr29*, *Lr38*, *Lr47*. Выявлено, что в гибридных популяциях F2 6Agi и 6Agi2 хромосомы имеют различный уровень передачи в зависимости от генофона гибридной комбинации.

### **1.3.2.2 Генетический контроль неспецифической устойчивости пшеницы к бурой ржавчине**

На развитие представлений об иммунитете сельскохозяйственных культур к вредоносным заболеваниям значительное влияние оказали концепция ген-на-ген Флора [Flor, 1947, 1955] и теория Ван дер Планка о вертикальном и горизонтальном типах устойчивости [Ван дер Планк, 1972; Ван дер Планк, 1981; Van der Plank, 1982].

Согласно теории Ван дер Планка, если сорт к одним расам патогена более устойчив, чем к другим, то такая устойчивость является вертикальной, расоспецифической, эффективной только против отдельных рас. Вертикальная устойчивость является качественным признаком и контролируется олигогенами, чётко проявляющимися в генотипе хозяина и называемыми иногда главными или большими генами. Длительное время основное внимание уделялось созданию сортов, обладающих вертикальной устойчивостью к болезни. Этот метод селекции наиболее прост и доступен, так как данный тип устойчивости

регистрируется на основе визуальных наблюдений, его легко определять и контролировать в процессе отбора.

Дальнейшие исследования показали, что расоспецифическая устойчивость оказывает сильное селекционное давление на популяцию патогена и приводит к накоплению вирулентных биотипов и к отбору новых рас. Вертикальная устойчивость хозяина задерживает начало эпифитотии, но в условиях широкого возделывания сорта неизбежно преодолевается патогеном. Точно предсказать долголетие сортов с расоспецифическим типом устойчивости практически невозможно [Kiyosawa, 1977]. Хотя вертикальная устойчивость проявляется в форме полного иммунитета, но часто быстро теряется в связи с формообразовательными процессами у патогена. Для преодоления этого недостатка был предложен ряд селекционных программ, в которых предприняты попытки пирамидирования главных генов исходя из того, что возделывание сортов, содержащих гены устойчивости, сдерживает скорость отбора вирулентных патотипов патогена [Вотсон, 1977; Пучков, Воронкова, 1977; McIntosh, 1977].

Был предложен метод создания конвергентных сортов [Rudorf, 1965; Дьяков, Одинцова, 1973], который заключается в использовании гибридного материала, полученного от скрещивания изогенных линий, обладающих различными генами устойчивости. Такие сорта проявляют устойчивость к широкому спектру рас и сохраняют её в течение длительного времени. Однако создание конвергентных сортов в значительной степени осложняется длительностью селекционного процесса и трудностью изучения их генотипа.

Для достижения баланса в системе растение-хозяин - паразит предложено создание многолинейных сортов, представляющих собой смесь изолиний, различающихся одним геном устойчивости к патогену и однородных по другим хозяйственноважным признакам [Browning, Frey, 1969; Ван дер Планк, 1972; Marshall, 1977; Engel Karf-Hermann, 1980; Browning, Frey, 1981; Dubin, Rajaram, 1981; Chevaugeron, 1985]. Наличие разных линий в составе сорта уменьшает

эффективность начального поражения и снижает степень заболевания, и предполагается, что ни одна раса не сможет доминировать.

Перечисленные приёмы и селекционные программы основаны на использовании расоспецифического типа устойчивости и нашли применение, прежде всего, в селекции яровой пшеницы, так как период паразитирования на ней короче, и грибок не зимует, то есть отбор новых патотипов является процессом прерывистым. Поэтому яровая пшеница может сохранять вертикальную устойчивость длительно.

Альтернативной понятию вертикальная устойчивость является термин горизонтальная устойчивость. По теории Ван дер Планка [1972; 1981], если устойчивость распределяется равномерно по отношению ко всем расам патогена, она носит название горизонтальной, или латеральной. Некоторые исследователи связывают понятие горизонтальной устойчивости с полевой, универсальной, однородной, генерализованной, общей, полигенной [Eskes, 1966; Robinson, 1971; Kiraly, 1973; Nilson, 1978; Robinson, 1980; Robinson, 1981; Кчржин, 1982; Bartos, 1982; Browder, 1985; Robinson, 1986]. Горизонтальную устойчивость можно рассматривать как частичную неспецифического характера. Она чаще полигенная, обуславливается действием многих малых генов, каждый из которых оказывает незначительное действие, и оно направлено против всех рас патогена. Горизонтальная устойчивость снижает скорость инфекции, является долговременной и определяет генетическое равновесие между хозяином и патогеном. В генетическом отношении этот признак не взаимодействует ген-на-ген [Williams, 1975], хотя имеются сведения и противоположного характера.

В 1975 г. Продовольственная организация при ООН (ФАО) предложила международную программу по селекции (около 20 важнейших культур, в том числе и пшеницы), на горизонтальную устойчивость [Robinson, Chiarappa, 1975; Robinson, 1977; Robinson, Chiarappa, 1977]. Сущность метода заключается в отборе на фоне жёстких эпифитотий в различных эколого-географических зонах слабо поражаемых форм, обладающих хорошей урожайностью и приспособленностью к местным агроклиматическим условиям. Однако в

дальнейшем выяснилось, что устойчивость подобных сортов носит ограниченный характер. Линии пшеницы, полученные в Бразилии и Замбии, изучали в Нидерландах на устойчивость к местным изолятам бурой ржавчины, и были получены данные, свидетельствующие о наличии признака расоспецифичности [Milliano, Breek, Zadoks, 1986].

В научной литературе имеется достаточно много сведений, критически рассматривающих горизонтальную устойчивость в интерпретации Ван дер Планка, особенно с точки зрения генетического подхода к вопросу.

Parlevliet [Parlevliet, 1976a,b; Parlevliet, Zadoks, 1977] указывает, что в природе не существует двух видов устойчивости как таковых, нет генотипа хозяина, полностью восприимчивого или полностью устойчивого ко всем генотипам патогена, как нет генотипа патогена, полностью вирулентного или авирулентного ко всем генотипам хозяина. Поэтому горизонтальная и вертикальная устойчивость представляет собой полигенный и олигогенный тип наследования. Гены расоспецифической устойчивости растений могут проявлять остаточный эффект, снижая уровень гриба и действуя как гены расоспецифической устойчивости [Abdalla, 1971; Одинцова, Михайлова, 1982; Anderson, 1982; Одинцова, Михайлова, 1988a; Одинцова, Михайлова, 1988б]. Как полигенная, так и олигогенная устойчивость может быть стабильной и нестабильной во времени и пространстве [Ernink, 1976]. В настоящее время считается более целесообразным возделывать сорта озимой пшеницы, защищённые генами расоспецифической, горизонтальной, частичной устойчивости к бурой ржавчине, а не сорта с большими главными генами устойчивости, поскольку их эффект носит временный характер [Scott et al., 1978.; Hagberg, 1980; Bahader, Nagarajan, Neyar, 1984].

Признаками расоспецифической устойчивости в значительной степени обладают сорта, характеризующиеся как частично устойчивые или обладающие неполной устойчивостью. Подобные сорта при заражении патогеном имеют высокий тип инфекции в сочетании с замедленным развитием заболевания. Им свойственна пониженная рецептивность, выражающаяся в уменьшении

количества образующихся пустул гриба по сравнению с восприимчивым сортом, увеличении продолжительности латентного периода, ограничении спорообразующей способности гриба. Более детально характеристика частично устойчивых сортов представлена в работах Parlevliet [Parlevliet, 1979; Parlevliet, 1987]. Поскольку частичная устойчивость проявляется ко всем расам патогена, то она должна иметь расонеспецифический характер.

Анализ результатов исследования устойчивости сортов зерновых культур к ржавчинным заболеваниям в условиях полевых и лабораторных опытов позволил выделить основные критерии определения расонеспецифической устойчивости [Young, Powelson, 1976; Parlevliet, 1976a; Алексеева, Смирнова, 1978; Воронкова, 1980; Одинцова, Михайлова, 1981; Hartlebh, Jerlach, 1985; Андрейченко, Смирнова, Терехова, 1988]:

- наличие низкого типа реакции растений на заражение различными расами гриба;
- проявление длительного латентного периода;
- меньшее, по сравнению с восприимчивым сортом, количество пустул, образующихся на единицу площади листа;
- слабая спорообразующая способность пустул;
- меньшее значение площади под кривой развития болезни по сравнению с восприимчивым сортом.

Некоторые исследователи указывают на значительную роль анатомо-морфологических признаков растений, которые влияют на устойчивость и являются расонеспецифическими формами защиты от патогенов. Сюда относятся такие признаки, как слабая опушенность листьев, меньшее количество устьиц на единицу площади листа, замедленный тип раскрытия устьиц в утренние часы, слабая удерживаемость инфекционных капель за счёт интенсивного покрытия листьев восковым налётом и др. [Гешле, 1975; Гешле, 1978; Гешле, Сарангина, 1979; Веденеева, Сарангина, 1980; Маркелова, 1980; Mc. Vey, 1984].

Однако эта концепция подверглась критике со стороны отечественных и зарубежных исследователей. Например, Palmer [Palmer, Wilcoxson, 1982] не

обнаружил достоверной корреляции между анатомическими и морфологическими признаками пшеницы и устойчивостью к стеблевой ржавчине. Солунская [Салунская, 1971] и Лесовой [Лесовой, Пантелеев, Шелехова, 1988] указывают, что анатомо-морфологические признаки являются факторами пассивного иммунитета, который обусловлен особенностями строения растения и его покровных органов, и не относится к истинному иммунитету.

Сорта пшеницы с частичной устойчивостью могут иметь различный уровень поражения, в зависимости от патотипа гриба, внешних условий, инфекционной нагрузки, а также в результате сочетания различных факторов. Например, расонеспецифическая устойчивость к бурой ржавчине у сорта Безостая 1 сильнее выражена в фазе трубкования, а в период колошения и налива зерна степень поражения увеличивается [Алексеева, Смирнова, 1978; Андрейченко, Смирнова, Терехов, 1988]. Это один из признаков, отличающих частичную устойчивость от горизонтальной.

Специфическая устойчивость сортов зерновых культур к ржавчинным болезням может сохраняться длительное время. На протяжении десятилетий сорт *Avena byzantina* устойчив к корончатой ржавчине на юге США, ячмень - к карликовой ржавчине в Англии, пшеница сорта Vada Solo в Германии - к бурой ржавчине [Uffrich, 1978].

Особую опасность представляет нарастание поражения пшеницы стеблевой ржавчиной - одним из самых вредоносных заболеваний этой культуры. Известно, что при сильном её развитии и распространении на посевах недобор урожая может достигать 60-70% [Степанов, 1975].

Последние 40 лет эпифитотии этой болезни удавалось сдерживать благодаря генетической защите с использованием гена *Sr31* [German, Kolmer, 1992; Сибикеев и др., 2011]. Однако использование для защиты одного гена ожидаемо привело к пандемическому развитию ситуации. В последние годы панфитотия стеблевой ржавчины (раса Ug99), начавшись в Уганде, охватила многие страны Африки и Ближнего Востока [Singh et al., 2008].

Подобная ситуация может возникнуть и в России, в частности в Краснодарском крае и Поволжье [Маркелова, 2015]. Во-первых, полевые севообороты данных регионов перенасыщены посевами пшеницы, и здесь, как правило, складываются наиболее благоприятные условия для развития ржавчинных заболеваний. Во-вторых, Краснодарский край достаточно близко расположен к Закавказью и Ближнему Востоку, где уже отмечено появление Ug99. Поскольку возбудитель стеблевой ржавчины, как и других видов ржавчины (бурая, жёлтая), передаётся воздушными течениями на огромные расстояния, то вполне возможен занос агрессивной расы в Краснодарский край, являющийся, в свою очередь, «поставщиком» инфекции для Поволжья и других регионов Российской Федерации. Чтобы не допустить этого, необходимо проводить мероприятия по прогнозированию развития заболевания, начиная с сигнализации появления первых уредопустул или очагов поражения, для своевременной защиты посевов.

В настоящее время в разных странах уделяется большое внимание разработке селекционных программ по выведению сортов пшеницы с расонеспецифическим типом устойчивости [Мокрицкая, Одинцова, 1972; Пучков, Воронкова, 1977; Воронкова, 1980; Одинцова, Михайлова, 1981; Кчржин, 1982; Бабаянц, Слюсаренко, 1983; Михайлова, Метревели, 1986; Андреев, Плотникова, 1989; Гриченко и др., 1989].

Селекция сортов с расонеспецифическим характером устойчивости или объединение в сорте расоспецифической и расонеспецифической устойчивости считается наиболее перспективным, хотя и сложным методом выделения ржавчиноустойчивых сортов пшеницы. Основная трудность в селекции на расонеспецифичность заключается в сложности её выявления и контроля за ней в процессе селекционного отбора в связи со сложным выражением эффекта гена или генов, обуславливающих этот тип устойчивости.

Таким образом, обзор имеющихся в научной литературе сведений о расонеспецифической устойчивости пшеницы к ржавчинным заболеваниям свидетельствует, что природа её сложная, методы фитопатологической оценки

разработаны неоднозначно, количество используемых в селекционном процессе источников устойчивости, особенно среди сортов яровой пшеницы, крайне ограничено.

### 1.3.3 Генетический контроль устойчивости пшеницы к головне

Пыльная (*Ustilago tritici* (Pers.) Jens.) и твёрдая головня пшеницы (*Tilletia caries* (DC.) Tul.) являются узкоспециализированными облигатными паразитами.

Твёрдая головня пшеницы - один из самых значимых биотических ограничителей в производстве пшеницы по всему миру. Для реализации задач по снижению распространения болезни, получения незаражённого сельскохозяйственного продукта, повсеместно используется обработка семенного материала фунгицидами. Использование современных препаратов практически полностью устраняет прямые потери сельскохозяйственного продукта, они эффективно уничтожают споры на семенах и в почве. Однако метод применения протравителей семенного материала наносит урон окружающей среде, здоровью человека. Этот способ защиты экономически не выгоден и неприемлем при органическом земледелии [Lipps et. al., 2000; Yorgancilar et al., 2016.]

Использование генетического сопротивления у растительных организмов к опасным грибным паразитам является многообещающим выбором эффективного управления инфекционным процессом, способом, безвредным для окружающей среды. Известно 15 олигогенов, предопределяющих устойчивость к твёрдой головне пшеницы (*Bt1* - *Bt15*) [Hoffmann, Metzger, 1976; Goates, 1996]. Они присутствуют в генотипе различных сортов и линий пшеницы по отдельности или в сочетании нескольких *Bt-генов*.

Прошлые генетические исследования показали, что наследование устойчивости пшеницы к твёрдой головне контролируется преимущественно доминантными генами (четырнадцать генов из изученных пятнадцати) [Waud, Metzger, 1970; Metzger, Schaller, Rohde, 1979; Metzger, Silbaugh, 1971], только ген

*Bt3* является рецессивным. В литературе имеются сообщения о явлении неполного доминирования в наследовании данного признака [Holton, Heald, 1941].

С 1926 до 1945 были идентифицированы шесть генов устойчивости к пыльной головне: (Сорт Martin (M1): ген *Bt1*, Hussar (H) - *Bt2*, Redit (rd) - *Bt3*, Turkey (T) - *Bt4*, Rio (R) - *Bt6* и Martin (M2) - *Bt7*), а также пять незначительных генов (*U*, *V*, *W*, *X*, *Y*) [Fischer, Holton, 1957]. В дальнейшем исследовано ещё девять основных генов (таблица 3).

Ген *Bt1* идентифицирован F.N. Briggs [1926]. Он локализован на хромосоме 2В. [Sears, Schaller, Briggs 1960]. Присутствует в следующих сортах и линиях пшеницы: CS\* 7/White Federation 38 [McIntosh et al, 2013], Albit [Bressman, 1931], Banner Berkeley [Bressman, 1931], Federation 41 [Briggs, Holton, 1950], Regal [Bressman, 1931], Sherman [Briggs, Holton, 1950], White Federation 38 [Pugsley, 1949], White Odessa [Briggs, Holton, 1950]. Вместе с геном *Bt6* - в сорте Columbia [Metzger, Rohde, Trione, 1963]; с геном *Bt2* - в сорте Hussar [Briggs, 1926]; с геном *Bt4* - в сортах Hyslop [Kronstad et al., 1972], McDermid [Kronstad et al, 1972], Tyee [Allan et al, 1980]; с геном *Bt7* - в сорте Odessa [Briggs, Holton, 1950].

Ген *Bt2* идентифицирован E.N. Bressman [1931]. Он присутствует в следующих сортах и линиях пшеницы: Canus [Briggs, Holton, 1950], Selection PS60-1-1075 [Hoffmann, Metzger, 1976], Selection 1403 [Briggs, Holton, 1950], вместе с геном *Bt1* в сорте Hussar [Briggs, 1926].

Ген *Bt3* имеется в сортах пшеницы Florence [Churchward, 1931, 1932] и Redit [Smith, 1933; Bryan, 1937; McIntosh et al, 2013].

Проявление генов *Bt4* и *Bt6* очень похоже, эти гены близко расположены на хромосоме 1В. Сорт Turkey 3055 рекомендуется к использованию в качестве источника гена *Bt4*, а сорт Rio - в качестве источника *Bt6*. [Briggs, 1933].

Ген *Bt4* был идентифицирован и локализован на хромосоме 1В [Metzger, Rohde, Trione, 1963; Schaller, Briggs, 1955; Schmidt, Morris, Johnson, 1969]. Он присутствует в генотипе сортов пшеницы Bison [Schmidt, Morris, Johnson, 1969]; Kaw [Schmidt, Morris, Johnson, 1969]; Nebred [Schmidt, Morris, Johnson, 1969]; Omaha [Schmidt, Morris, Johnson, 1969]; Oveson [Rohde et al., 1988]; Tres [Allan et

al., 1986]; Turkey 1558 [Briggs, Holton, 1950]; Turkey 2578 [Briggs, Holton, 1950]. Вместе с геном *Bt1* в сортах Hyslop [Kronstad et al., 1972], McDermid [Kronstad et al., 1972]; Oro *Bt7* [Briggs, Holton, 1950]; Tyee [Allan et al, 1980]. Вместе с геном *Bt7* в сорте Turkey 3055 [Briggs, Holton, 1950].

Ген *Bt5* идентифицирован и локализован на хромосоме 1B [McIntosh et al, 2013]. Он имеется в генотипе сортов пшеницы Hohenheimer [Gaines, Smith, 1933] и Selection R60-3432 [Hoffmann, Metzger, 1976].

Ген *Bt6* впервые идентифицировал Е.Н. Stanford [1941]. Он локализован на хромосоме 1B [Metzger, Rohde, Trione, 1963]. В качестве доноров *Bt-гена* могут служить следующие сорта пшеницы: Rio [Stanford, 1941], Turkey 10095 & 10097 [Baker, 1967], вместе с геном *Bt1* - Columbia [Metzger, Rohde, Trione, 1963].

Ген *Bt7* идентифицирован С.В. Schaller, С.С. Holton, Е.Л. Kendrick [1960]. Он локализован на хромосоме 2D [McIntosh et al., 2013]. Ген *Bt7* присутствует в следующих сортах и линиях пшеницы: CS\* 7/Cheyenne 2D [McIntosh et al, 2013], Baart [Schaller, Holton, Kendrick, 1960], Cheyenne [McIntosh et al, 2013], Federation [Schaller, Holton, Kendrick, 1960], Gallipoli [McIntosh et al, 2013], Onas [Schaller, Holton, Kendrick, 1960], Ranee [McIntosh et al, 2013], Selection 1833 [Holton, 1959]. Вместе с геном *Bt9* - в сорте CI 7090 [McIntosh et al, 2013], с геном *Bt1* - в сортах Martin [Briggs, Holton, 1950], Odessa [Briggs, Holton, 1950], с геном *Bt4* - в сортах Oro [McIntosh et al., 2013] и Turkey 3055 [McIntosh et al, 2013].

Ген *Bt8* идентифицировали G. Wolf и J. Rimpau [1979]. Он присутствует в генотипе сортов пшеницы NY476 [McIntosh et al, 2013], PI 178210 [Wolf, Rimpau, 1979] и Yayla 305 [Wolf, Rimpau, 1979].

Ген *Bt9* локализован на дистальном конце хромосомы 6D. Ген *Bt10* также расположен на этой хромосоме. Было предположено их возможное сцепление или совместное размещение. После проведённого сравнения установлено, что гены *Bt9* и *Bt10* являются двумя отличными генами устойчивости пшеницы к твёрдой головне, расположенными, соответственно, на 6DL и 6DS концах хромосомы 6D. [Rasmussen et al., 2016.].

Ген *Bt9* идентифицирован учёными R.J. Metzger, C.W. Schaller и C.R. Rohde [1979]. Он присутствует в генотипе следующих сортов и линий пшеницы: PI 166910 [Metzger, Schaller, Rohde, 1979], PI 166921 [Metzger, Schaller, Rohde, 1979], PI 167822 [Metzger, Schaller, Rohde, 1979], Selection M69 - 2073 [Hoffmann, Metzger, 1976]. Вместе с геном *Bt7* - в сорте CI 7090 [McIntosh et al, 2013], с геном *Bt10* - в сортах пшеницы Jeff [Sunderman, Bruinsma, 1975], PI 178383 [Metzger, Schaller, Rohde, 1979], Ranger *Bt10* [Sunderman, Wise, 1973].

Ген *Bt10* идентифицирован R.J. Metzger и C.W. Silbaugh [1971] и локализован J.G. Menzies с колленами [2006]. Он имеется в генотипе следующих сортов и линий пшеницы: BW553 = Neerawa\*6//Red Bobs/PI 178383 [Gaudet et al, 2007], AC 2000, AC Cadillac, AC Carma, AC Crystal, AC Foremost, AC Taber, AC Vista [McIntosh et al, 2013], Fairview [Quick, Souza, Sunderman, 1993], PI 116301, PI 116306 [Metzger, Silbaugh, 1971], Selection M69-2094 [Hoffmann, Metzger, 1976], SrCad [Hiebert et al, 2011]. Вместе с геном *Bt9* - в сортах Jeff [Sunderman, Bruinsma, 1975], PI 178383 [McIntosh et al, 2013], Ranger [Sunderman, Wise, 1973], Others [Brennan et al, 1983; Demeke, Laroche, Gaudet, 1996; Laroche, Demeke, Gaudet, 1996].

Ген *Bt11* присутствует в генотипе сортов пшеницы PI 554119, Elgin / PI 166910; ген *Bt12* - PI 119333, ген *Bt13* - Thule III, PI 181463 [Goates, 2012], Redit [Mamluk, Nachit, 1994]; ген *Bt14* - Doubbi CI 13711, ген *Bt15* - Carleton CI 12064, ген *Btp* - PI 173437 [Goates, 2012].

## Гены устойчивости пшеницы к твёрдой головне

<i>Bt-гены</i>	Хромосомная локализация	Доноры гена
<i>Bt1</i>	2B	CS* 7/White Federation 38; Albit; Banner Berkeley; Federation 41; Regal; Sherman; White Federation 38; White Odessa.
<i>Bt2</i>		Canus, Selection PS60-1-1075, Selection 1403
<i>Bt3</i>		Florence; Redit
<i>Bt4</i>	1B	Bison, Kaw, Nebred, Omaha, Oveson, Tres, Turkey 1558, Turkey 2578
<i>Bt5</i>	1B	Hohenheimer, Selection R60-3432
<i>Bt6</i>	1B	Rio, Turkey 10095 & 10097
<i>Bt7</i>	2D	CS* 7/Cheyenne 2D, Baart, Cheyenne, Federation, Gallipoli, Onas, Rane, Selection 1833
<i>Bt8</i>		HY476, PI 178210, Yayla 305
<i>Bt9</i>	6DL	PI 166910, PI 166921, PI 167822, Selection M69 - 2073.
<i>Bt10</i>	6DS	BW553 = Neepawa*6//Red Bobs/PI 178383, AC 2000, AC Cadillac, AC Carma, AC Crystal, AC Foremost, AC Taber, AC Vista, Fairview, PI 116301, PI 116306, Selection M69-2094, SrCad.
<i>Bt11</i>		PI 554119, Elgin / PI 166910
<i>Bt12</i>		PI 119333
<i>Bt13</i>		Thule III, PI 181463, Redit
<i>Bt14</i>		Doubbi CI 13711
<i>Bt15</i>		Carleton CI 12064
<i>Btp</i>		PI 173437

Источник PI 178383 содержит гены устойчивости *Bt8*, *Bt9*, *Bt10*, которые поддерживают эффективность более 20 лет в США. Это происходит из-за отсутствия преодоления гена *Bt8*, тогда как он потерял свою эффективность в Европе [Dumalaso, Bartosh, 2006; Matanguihan, 2011].

Результаты исследований [Al-Maarouf et al., 2016] показали, что гены *Bt2*, *Bt4*, *Bt7*, *Bt10*, *Bt13*, *Bt14* и *Bt15* преодолены в условиях Ирака, в то время как

гены *Bt3*, *Bt5*, *Bt6*, *Bt9*, *Bt11* и *Bt12* при искусственном инфекционном фоне эффективно сдерживали инфекцию. Подобные результаты были проведены исследователями многих стран [Chauhan, Sood, Singh, 1994; Liatukas, Ruzgas, 2008., Mamluk, Nachit, 1994; Oncica, Saulescu, 2008., Wang et al., 2006]. Высокий уровень устойчивости генов *Bt9*, *Bt11* и *Bt12* позволяет их рекомендовать при составлении селекционных программ, проводя скрещивание доноров с высокоурожайными восприимчивыми коммерческими сортами пшеницы [Al-Maarouf, Fiadh, Quli, 2004; Ibrahim et al., 1989]. Mamluk и Nachit [1994] подтвердили эффективность генов устойчивости *Bt5*, *Bt8*, *Bt9*, *Bt10* и *Bt11*. Некоторые предыдущие сообщения указывают на потерю эффективности генов *Bt1*, *Bt2*, *Bt3*, *Bt4*, *Bt6* и *Bt7* в Сирии и генов *Bt1*, *Bt2*, *Bt7* - в Ливане [Liatukas, Ruzgas, 2008; Mamluk, 1997]. В Турции, по одним данным, неэффективными генами являются гены *Bt1*, *Bt2*, *Bt3*, *Bt4* и *Bt7* [Dariaee et al., 2006], по другим - линии пшеницы, содержащие гены *Bt1*, *Bt5*, *Bt8*, *Bt9*, *Bt10*, *Bt11* и *Bt13*, проявляли устойчивость к инфекционному материалу [Yorgancilar et al., 2016]. В Иране преодолены гены *Bt4*, *Bt7* и *Btp* [Finci, 1981; Noruzi et al., 2012]. Внедрение генов устойчивости от твёрдой головки пшеницы в условиях США осуществляется, главным образом, из генотипа линий турецкого происхождения PI178383, которые обладают генами устойчивости *Bt8*, *Bt9*, *Bt10*. Эти гены также зарекомендовали себя как устойчивые в условиях России и Австралии [Gaudet et al., 2006].

По литературным данным, в Венгрии хорошо проявили себя следующие гены устойчивости к твёрдой головке пшеницы: *Bt5*, *Bt6*, *Bt8*, *Bt9*, *Bt10* [Veisz, Szunics, Szunics, 2000], в Европе: *Bt3*, *Bt5*, *Bt6*, *Bt8*, *Bt9*, *Bt11*, *Bt12*, *Bt13* [Blazkova, Bartos, 2002; Dumalaso, Bartosh, 2006; Mariana, Saulescu, Ittu, 2006; Oncica, Saulescu, 2008; Blažkova, Bartoš, 2002], в Австрии и Германии: *Bt4*, *Bt5*, *Bt6*, *Bt8*, *Bt9*, *Bt10*, *Bt11*, *Bt12*, *Bt14*, в Польше: *Bt4*, *Bt8*, *Bt11* [Kubiak, Weber, 2008.], в Румынии: *Bt5*, *Bt8*, *Bt9*, *Bt10*, *Bt11*, *Bt12*, *Bt13* [Oncică, Păunescu, Olaru, 2008], в условиях Латвии: *Bt4*, *Bt5*, *Bt6*, *Bt8*, *Bt9*, *Bt11*, *Bt12* [Priekule, 2010].

Генетический контроль устойчивости пшеницы к пыльной головне изучали многие авторы как за рубежом, так и в нашей стране [Tingey, Tolman, 1934; Caldwell, Compton, 1947; Heyne, Hansing, 1955; Gaskin, 1962; Gaskin, Schafer, 1962; Mathur, 1963; Agrawal, Jain, 1965; Heinrich, 1970 (цит. по: Кривченко, 1984); Шестакова, Вьюшков, 1974; Пенчукова, Литвинова, 1978; Тихомиров, 1981, 1984; Бахарева, 1983; Розова, 1997 и др.].

Накопленная в XX в. информация о генетическом контроле устойчивости пшеницы к *Ustilago tritici* [Tingey, Tolman, 1934; Heyne, Hansing, 1955; Gaskin, Schafer, 1962; Бахарева, 1981; McIntosh, 1983; Кривченко, 1984; Dhitaphichit et al., 1989; Тихомиров, 1993; Nielsen, Thomas, 1996; Розова, 1997; Вьюшков, 1998] свидетельствует о следующем: сорта и линии могут различаться по устойчивости к популяциям и расам пыльной головни, что связано с действием расоспецифических *Ut-генов*, локализованных в хромосомах (ядерные гены). Одни из них могут защищать растения против всей популяции, другие - против отдельных рас патогена. Первые относятся к главным или основным *Ut-генам*, вторые - к второстепенным или дополнительным с меньшим влиянием на паразита. Один *Ut-ген* может контролировать устойчивость к одной или к нескольким расам. Устойчивость к одной расе может быть обусловлена разными одиночными генами. *Ut-гены* чаще всего бывают доминантные, но встречаются также и рецессивные, успешно противостоящие определённым расам патогена. *Ut-гены* различаются по времени влияния на паразита: одни из них не позволяют мицелию проникать через стенку завязи в семяпочку; другие парализуют развитие мицелия в щитке и зародыше; третьи останавливают продвижение мицелия по растению на том или ином этапе до колошения растения. Расы *Ustilago tritici*, взаимодействуя с хозяином, содержащим различные *Ut-гены*, могут определять различные морфологические и физиологические проявления у растений (гибель завязи, снижение всхожести семян, сокращение длины поражённого побега и др.). Устойчивость растений к пыльной головне в ряде случаев может зависеть от внеядерных генов - плазмогенов. Очевидно, эти закономерности следует учитывать при планировании и проведении новых генетических экспериментов

[Bvitaphichit, Jones, Keane, 1989; Nielsen, Tomas, 1996; Дружин, Крупнов, 2008; Knox, Menzies, 2012].

К настоящему моменту в каталоге генных символов пшеницы зафиксированы 6 генов устойчивости к пыльной головне: *Ut1-Ut4*, *Ut-x* [McIntosh et al., 2013], *Ut6* [Kassa et al., 2013] (Таблица 4). Наличие комплементарного гену вирулентности *utv5* гена устойчивости *Ut5* дискуссионно. Анализ работы многочисленных авторов показал, что устойчивость к пыльной головне может контролироваться 1, 2 или 3 генами [Tingey, Tolman, 1934; Caldwell, Compton, 1943; Heyne, Hansing, 1955; Mathur, Kohli, 1963; Agrawal, Jain, 1965; Nielsen, Thomas, 1996; Sharma et al., 2011; Knox, Menzies, 2012].

Хромосомная локализация гена (генов) *Ut1* (*UtTh*) в 7В хромосоме осуществлена на замещённых линиях Chinese Spring (Thatcher) P. Dhitaphichit с соавт. [1989]. Н.С. Mathur с соавт. [1997] на 20 моносомных линиях сорта Cadet (Merit/Thatcher) выявили предполагаемый главный ген устойчивости (*Ut1*) на хромосоме 3D, а также два дополнительных - на хромосомах 1В и 7D.

Р.Е. Кнох и N.K. Howes [1994] обнаружили сцепление устойчивости к расе пыльной головки T-19 с локализованным в 6AS белковым маркером у группы сортов, также генеалогически связанных: Cadet, Thatcher, RL-4277 (TD-18), то есть однозначно говорить о хромосомной локализации гена *Ut1* пока рано.

Ген устойчивости *Ut2*, комплементарный гену вирулентности сортов-дифференциаторов Kota и Little Club, мало изучен, поскольку не эффективен против большинства рас пыльной головки [Кривченко, 1984; Rewal, Jhooty, 1986; Дружин, Крупнов, 2008, Кнох, Menzies, 2012]. J. Nielsen и P.L. Dyck [1988] показали у сорта Little Club один рецессивный ген.

Немецкий сорт Carma, включённый в эмпирический набор дифференциаторов (RL-2848, TD-8), имеет один доминантный ген устойчивости к пыльной головне *Ut3* [Nielsen, Dyck, 1988]. Данных о наличии этого гена в других сортах не имеется. Однако можно предполагать его широкое распространение в устойчивых сортах Германии, Швеции, Чехии (Koga, Reko, Probat, Cesar, Fakir, Jara, Kolibri, Selpek), которые связаны с Carma общностью происхождения (через

сорта Heines Kolben) и схожестью реакции на пыльную головню [Кривченко, 1984; Дружин, Крупнов, 2008; Genetic Resources... <http://www/wheatpedigree.net>].

Ген *Ut4* впервые был определён для сорта из набора дифференциаторов TD-12 (Thatcher/Regent). Однако J. Nielsen и P.L. Dyck [1988] показали, что эта линия полигенна по устойчивости к пыльной головне. В обновлённом наборе дифференциаторов TD-12 заменён на моногенную линию TD-12a (Thatcher/Regent/Reward). В исследованиях Сюкова и Поротьки [2014] было показано, что донором высокоэффективного гена устойчивости к пыльной головне является сорт Hope. Исходя из генеалогии, именно этот ген они идентифицировали как *Ut4*. Хромосомная локализация этого гена в 7А хромосоме осуществлена на замещённых линиях Chinese Spring (Hope) [Dhitaphichit et al., 1989].

Наличие комплементарного гену вирулентности *utv5* гена устойчивости *Ut5* находится под вопросом [Kassa et al., 2012], и в официальный каталог генных символов пшеницы [McIntos et al, 2013] он не включён. Однако R.G.. Saini с соавт. [1989] выявили один общий ген устойчивости к пыльной головне как у южноафриканского сорта Sonor (TD-14), так и у сортов NP-824 и Col.222, для которых был определён ген *Ut5*.

Ген устойчивости *Utd1*, локализованный в хромосоме 5BS, был выявлен H.S. Randhawa с коллегами [2009]. Он присутствует в гибридах D93213; P9163-VJ08\*В; VIR 51658.

Ген *Ut6* обнаружен M.T. Kassa с соавт. [2013] в сорте AC Foremost. Он локализован на хромосоме 5BL.

С помощью ДНК-маркёров на хромосоме 2BL J.D. Procunier с коллегами [1997] локализовали ген устойчивости *Utx* у канадского сорта пшеницы CDC Biggar (Tobari 66/Romany 66).

У линии Chinese Spring (Thatcher 2A) было предположено наличие в хромосоме 2А гена устойчивости пшеницы к пыльной головне *UtCS* [Dhitaphichit et al., 1989; Сюков, Поротькин, 2014].

Ген *UtM* выявлен у итальянского сорта *Marra*. Производными от *Marra* являются устойчивые к расе 16 сорта *Acciaio*, *Bastion*, *Blonda*. [Сюков, Поротькин, 2014].

Анализ заражённого пыльной головней потомства  $F_2$  гибрида *Veery#3/Тулайковская юбилейная* показал, что их гены устойчивости (условные символы  $UtR_1$  и  $UtR_2$ ) не аллельны и не сцеплены друг с другом [Сюков, Поротькин, 2014].

Анализ гибридов с участием сортов *Ботаническая 2* и *Харьковская 10* (расщепление по устойчивости в их гибридах с *Thatcher* и *Норе* и отсутствие расщепления в гибриде *Ботаническая 2/Харьковская 10*) позволяет предполагать у них наличие высокоэффективного гена *UtB*, унаследованного, по-видимому, от пырея (через ППГ-56) [Сюков, Поротькин, 2014].

Как показывают исследования [Вьюшков и др., 1989, 1993; Сюков и др., 1994; Sjukov, Porotkin, 1998, 2003], в мировой коллекции генов устойчивости к пыльной головне чаще всего представлен ген *Ut1*. По-видимому, ещё более представительная группа доноров устойчивости (группа *Thatcher*) имеет ген устойчивости (*UtTh*), идентичный, аллельный или тесно сцепленный с *Ut1* [Вьюшков и др., 1989; Мягкова, Поротькин, 1990]. По предположению А.А. Вьюшкова [1998], этот ген мог быть интродуцирован из озимых Крымок (*Turkey*, *Kanred*). Но более вероятно, что центральным звеном, объединяющим эти гены, является сорт *Hard Red Calcutta*, который является общим предком всех трёх дифференциаторов с комплементарным гену вирулентности *Utv1* геном устойчивости *Ut1*: *Renfrew* (TD-2), *Red Bobs* (TD-10) (через *Marguis*) и *Florence-Aurore* (TD-3) [Genetic Resources ... <http://www/wheatpedigree.net>]. *Marguis* стал родоначальником двух ключевых в плане селекции на устойчивость к пыльной головне сортов яровой мягкой пшеницы *Thatcher* и *DC II-21-44* [Сюков, Поротькин, 2014].

## Гены устойчивости мягкой пшеницы к пыльной головне

<i>Ut-гены</i>	Хромосомная локализация	Доноры гена
<i>Ut1(UtTh)</i>	7B (3D, 6AS)	Marquis, Red Bobs, Renfiew, Thatcher, Неерава, Manitou, Безенчукская 98, Жигулевская
<i>Ut2</i>		Kota, Little Club
<i>Ut3</i>		Carma
<i>Ut4</i>	7A	Thatcher/Regent, Hope, CN-18131
<i>Ut5</i>	5BL	Sonop, NP-824, Col.222
<i>Utd1</i>	5BS	D93213, P9163-BJ08*B, VIR 51658
<i>Ut6</i>	5BL	AC Foremost
<i>Utx</i>	2BL	CDC Biggar-BSR
<i>UtM</i>	Mara	
<i>UtR<sub>1</sub></i>	Тулайковская юбилейная	
<i>UtR<sub>2</sub></i>	Veery's	
<i>UtCS</i>	2A (1AS, 1BS, 1DS)	Chinese Spring
<i>UtB</i>		Ботаническая 2, Харьковская 10

## ГЛАВА 2. УСЛОВИЯ, МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

### 2.1 УСЛОВИЯ И КЛИМАТИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ РЕГИОНА

#### ПРОВЕДЕНИЯ ЭКСПЕРИМЕНТОВ

В настоящее время Центрально-Чернозёмный регион (ЦЧР) - один из самых небольших в Российской Федерации - занимает 1% её территории, площадь 167,7 тыс. км<sup>2</sup>, на которой проживает 7800000 человек (на 1 января 2012 г.) [ЕМИСС Государственная статистика [Электронный ресурс] - Режим доступа: <http://www.fedstat.ru>]. В состав Центрально-Чернозёмного региона входят пять индустриально-аграрных областей: Белгородская, Воронежская, Курская, Липецкая и Тамбовская. Чернозёмный регион назван так из-за его местоположения в той части степной зоны России, которая отличается чрезвычайно высоким плодородием чернозёмных, насыщенных гумусом почв. На большей части его территории содержание гумуса в почвах достигает 6-12%, при мощности чернозёмного слоя до 120-130 см. Типичные чернозёмные почвы с содержанием гумуса 8-9% распространены на 40-45% территории района, прежде всего, на юге Тамбовской и на востоке Воронежской областей [Глушкова, Винокуров, 2003].

ЦЧР размещается на юге холмистой Среднерусской возвышенности, на востоке, переходящей в Окско-Донскую низменность. Реки принадлежат бассейнам Дона, Днепра и Волги. Пересечённый рельеф большей части региона - многочисленные овраги и балки - способствует развитию водной и ветровой эрозии земель, что неблагоприятно сказывается на хозяйстве. Почвенно-климатические условия региона, наоборот, исключительно благоприятны, в первую очередь, для ведения сельского хозяйства. Здесь наблюдается резко континентальный климат. Средние температуры июля - +19 - +20°С, января -9 - -11°С, количество атмосферных осадков колеблется от 400 до 500 мм в год, продолжительность вегетационного периода - 175-200 дней с исключительным естественным плодородием почв. Водными ресурсами район беден, что неблагоприятно для его хозяйственного развития. Земельные ресурсы региона используются очень интенсивно. Высока степень сельскохозяйственной

освоенности территории. Из 16,8 млн га земельного фонда 89 % принадлежит сельскохозяйственным предприятиям, в структуре сельхозугодий 82 % занимает пашня, 3,9 % сенокосы, 12,8 % - пастбища [Официальный сайт Росстат. - [Электронный ресурс] - Режим доступа: [gks.ru](http://gks.ru)].

Район является лесодефицитным. Средняя лесистость по району порядка 9 %. Искусственные лесопосадки составляют почти половину лесопокрытой площади региона [Видяпин, Степанов, 2002].

Центрально-Чернозёмный регион занимает центральное положение в чернозёмной полосе Русской равнины и граничит с ведущим промышленным регионом страны — Центральным, а также с Поволжским и Северо-Кавказским регионами и Украиной (рисунок 1).

Одним из приоритетных направлений в федеральном разделении общественного труда Центрально-Чернозёмного региона является интенсивное сельскохозяйственное производство. Здесь выращивается зерно, подсолнечник, сахарная свёкла, картофель, овощи; значительна доля животноводства (молочно-мясное, свиноводство, птицеводство).



Рисунок 1. Административная карта Центрально-Чернозёмного района

Среднерусский филиал ФГБНУ «Федеральный научный центр им. И.В.Мичурина», на базе которого проводились лабораторные и полевые исследования, расположен на территории Тамбовской области. Для полевых экспериментов использовался опытный участок. Он размещался на равнинном пониженном месте, окружённом защитными лесополосами.

Тамбовская область расположена в южной части Восточно-Европейской равнины. Она занимает центральную часть Окско-Донской низменности между двумя возвышенностями: Средне-Русской - на западе и Приволжской - на востоке. На северо-востоке в пределы области входят западные отроги Керенско-Чембарской возвышенности (западная часть Приволжской возвышенности). Здесь находятся наиболее высокие точки поверхности, достигающие 210 м над уровнем моря. Наиболее низкие участки, около 83 м над уровнем моря, лежат в долине реки Цны у северной границы области. Разница высот поверхности достигает 127 м.

Площадь территории составляет 33,2 тыс. км<sup>2</sup>. Область граничит на северо-западе с Рязанской, на северо-востоке - с Пензенской, на юго-востоке - с Саратовской, на Юге - с Воронежской и на западе - с Липецкой областями (рисунки 1, 2). Преобладает ландшафт степной, расчленённый овражно-балочной сетью [Страшный, 1974].



Рисунок 2. Районы Тамбовской области. Цифрами обозначены:

- |                      |                     |                      |                    |
|----------------------|---------------------|----------------------|--------------------|
| 1. Староюрьевский р. | 9. Никифоровский р. | 17. Рассказовский р. | 25. Ржаксинский р. |
| 2. Сосновский р.     | 10. Тамбовский р.   | 18. Рассказово       | 26. Инжавинский р. |
| 3. Моршанский р.     | 11. г. Тамбов       | 19. Кирсановский р.  | 27. Жердевский р.  |
| 4. г. Моршанск       | 12. Котовск         | 20. Кирсанов         | 28. Уваровский р.  |
| 5. Пичаевский р.     | 13. Бондарский р.   | 21. Уметский р.      | 29. Уварово        |
| 6. Первомайский р.   | 14. Гавриловский р. | 22. Мордовский р.    | 30. Мучкапский р.  |
| 7. Мичуринский р.    | 15. Петровский р.   | 23. Токаревский р.   |                    |
| 8. Мичуринск г.      | 16. Знаменский р.   | 24. Сампурский р.    |                    |

Для развития сельского хозяйства в области имеются благоприятные природные и экономические условия. В специализации сельского хозяйства выделяется производство зерна, сахарной свёклы, подсолнечника, картофеля, мясных и молочных продуктов.

Рельеф области представляет собой низменную равнину с преобладающей высотой около 150 м над уровнем моря. Центральные и северо-восточные районы области имеют наклон на север, а остальные районы - на юг и юго-запад.

Почвы в области представлены в основном чернозёмами, богатыми перегноем. Образованию перегноя способствовала богатая травянистая растительность, а накоплению и сохранению его - умеренное количество влаги.

На долю чернозёмов приходится 86,8% общей площади сельскохозяйственных угодий. Из них мощные чернозёмы составляют 23,3%, слабовыщелоченные

чернозёмы - 32%, средне- и сильновыщелоченные чернозёмы - 31,5%. На остальной площади расположены серые лесные и песчаные почвы (26%), солонцеватые (0,3) и прочие (10,3%) (рисунок 3) [Юмашев, 2011].

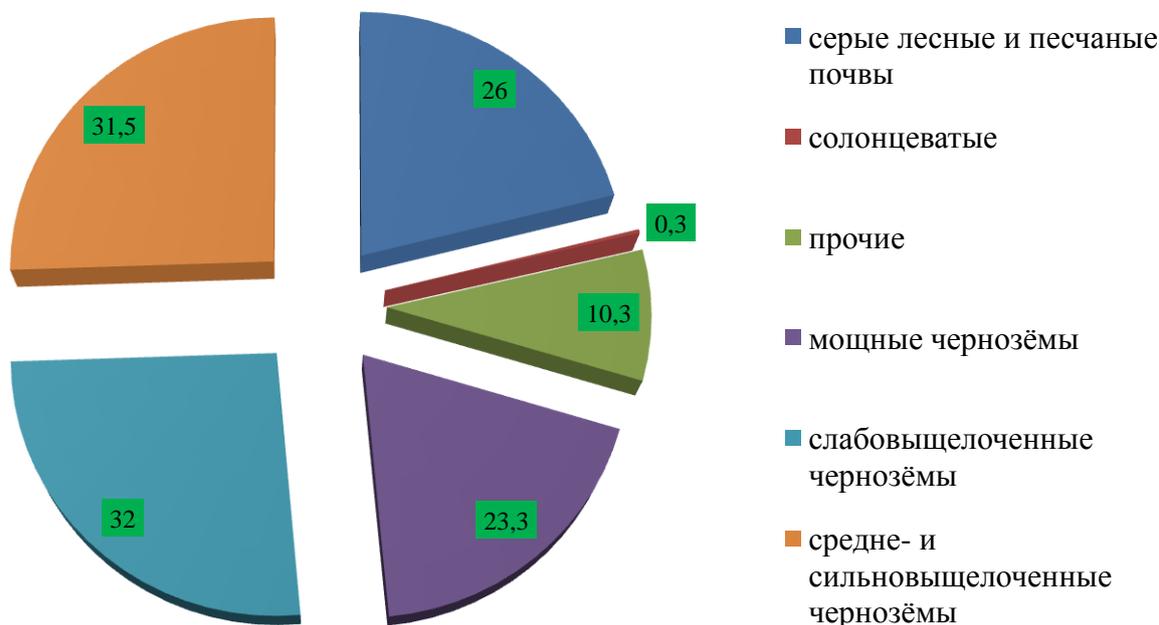


Рисунок 3. Перераспределение почв в Тамбовской области, %

Место проведения опытов характерно для Центрально-Чернозёмной зоны и имеет следующие особенности: климат характеризуется резкой континентальностью с довольно тёплым летом и с холодной продолжительной зимой. В годовом распределении воздушных масс более 90% случаев приходится на воздух умеренных широт, причём континентальный воздух бывает в два раза чаще, чем морской. На вторжение арктического воздуха приходится около 5% случаев и 1-2% - на вторжение континентального тропического воздуха.

Средняя месячная температура воздуха самого холодного месяца - января - -10,2°C, а самого тёплого месяца - июля - +19,4°C. Годовая амплитуда средней месячной температуры составляет 29,6°C, а разность между абсолютной максимальной и абсолютной минимальной температурой достигает 77°C. Абсолютный минимум доходит до -39°C. В некоторые зимы в середине сезона бывают оттепели, когда температура повышается до +3- +7°C.

Летом наблюдается повышение температуры до 38°C, однако такие высокие и низкие температуры бывают очень редко, менее чем в 5% лет. В 90% лет абсолютный минимум достигает -26, -28°C, а абсолютный максимум - +32 - +34°C.

В зимнее время, в среднем в течение двух дней, температура воздуха наблюдается < -30°C, а в летний период насчитывается 16 дней с температурой > +30°C.

Тёплый период, то есть период с положительной средней суточной температурой, длится 226 дней. Переход температуры весной через 0°C к более высоким значениям происходит в конце марта, а к более низким - осенью, в конце первой декады ноября. Безморозный период длится около 150 дней.

Учитывая термические ресурсы вегетационного периода по отдельным участкам сельскохозяйственных полей и требования культур к суммам температур за период вегетации, можно принять правильное решение о целесообразном размещении культур. Однако целиком базироваться на одних только суммах температур нельзя, так как при недостаточном напряжении температуры развитие растений будет задерживаться из-за отсутствия необходимого уровня температур. Поэтому для оценки условий роста и развития сельскохозяйственных культур желательно использовать среднюю декадную температуру воздуха. В таблице 5 приведены данные изменения температуры воздуха по месяцам за время проведения эксперимента.

По влагообеспеченности район относится к зоне неустойчивого увлажнения. Годовая сумма осадков составляет 556 мм, из них 63% выпадает на тёплый период года.

Сельскохозяйственные культуры успешно возделываются при наличии в почве достаточного количества влаги. Режим влажности почвы непрерывно меняется и в значительной степени обуславливается рельефом местности. В одном и том же районе при одинаковом количестве атмосферных осадков влажность почвы различных сельскохозяйственных угодий различна. Различие определяется тем, что увлажнение почвы зависит не только от количества

выпавших осадков, их интенсивности, продолжительности, испаряемости, но и от характера подстилающей поверхности и др. По-разному также расходуются запасы влаги из корнеобитаемого слоя растениями в различные периоды их развития.

Показателем обеспеченности влагой вегетационного периода может служить количество выпавших осадков, которое выражается в миллиметрах слоя воды (1 мм осадков составляет  $10 \text{ м}^3$  или 10 т воды на гектар). В таблице 6 приведены данные о количестве выпадения атмосферных осадков по месяцам за время проведения эксперимента.

Потребность растений во влаге в разные периоды их развития различна. Наибольшая потребность во влаге наблюдается в период наиболее интенсивного роста вегетативной массы и формирования репродуктивных органов. Поэтому для ранних зерновых культур решающее значение имеют осадки первой половины лета, а для поздних - второй половины.

Для озимых культур, наряду с ресурсами тепла и влаги, большую роль играет степень суровости зимних условий.

Устойчивый снежный покров устанавливается в первой декаде декабря. Самая ранняя и самая поздняя даты образования устойчивого снежного покрова отмечены соответственно в конце октября и 13 января. К концу зимы высота снежного покрова достигает 28 см, запас воды в снежном покрове на открытых полях составляет 86 мм.

В весенний период начало полевых работ определяется сходом снежного покрова. Полное освобождение полей от снежного покрова наблюдается во второй пятидневке апреля. Продолжительность периода от схода снежного покрова до наступления мягкопластичного состояния почвы составляет около двух декад.

Осенью, зимой и ранней весной преобладают юго-восточные, южные и юго-западные ветры; в мае, июне, июле и августе - северо-западные, северные и западные. Среднемесячная скорость ветра в тёплый период составляет 2,8-3,9 м/с, а в холодный период года - 4,0-4,3 м/с [Страшный, 1974].

Среднее значение температуры в годы исследований (2008-2017) гг.

(По данным метеорологической станции г. Тамбова)

Год Месяцы	2008	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016	2017	Среднее значение за 10 лет
I	-7,9	-5,9	-13,8	-8,0	-6,9	-6,1	-7,9	-5,7	-6,3	-0,5	-6,9
II	-2,2	-3,9	-6,2	-10,1	-10,8	-3,2	-0,5	-2,7	-10,6	-7,5	-5,77
III	+4,6	+1,1	+0,7	-1,5	-1,3	-2,7	+4,4	+2,9	-1,3	+6,4	1,33
IV	+15,7	+11,5	+13,1	+9,6	+13,8	+12,7	+12,0	+10,9	+14,5	+10,1	12,39
V	+17,3	+19,0	+22,4	+21,9	+22,5	+24,5	+23,5	+21,7	+22,4	+22,1	21,73
VI	+21,0	+23,8	+27,4	+23,6	+23,5	+24,8	+22,1	+25,0	+23,0	+22,3	23,65
VII	+25,0	+25,2	+32,9	+29,1	+26,5	+24,6	+26,2	+23,4	+25,9	+24,2	26,3
VIII	+26,7	+21,0	+30,8	+24,9	+24,4	+25,4	+25,7	+23,6	+23,5	+25,9	25,19
IX	+16,4	+20,4	+19,3	+16,9	+18,6	+14,4	+18,5	+21,7	+18,4	+17,9	18,25
X	+12,0	+10,1	+5,0	+8,5	+11,0	+6,2	+8,5	+7,1	+11,6	+11,5	9,15
XI	+4,0	+2,3	+5,9	+0,1	+3,2	+5,5	+0,2	+2,9	+3,4	-1,4	2,61
XII	-2,8	-5,5	-4,1	-1,0	-6,2	-1,7	-3,4	+0,6	-5,3	5,4	-2,4

Ежемесячное количество осадков, мм  
(По данным метеорологической станции г. Тамбова)

Год \ Месяц	2008	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016	2017
I	15	10	13	19	32	13	28	37	35	24
II	25	14	10	58	32	14	35	31	19	26
III	10	10	17	20	45	49	22	27	11	14
IV	13	10	14	38	26	15	23	26	12	13
V	21	19	21	28	43	10	35	42	10	13
VI	20	44	14	65	79	20	58	72	40	45
VII	18	18	18	45	51	22	46	54	16	21
VIII	18	13	8	21	46	25	47	44	20	18
IX	10	19	10	13	79	39	44	53	35	60
X	23	22	12	27	20	35	33	46	17	17
XI	18	12	10	12	23	33	37	45	33	44
XII	10	20	17	50	72	21	28	41	14	17
<b>Годовое количество осадков</b>	201	211	164	396	548	296	436	518	262	312

В период проведения исследований погодные условия значительно изменялись по годам и не всегда были благоприятными для развития растений и формирования хорошего урожая пшеницы (таблица 5, 6).

За время исследований отмечены отклонения количества осадков, выпавших в период вегетации, и в целом за год от среднемноголетних значений. Наибольшей влагообеспеченностью в вегетационный период характеризовались 2012, 2014 и 2015 годы.

Экстремально жаркая и сухая погода установилась в летний период 2010 года, когда выпало рекордно низкое количество осадков - в 2,5 раза ниже средних многолетних показателей. В июне отмечено выпадение 14,3 мм осадков, в июле - 18,2, что в 3,2-4 раза ниже обычных показателей. С 1 по 28

августа выпало всего 8 мм осадков при норме 52 мм. Воздушная и почвенная засуха с третьей декады июня и до середины августа сопровождались экстремально высокими температурами воздуха

В течение этого периода дневные температуры воздуха часто приближались к абсолютному максимуму (38,7 °С), а с 28 июля по 5 августа почти ежедневно обновляли его. 2 и 3 августа температура повышалась до рекордных значений в 40,6°С. При этом отмечались среднесуточные температуры на 5-10°С выше многолетних значений, а поверхность почвы нагревалась до 55-60°С.

Озимая пшеница, как и озимая рожь, является основной продовольственной культурой области. По данным Управления сельского хозяйства Тамбовской области, ежегодно эти две культуры занимают не менее 18% всей посевной площади. В таблице 7 приведён перечень сортов озимой пшеницы, допущенных и рекомендованных к возделыванию в V регионе на период 2018 г. [Каталог сортов сельскохозяйственных культур, допущенных к использованию в Центрально-Чернозёмном регионе и по Тамбовской области, 2018]. Озимые культуры меньше страдают в весенне-летний период от засухи и суховеев, дают более высокие урожаи по сравнению с яровыми при условии хорошего развития и благоприятной перезимовки, а благодаря раннему созреванию ослабляют напряжённость в проведении посевных и уборочных работ.

Таблица 7

Районированные сорта озимой мягкой пшеницы на территории ЦЧР  
на период 2018 года

	Название	Год	Регион допуска	Оригинатор	Основные признаки
1	2	3	4	5	6
®	Августа	2006	5,6	Донской зональный НИИСХ	
	Алая заря	2011	5	ФГОУ ВПО Воронежский гос. аграрн. университет им. К.Д.Глинки	ценная

1	2	3	4	5	6
	Альмера	2012	5	Батурин В.Н., Шестопапов И.О., Шестопапова Р.Е.	ценная
®	Антонивка	2010	5	ООО «Элита» Шебекинский район Белгородская область; ЗАО товарищество «Селена», Одесская область	ценная
®	Ариадна	2008	5	ГНУ Белгородский НИИСХ	
	Базальт	1993	5, 7, 8	ГНУ НИИСХ ЦЧП им. Докучаева	ценная
®	Безенчукская 380	1994	3, 4, 5, 7, 9	Самарский НИИСХ им. Н.М. Тулайкова	сильная
®	Белгородская 12	1997	5	Белг. гос. с/х академия	
®	Белгородская 16	2009	5	Белг. гос. с/х академия	ценная
®	Бирюза	2008	5,7	Самарский НИИСХ им. Н.М. Тулайкова; ГНУ Краснодарский НИИСХ им. П.П. Лукьяненко	ценная
®	Богданка	2009	5	ГНУ Белгородский НИИСХ	-
	Волгоградская 84	1989	5, 8	Воронежская опытная станция по мн. травам	сильная
®	Волжская 100	2004	5, 7, 8	ООО научн.-произв. Центр «Селекция»	мягкозёрн.
®	Волжская К	2004	3, 4, 5, 7, 9	ООО научн.-произв. Центр «Селекция»	ценная
®	Гром	2010	5, 6, 8	ГНУ Краснодарский НИИСХ им. П.П. Лукьяненко	ценная
®	Губернатор Дона	2008	5, 6, 8	Донской зональный НИИСХ	ценная
	Донская безостая	1983	5, 6, 8	ВНИИ зерновых к-р им. И.Г. Калиненко	сильная
®	Дон 93	1997	5, 6, 8	ВНИИ зерновых к-р им. И.Г. Калиненко	сильная
®	Донская лира	2011	5, 6, 8	Донской зональный НИИСХ	ценная
®	Донской сюрприз	2003	5, 6, 8	ВНИИ зерновых к-р им. И.Г. Калиненко	сильная
®	Донеко	2010	5, 6, 7, 8, 9	Донской зональный НИИСХ	сильная
®	Донэра	2015	5,6,8	Донской зональный НИИСХ	ценная
®	Ермак	2001	5, 6, 8	ВНИИ зерновых к-р им. И.Г. Калиненко	ценная
	Заря	1978	2, 3, 4, 5	НИИСХ Центральных р-в нечерноз. зоны	сильная
®	Звонница	2009	5	Шестопапов Игорь Олегович, Шестопапова Раиса Егоровна, г. Белгород	ценная
	Инна	1991	2, 3, 5	НИИСХ Центральных р-в нечерноз. зоны	ценная
®	Корочанка	2011	5	ГНУ Белгородский НИИСХ	ценная
®	Косовыця	2011	5	ООО «Элита» Шебекинский район Белгородская область	ценная
®	Крастал	2009	5	ГНУ НИИСХ ЦЧП им. Докучаева, ГНУ Краснодарский НИИСХ им. П.П. Лукьяненко	-
	Крыжинка	2012	5	Мироновский институт пшеницы им. В.Н. Ремесло, Украина	ценная

1	2	3	4	5	6
®	Латынивка	2010	5	ООО «Элита» Шебекинский р-н, Белгородская область; ЗА товарищество «Селена», Одесская область	ценная
	Лист 25	2015	5,6	ООО «Луганский институт селекции и технологии»	ценная
®	Льговская 4	2011	5	ОНО Льговская опытно-селекционная станция	ценная
®	Льговская 8	2013	3,5	ОНО Льговская опытно-селекционная станция	ценная
®	Майская юбилейная	2014	5	ФГОУ ВПО Белгородская гос. с.-х. академия	ценная
®	Мироновская 100	2011	5	ООО «Элита» Шебекинский р-н Белгородская область; Мироновский институт пшеницы им. В.Н. Ремесло, Украина, Киевская область	ценная
®	Мироновская 808	1963	2-5, 7-10	Петровская селекционно-опытная станция	сильная
®	Московская 39	1999	2-5, 7, 9	НИИСХ Центральных р-в нечерноз. зоны	сильная
®	Московская 40	2011	3, 5	НИИСХ Центральных р-в нечерноз. зоны	сильная
®	Московская 56	2008	3, 4, 5	НИИСХ Центральных р-в нечерноз. зоны	сильная
	Московская 70	1991	5	НИИСХ Центральных р-в нечерноз. зоны	ценная
	Одесская 267	2001	5	Белгородский НИИСХ	ценная
®	Одесская 200	2006	5, 6	ГНУ Ставропольский НИИСХ	ценная
®	Северодонецкая юбилейная	2003	5, 6, 7, 8	Северодонецкая гос. с/х опытная станция	сильная
®	Синтетик	2008	5	Белгородский НИИСХ	
®	Скипетр	2009	2-7, 10	Полетаев Г.М.	ценная
®	Слобода	2014	5	Шестопалов И.О.	ценная
	Снигурка	2013	5	Институт физиологии растений и генетики НАН Украины	ценная
®	Сурава	2009	5	Шестопалов И.О., Шестопалова Р.Е.	
	Устивица	2015	5	ООО «Сатива», г. Белгород	
®	Чернозёмка 88	2003	5	ГНУ НИИСХ ЦЧП им. Докучаева	ценная
®	Чернозёмка 115	2011	5, 7	ГНУ НИИСХ ЦЧП им. Докучаева, ГНУ Краснодарский НИИСХ им. П.П. Лукьяненко	ценная
	Эпоха Одэська	2012	5	ООО «Элита» Шебекинский р-он Белгородская область	ценная

Сев озимых культур, по средним многолетним данным, приходится на вторую и третью декады августа. Оптимальный срок сева приходится на

начало третьей декады августа, когда в 90-95% лет тепла бывает достаточно, чтобы озимые хорошо раскустились (4-6 побегов) [Коновалов, 2000].

Массовые всходы озимых обычно бывают через 10 дней после посева. Кущение озимых при оптимальных сроках сева начинается в середине сентября. Прекращение вегетации озимых культур происходит в третьей декаде октября с переходом температуры воздуха через 5°C., возобновление вегетации озимых культур - во второй декаде апреля. Репродуктивный период, характеризующийся выходом в трубку растений, наступает в конце первой - начале второй декады мая. Для озимых период от выхода в трубку до колошения является критическим по отношению к влаге, так как в это время интенсивно нарастает растительная масса, формируется колос и цветок. По данным Н.Д. Коновалова [2000], в этот период запасы влаги в метровом слое суглинистых чернозёмов хорошие и составляют 95-155 мм. Молочная спелость озимых наступает в конце июня - начале июля, восковая спелость - через две недели после молочной. Как пишет Николай Дмитриевич Коновалов [2000], оптимальные условия влагообеспеченности в период от молочной до восковой спелости складываются при запасах влаги в метровом слое почвы около 80 мм. Повышенные запасы влаги вызывают полегание растений и развитие болезней и вредителей. Очень низкие запасы влаги (ниже 25 мм) могут вызвать запал и щуплость зерна.

Уборка озимых производится в конце июля - начале августа при вполне благоприятных условиях.

Таким образом, погодные условия являются благоприятными для формирования урожая озимых на большей части территории. В малоснежные зимы для защиты озимых от вымерзания и накопления влаги в почве необходимо проводить снегозадержание. Важное значение имеют также мероприятия, направленные на сохранение влаги в почве.

По данным Управления сельского хозяйства Тамбовской области, ранние яровые зерновые культуры занимают около 29% общей посевной площади. Это преимущественно яровая пшеница, яровой ячмень и овёс. В таблице 8

приведён перечень сортов яровой пшеницы, допущенных и рекомендованных к возделыванию в V регионе на период 2018 г. [Каталог сортов сельскохозяйственных культур, допущенных к использованию в Центрально-Чернозёмном регионе и по Тамбовской области, 2018].

Таблица 8

Районированные сорта яровой пшеницы на территории ЦЧР  
на период 2018 года

	Название	Год	Регион допуска	Оригинатор	Основные признаки
1	2	3	4	5	6
Пшеница мягкая яровая					
®	Воронежская 12	1998	5, 6, 9	ГНУ НИИСХ ЦЧП им. Докучаева	ценная
	Гранни	2009	5	Saatbau Linz, Austria	
	Дарья	2006	2, 3, 5	РРНИУП «Институт землед. и селекции НАН Беларуси»	ценная
®	Йолдыз	2015	4,5,7	ГНУ Татарский НИИСХ, Респ. Татарстан, г. Казань	
®	КВС Аквилон	2013	5	ГНУ НИИСХ ЦЧП им. Докучаева	ценная
	КВС Торридон	2015	3,5	KWS UK LTD, Church Srteet 56 <sup>th</sup> Riplow Nr Royston Herts SG87 Re. UK.	
	Крестьянка	1992	5	ГНУ НИИСХ ЦЧП им. Докучаева	сильная
®	Курьер	2012	5, 6	ГНУ НИИСХ ЦЧП им. Докучаева, ГНУ Алтайский НИИСХ	
®	Курская 2038	1997	4, 5	ГНУ НИИСХ ЦЧП им. Докучаева	ценная
	Прохоровка	1996	4-9	Ершовская опытно-сел. станция орош. землед.	ценная
®	Симбирцит	2007	4, 5, 7, 9	ГНУ Ульяновский НИИСХ	
®	Тризо	2004	2, 3, 5	Германия	ценная
®	Тулайковская 10	2004	3, 4, 5, 7, 9	ГНУ Самарский НИИСХ им. Н.М. Тулайкова	сильная
®	Фаворит	2007	5, 7, 8, 9	ГНУ НИИСХ Юго-Востока	ценная
®	Черноземноуральская 2	2013	5	ГНУ НИИСХ ЦЧП им. Докучаева, ЗАО «Кургансемена»	сильная
®	Экада 109	2013	4, 5, 7, 9	ГНУ Татарский НИИСХ, ГНУ Самарский НИИСХ им. Н.М. Тулайкова, ГНУ Ульяновский НИИСХ, ГНУ Пензенский НИИСХ, ГНУ Башкирский НИИСХ	ценная

1	2	3	4	5	6
Пшеница твёрдая яровая					
®	Безенчукская 182	1993	4, 5, 7, 8, 9, 12	ГНУ Самарский НИИСХ им. Н.М. Тулайкова	
	Воронежская 7	1993	5	ГНУ НИИСХ ЦЧП им. Докучаева	
®	Донская элегия	2009	5, 6, 7, 8, 9	ГНУ Донской зональный НИИСХ	
	Краснокутка 10	1993	4, 5, 8	Краснокутская селекционно- опытная станция	

По литературным данным, оптимальный срок сева яровой пшеницы по средним многолетним данным приходится на начало третьей декады апреля, после просыхания почвы до мягкопластичного состояния [Коновалов, 2000]. Фактические средние многолетние сроки сева приходятся на конец апреля - начало мая, то есть позже оптимальных сроков на 5-10 дней.

Массовые всходы яровой пшеницы появляются при оптимальном сроке сева через 10-15 дней, то есть в первой декаде мая. В тёплые вёсна всходы могут появиться через 8-10 дней, а в холодные - через 20-25 дней.

Во второй декаде мая, в фазу третьего листа, происходит укоренение растений, а в третьей декаде мая яровая пшеница начинает куститься. Кущение находится в большой зависимости от увлажнения почвы. Так, при недостаточном увлажнении почвы (< 20 мм) образование боковых побегов может не наблюдаться.

Выходят в трубку разные сорта яровой пшеницы в среднем в начале июня. В период от выхода в трубку до цветения растения испытывают наибольшую потребность во влаге и получают её из слоя почвы более одного метра.

Колошение яровой пшеницы наступает в конце второй - начале третьей декады июня. Однако, как показывает опыт, в годы с повышенным температурным режимом колошение может наступить на декаду раньше.

Завершающим этапом в развитии яровой пшеницы является период налива зерна. В это время потребность растений во влаге значительно уменьшается, но увеличиваются требования растений к теплу.

Молочная спелость яровой пшеницы наступает в конце первой - начале второй декады июля. Восковая спелость ранних яровых - через 12-14 дней после молочной. Полная спелость яровых - в конце июля - начале августа. Как правило, метеорологические условия во время уборки вполне благоприятны.

Таким образом, условия произрастания яровой пшеницы на территории области вполне благоприятны, однако в отдельные годы условия вегетации бывают напряжёнными из-за недостаточной влагообеспеченности, что требует применения агротехнических приёмов, направленных на накопление и сохранение влаги в почве. Посев яровой пшеницы в оптимальные сроки также является важным резервом повышения урожайности.

## 2.2 МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Материалом для исследования служили:

- 1) сортообразцы из коллекций районированных и допущенных к возделыванию на территории ЦЧР сортов пшеницы, международного питомника (СИММУТ), национальных питомников США, Бразилии, Эфиопии, России и др., регионального питомника лаборатории иммунитета Среднерусский филиал ФГБНУ «Федеральный научный центр им. И.В. Мичурина»;
- 2) гибриды яровой пшеницы первого, второго и последующих поколений;
- 3) инбредные линии яровой пшеницы.

Объектом исследований были моноспоровые изоляты септориоза, бурой ржавчины, изоляты пыльной и твёрдой головни, выделенные с поражённых растений сортов яровой и озимой пшеницы, которые внесены в Государственный реестр селекционных достижений и допущены к использованию в Центрально-Чернозёмном районе (5 регион районирования).

Сбор поражённых образцов пшеницы осуществляли во время маршрутных обследований посевов зерновых в пяти областях ЦЧР: Липецкой, Тамбовской, Курской, Воронежской и Белгородской. Планировали маршрут заранее так, чтобы вся территория была равномерно обследована. Инфекционный материал собирали на производственных посевах и на посевах селекционных учреждений в соответствии с методическими рекомендациями [Методика учёта и прогноза развития вредителей и болезней полевых культур в Центрально-Чернозёмной полосе, под редакцией Лахидова, 1976; Санин, 2002].

В маршрутную карту обязательно входили такие научные учреждения, как ФГБНУ Воронежский научно-исследовательский институт сельского хозяйства имени В.В. Докучаева, Калачеевский ГСУ, Острогожский КГСУ, Госсортучастки Воронежской области, станция защиты растений в

Воронежской области, станция защиты растений в Курской области, Обояньский, Щигровский Госсортучастки Курской области, ФГБНУ Белгородский научно-исследовательский институт сельского хозяйства, Октябрьский ГСУ, Губкинский ГСУ Белгородской области, Госсортучасток Липецкой области, ФГБНУ Тамбовский научно-исследовательский институт сельского хозяйства, Рассказовский и Авдеевский Госсортучастки Тамбовской области.

Микологические опыты проводили в специально оборудованных помещениях. Для освещения применяли люминесцентные лампы ЛБ-8 и эритемные лампы ЛЭ-30. В качестве питательного субстрата для выделения гриба *Septoria tritici* и изучения культурально-морфологических признаков колоний использовали картофельно-глюкозный агар (КГА). Посев гриба на питательную среду осуществляли в стерильном боксе. Полевые исследования осуществляли в инфекционных, гибридных и контрольных питомниках на опытном поле.

Статистическую обработку данных проводили методами  $\chi$ -квадрат, долевым и дисперсионным методами с использованием компьютерной программы «STATISTICA».

### 2.2.1 Изучение видового состава возбудителей септориоза

Изучение видового состава и внутривидовой структуры популяции возбудителей септориоза на территории ЦЧР начинали с обследования посевов пшеницы. Для получения объективной картины распространения болезни маршруты обследований располагали равномерно по площади поля. В изучение включали не менее 10% полей, типичных для ЦЧР по местоположению, плодородию, агротехнике, высеваемым сортам. В ходе обследований проводили диагностику заболевания по внешним признакам проявления и отбирали образцы поражённых растений. С исследуемого поля собирали не менее 30 образцов (поражённых листьев, колосьев) с типичными признаками болезни. Собранный материал гербаризировали, складывали в

пакеты, снабжали этикеткой с указанием места, даты сбора, фазы развития, сорта и сохраняли в холодильнике для последующего анализа в лабораторных условиях [Санин, 2002].

Для определения видового состава собранные образцы микроскопировали. Небольшой кусочек (5×5 мм) поражённой ткани с плодовыми телами помещали на предметное стекло в каплю воды, накрывали покровным стеклом и просматривали при малом увеличении микроскопа. Через некоторое время наблюдали выход пикноспор (рисунок 14). По форме и размеру выделившихся спор определяли вид возбудителя [Пидопличко, 1978]. Анализировали не менее 50 проб с каждого образца.

На основании полученных данных устанавливали частоту встречаемости отдельных видов септориоза по формуле:

$$N = A/B \times 100 (\%),$$

где N - частота встречаемости вида, %;

A - число случаев, в которых отмечен данный вид септориоза;

B - общее число случаев, в которых встречался как данный вид, так и другие.

### 2.2.2 Изучение внутривидовой структуры возбудителя *S. tritici*

После идентификации видов септориоза проводили изучение внутривидовой дифференциации наиболее распространённого в условиях ЦЧР патогена *S. tritici* по разработанным ранее методикам [Санина, 1991; Зеленева и др., 2011; Плахотник и др. 2013]. Выделение изолятов в чистую культуру осуществляли в стерильном боксе. Изучение развития возбудителей септориоза проводили на агаризованной среде картофельно-глюкозного состава [Санина, Анциферова, 1991].\*

---

\* Картофель – 200 г.

Глюкоза – 20 г.

Агар – 20 г.

Дистиллированная вода – 1000 мл.

Промытый и очищенный картофель нарезают тонкими ломтиками, кипятят в 1 л воды в течение 45 минут, фильтруют, добавляют глюкозу и агар. Стерилизуют при 1 атм в течение 30 мин.

Моноспоровые изоляты *S. tritici* выделяли методом «штрихов». Осматривая гербарный материал, вырезали кусочки ткани с типичными поражениями. Отобранные кусочки промывали водопроводной водой, затем многократно в стерильной воде и подсушивали фильтровальной бумагой. Поверхностно стерилизовали путем погружения в 50%-ный спирт на 20 секунд, после чего промывали в стерильной воде. С помощью микроскопа или лупы на поражённой ткани находили участок с пикнидами, препаровальной иглой извлекали одну пикниду, помещали на предметное стекло в каплю стерильной воды и через некоторое время, после того как из неё выделялись споры, полученную споровую суспензию с помощью бактериологической петли высевали штрихом на питательную среду. Через 7-8 суток единичные колонии, произошедшие из одной конидии, пересеивали в отдельные чашки Петри и помещали в термостат при  $t = +20 - +24^{\circ}\text{C}$ . [Санина, Анциферова, 1989].

За культурами вели наблюдения, отмечая изменение роста и начало спороношения. Оценку по культурально-морфологическим признакам проводили на 30 день, отмечали размер, характер строения, окраску колоний и интенсивность споруляции гриба.

Скорость роста на питательной среде определяли по диаметру 30-дневной колонии. Различают три группы изолятов: медленнорастущие, среднерастущие и быстрорастущие (таблица 9).

Таблица 9

Характеристика изолятов *S. tritici* по скорости роста колоний

[Санина, Анциферова, 1989]

Группы изолятов	Диаметр, мм на 30 сутки
1 - медленнорастущие	< 10
2 - среднерастущие	10-15
3 - быстрорастущие	> 15

По внешнему виду и характеру строения колоний изоляты *S. tritici* делили на три типа: дрожжеподобный (I), смешанный (II) и мицелиальный (III) [Санина, Анциферова, 1991] (таблица 10).

Интенсивность споруляции в культуре определяли на 30 день, согласно разработанной методике Г.В. Пыжиковой и соавторов [Пыжикова и др., 1988]. Брали пробу участка колонии пробочным сверлом №1 (диаметр 0,7 см) и помещали в химические стаканы, заливая точно измеренным количеством воды.

Таблица 10

Морфологические типы колоний изолятов *S. tritici*, выращенных на КГА  
[Санина, Анциферова, 1989]

Тип колонии	Характеристика фенотипа
I Дрожжеподобный	1а - розовые, грязно-розовые, иногда с чёрным цветом; поверхность гофрированная
	2б - чёрные гофрированные
	3в - чёрные с розовой каймой
II Смешанный или стромоподобный	4а - тёмные; центр дрожжеподобный тёмный; край мицелиальный
	5б - центр дрожжеподобный, розовый, грязно-розовый; край мицелиальный
	6в - серые; центр дрожжеподобный, грязно-розовый
	7г - центр мицелиальный; край гофрированный, чёрный
	8д - центр мицелиальный; край гофрированный, жёлтый
III Мицелиальный	9а - белые до серого
	10б - чёрные

Пробы настаивали в воде в течение часа, затем интенсивно перемешивали. В образовавшейся суспензии определяли количество спор с помощью камеры Горяева, затем пересчитывали количество спор в пробе по формуле [Пыжикова и др., 1988]:

$$A = M \times 2500 \times V \times 100/n \times 38,5$$

где А - число спор;

М-подсчитанное количество спор в 100 больших квадратах камеры Горяева;

n - число выбоек;

38,5 - площадь сверла;

2500 и 100 - вспомогательные величины для пересчёта количества спор на 1 см<sup>2</sup> площади колоний;

V - объём воды, залитой в сосуд, мл.

По интенсивности споруляции на питательной среде изоляты *S. tritici* раздели на три группы (таблица 11).

Таблица 11

Характеристика изолятов *S. tritici* по спорулирующей способности *in vivo*

[Пыжикова и др., 1988]

Группы изолятов	Споруляция, млн спор/см <sup>2</sup>
1 - слабоспорулирующая	< 10
2 - среднеспорулирующая	10-50
3 - высокоспорулирующая	> 50

Изоляты, обладающие стабильностью и высокой споруляцией, отбирали для дальнейших исследований, отсевая их в пробирки на скошенный агар. Пробирки в течение 7-10 суток держали в термостате при t = 22°C, после чего помещали в холодильник (+4 °C) на хранение.

### 2.2.3 Изучение вирулентности вида *S. tritici*

Вирулентность септориоза определяли в лабораторных условиях, используя метод оценки на изолированных листьях пшеницы, согласно разработанным ранее методикам [Пыжикова, Карасева, 1985; Санина, Анциферова, 1991; Судникова и др., 2011; Зеленева, Судникова, 2012]. Данный метод позволяет дать оценку типов реакции сортов пшеницы на заражение определённым изолятом патогена и таким образом сравнить реакцию различных сортов при воздействии одного изолята септориоза.

Оценку вирулентности изолятов определяли на сортах, любезно предоставленных сотрудниками ВНИИФ: Oasis (*Stb1*), Veranopolis (*Stb2*),

Israel (*Stb3*), Tadinia (*Stb4*), CS/Synthetic (*Stb5*), Estanzuela Federal (*Stb 7*) - с известными генами устойчивости.

В изучение вирулентных свойств популяции включали изоляты дрожжеподобного типа, обладающие максимальной спорулирующей способностью колоний в условиях *in vitro*, выделенных с сортов пшеницы, возделываемых на территории ЦЧР. Критериями оценки вирулентности считали тип реакции тест-сортов.

Растения выращивали в пластиковых вазонах ёмкостью 20 см<sup>3</sup> по 10 семян одного сорта в трехкратной повторности. Для заражения использовали первый, полностью развернувшийся лист. Из верхней части листа вырезали участки длиной 3,5-4 см. В кювету раскладывали фильтровальную бумагу (2-3 слоя), смоченную 0,004% водным раствором бензимидазола. Затем на бумаге располагали отрезки листьев по 10-15 штук в каждом ряду. На отрезки листьев, закреплённые валиками ваты, смоченные тем же раствором бензимидазола, при помощи микропипетки 0,03 мл наносили точно дозированное количество инокулюма 1 мл суспензии на один лист концентрацией 10<sup>7</sup> спор/мл и плотно закрывали стеклом. Испытания проводили в трёхкратной повторности. После инокуляции кювету в течение суток выдерживали в темноте, а затем помещали в светоустановку под люминесцентный свет интенсивностью 8-10 кПк, при 20-22°C и фотопериодом - 16 ч - день, 8 часов - ночь. Описание симптомов проводили на 10-14-е сутки. Оценку типов реакции сортов на заражение проводили по следующей шкале [Пыжикова, Карасева, 1985]:

- 0 - симптомов нет;
- 1 - мелкие тёмные точечные некрозы (1-2 мм);
- 2 - тёмно-бурые разрастающиеся, чётко ограниченные пятна без хлороза; ткань листа остаётся зелёной;
- 3 - светло-бурые или бурые разрастающиеся пятна, окружённые хлорозом;

4 - светло-бурые, быстро разрастающиеся пятна без чёткой ограниченности (наблюдается образование пикнид).

Изоляты, поразившие растения на 3-4 балла, относили к вирулентным, на 0-2 балла - к авирулентным.

Для обозначения фенотипов вирулентности возбудителя болезни использовали октальную систему. Сорто-дифференциаторы были поделены на две группы по три, и каждому сорту в группе присваивали бинарный номер от  $2^0$  до  $2^2$ . При определении номера фенотипа вирулентности полученные значения суммировали и суммы записывали в порядке очерёдности группы.

#### 2.2.4 Сбор образцов популяции бурой ржавчины и хранение спор

Исследования проводили по разработанным ранее и общепринятым методикам: ВНИИФ [1989], Л.А. Михайловой, К.В. Квитко [1970], Л.А. Михайловой [2006]. Образцы популяций были представлены спорами, собранными нами в пробирку с поражённых листьев в поле, и спорами на засушенных, поражённых ржавчиной листьях. Сборы спорового материала проводили в сухую погоду для предотвращения их прорастания.

Для полного выявления состава популяций образцы собирали с разных мест поля. Сборы проводили как с наиболее восприимчивых сортов, не обладающих эффективными генами устойчивости, так и сортов, обладающих устойчивостью к патогену. Это позволяет предотвратить искажение фенотипического состава популяций вследствие селективного отбора на растениях пшеницы.

Для иммунологической оценки сортов пшеницы в поле применяли синтетическую популяцию патогена, содержащую все выявленные нами аллели вирулентности.

Во избежание селективного отбора в лабораторных условиях образцы популяций не подвергали пересевам. В случае, если возникает такая

необходимость, для возобновления популяции использовали наиболее чувствительный, универсально восприимчивый сорт пшеницы Базальт.

Образцы популяций хранили в эксикаторе с перекристаллизованным хлоридом кальция ( $\text{CaCl}_2$ ) или силикагелем для снижения влажности воздуха при температуре  $+2 - +4^\circ\text{C}$ . Для длительного хранения споры можно держать в жидком азоте в контейнерах из алюминиевой фольги или в запаянных ампулах, заполненных газообразным азотом.

#### 2.2.5 Методы культивирования *P. triticina* в лабораторных условиях

Нами был использован оранжерейный метод исследования. Для заражения брали пророщенные в вазонах растения пшеницы в фазу 1-2 листа [Методы размножения, консервации и хранения уредоспор ржавчинных грибов, 1990; Михайлова и др., 2000; Михайлова и др., 2003]. Выделение и размножение монопустульных изолятов *P. triticina* осуществляли на универсально восприимчивом сорте озимой пшеницы Базальт. Для выделения монопустульных изолятов с растений снимали восковой налёт, пропуская лист между двумя влажными пальцами, и обрабатывали суспензией с низкой концентрацией урениоспор. Затем растения опрыскивали водой из пульверизатора и помещали во влажную камеру на 18-20 часов при температуре  $16-18^\circ\text{C}$ , после чего их переносили в боксы на стеллажи в световой комнате. При проявлении первых признаков инфекции проводили выборку растений, на листьях которых имелось только одно хлоротичное пятно. Растения изолировались стеклянными колпаками от фонаря «летучая мышь». Колпак сверху накрывали марлей, сложенной в два слоя. За каждым монопустульным изолятом закрепляли этикетку с указанием номера образца и номера монопустульного изолята данной культуры.

Размножение монопустульных культур проводили, подготовив растения вышеописанным способом. Инфицированные листья пшеницы освобождались от изоляционного колпака, споры собирались на часовое стекло, добавляли несколько капель воды, перемешивали и приготовленной

суспензией обрабатывали растения восприимчивого сорта Базальт. После выдерживания во влажной камере растения помещались в боксы световой комнаты, и на шестой-седьмой день собирали урениоспоры с растений, стряхивая их в пробирку. Сбор инфекционного материала проводили ежедневно утром до полива. Повторно размножали, если материала оказывалось недостаточно.

#### 2.2.6 Определение фенотипа клонов по признакам вирулентности

Для определения фенотипа вирулентности осуществляли инокуляцию тестеров вирулентности, которыми могут служить сорта с разными генами устойчивости. Наиболее информативны данные анализа популяций, полученные с использованием изогенных линий пшеницы, содержащих по одному гену устойчивости (таблица 12).

Изогенные линии и сорта, используемые при тестировании  
вирулентности клонов *Puccinia triticina* Erikss

[McIntosh et al., 1998]

<i>Lr</i> - ген	Генетическое происхождение линий	Локализация гена в хромосоме	Степень variability экспрессии <i>Lr</i> -генов в зависимости от температуры	Источник гена
1	2	3	4	5
<i>Lr1</i>	Centenario/6*Thatcher, R.L.6003; Malakoff/6* Prelude, RL.6028; Wichita* 4/Malakof	5DL	Низкая	<i>T. aestivum</i>
<i>Lr2a</i> (= <i>Lr2</i> )	Webster/6*Thatcher, R.L.6016; Prelude*6/Webster, R.L.6018; Wichita*4/Webster	2DS	Средняя, более эффективен при высоких температурах	<i>T. aestivum</i>
<i>Lr2b</i> (= <i>Lr2</i> <sup>2</sup> )	Thatcher*6/Carina, R.L.6019; Prelude*6/Carina, RL.6021; Red Bobs*6/Carina, RL.6020	2DS	Средняя	<i>T. aestivum</i>
<i>Lr2c</i> (= <i>Lr2</i> <sup>3</sup> )	Thatcher*4/Brevit, R.L.6022; Prelude*5/Brevit, R.L.6024; Red Bobs*6/Brevit, R.L.6023. Thatcher*6/Loros, R.L.6025; Prelude*6/Loros, R.L.6027; Red Bobs*6/Loros, RL.6026. Wichita*4/Loros	2DS	Средняя	<i>T. aestivum</i>
<i>Lr3bg</i>	Bage/8*Thatcher R.L.6042	6B	Низкая	<i>T. aestivum</i>
<i>Lr3ka</i>	Klein Anniversario/6*Thatcher, R.L.6007; Klein Anniversario/6*Prelude, RL.6030	6B	Низкая	<i>T. aestivum</i>
<i>Lr9</i>	Thatcher*6/Transfer, R.L.6010; Wichita*4/Transfer. <i>Lr9</i> перенесен от <i>Aegilops umbellulata</i> в геном <i>Chinese Spring</i> (Transfer)	6BL	Низкая	<i>T. umbellulata</i>
<i>Lr10</i> (= <i>LrL</i> )	Exchange/6*Thatcher, R.L.6004; Gabo6*/Thatcher, R.L.6143; Lee/6*Prelude, R.L.6031; Selkirk/6*Thatcher, RL.6145; Timstein/6*Thatcher, RL.6146; Cs*5/Timstein 1A; CS*6/Kenya Farmer 1A	1A	Средняя	<i>T. aestivum</i>

1	2	3	4	5
<i>Lr11</i>	Thatcher*6/El Gaucho, R.L.6048, Thatcher*6/Hussar, R.L.6053; Wichita*6/Hussar, KS7110704	2A	Высокая, более эффективен при низких температурах	<i>T. aestivum</i>
<i>Lr12</i>	Exchange/6*Thatcher, R.L.6011 (ген устойчивости взрослых растений).	4B	Низкая	<i>T. aestivum</i>
<i>Lr13</i>	Thatcher*7/Frontana, R.L.4031; Red Bobs*6/Manitou, R.L.6067 (ген устойчивости взрослых растений, возможно проявление на ранних фазах роста растений).	2BS	Высокая	<i>T. aestivum</i>
<i>Lr14a</i>	Selkirk/6*Thatcher, R.L.6013; ChineseSpring*6/Hope7B	7BL	Высокая, более эффективен при температуре ниже 20°C	<i>T. aestivum</i>
<i>Lr14b</i>	Maria Escobar/*6Thatcher, R.L.6006; Thatcher*6/Rafaela, R.L.6056. Рекомбинантная линия Selkirk/6*Thatcher//Maria Escobar/6*Thatcher, R.L.6039	-	Менее эффективен при повышенных температурах	<i>T. aestivum</i>
<i>Lr15</i>	Thatcher*6/Kenya W1483, R.L.6052	2DS	Низкая	<i>T. aestivum</i>
<i>Lr16</i> (= <i>LrE</i> )	Exchange/6*Thatcher, R.L.6005	4B	Низкая, при высоких температурах более эффективен	<i>T. aestivum</i>
<i>Lr17</i>	Klein Lucero/6*Prelude, R.L.6041; Klein Lucero*6/Thatcher, R.L. 6008; Thatcher*6/EAP26127, R.L.6055, Thatcher*6/Rafaela, R.L.6054	2AS	Низкая, при высоких температурах более эффективен	<i>T. aestivum</i>
<i>Lr18</i>	South Africa 43/7*Thatcher, Thatcher*6/Sabikei 12, R.L.6090	5BL	Высокая, при повышении температуры эффективность снижается	<i>T. timopheevii.</i>
<i>Lr19</i>	Agatha C.I.14048	7DL	Низкая	<i>Thinopyrum ponticum</i> (10x), <i>Th.distihum</i>
<i>Lr20</i>	Thatcher*6/Timmo, R.L.6092, Federation* 3/Kenya W744, Chinese Spring*5/Axminster 7A	7AL	Эффективен при низких температурах, при 30,5° C полностью не эффективен	<i>T. aestivum</i>

1	2	3	4	5
<i>Lr21</i>	Thatcher*6/R.L.5406 (Tetra Canthatch/ <i>Triticum tauschii</i> var. <i>meyeri</i> R.L.5289), R.L.6043	1D	Низкая	<i>T. tauschii</i> var. <i>meyeri</i>
<i>Lr22a</i> (= <i>Lr22</i> )	Thatcher*6/R.L.5404, R.L.6044 (ген устойчивости взрослых растений)	2DS	Низкая	<i>T. tauschii</i> var. <i>strangulata</i> R.L.5271
<i>Lr23</i> (= <i>LrG</i> )	Lee FL310/6*Thatcher, R.L.6012, Chinese Spring*7/Kenya Farmer 2B, CS*6/Timstein 2B	2BS	Высокая, более эффективен при температуре выше 20° С	<i>T. turgidum</i>
<i>Lr24</i> (= <i>LrAg</i> )	Thatcher*6/Agent, R.L.6064	3DL или 3BL	Средняя	<i>Th. ponticum</i>
<i>Lr25</i>	Thatcher*7/Transec, R.L.6084	4BS	Низкая	<i>Secale cereale</i>
<i>Lr26</i>	Thatcher*6/ST1.25, R.L.6078, Federation*4/Kavkaz	1B (1BL.1RS) или 1R(1B)	Низкая	<i>Secale cereal</i>
<i>Lr27+31</i> (= <i>LrT</i> )	CS*6/Hope 3B, CS*7/Ciano 67 3B, CS*7/Ciano 67 5B	3BS, комплемент арный ген <i>Lr31</i> встречается в 4BS	Умеренная. При высоких температурах хлороз, связанный с Sr2, может затемнить низкий тип инфекции.	<i>T. aestivum</i>
<i>Lr28</i>	CS 2A/2M 4/2(C77.2); CS 2D/2M 3/8(C77.1) Thatcher*6/C77.1 R.L.6079	4AL	Низкая	<i>T. speltoides</i>
<i>Lr29</i>	CS 7D/Ag#11, Thatcher*6//CS 7D/Ag#11, R.L.6080	7DS	Низкая	<i>Th. ponticum</i>
<i>Lr32</i>	Thatcher*7//R.L.5497-1/Marquis-K, R.L.6086	3D	Низкая	<i>T. tauschii</i> R.L.5497-1
<i>Lr34</i> (= <i>LrT2</i> )	Линия 897 (Thatcher*6/Terenzio); Линия 20 (Thatcher*6/Lageadinho); Thatcher*6/P.I.58548, R.L.6058 (ген устойчивости взрослых растений)	7D	При низких температурах более эффективен	<i>T. aestivum</i>
<i>Lr36</i>	Линия 2-9-2=Neerawa*5/ <i>Triticum speltoides</i> 2-9	6BS	Неизвестно	<i>T. speltoides</i>
<i>Lr37</i>	Thatcher*8/VPM1, R.L.6081 (ген устойчивости взрослых растений, возможно проявление в фазе проростков)	2AS	При низких температурах более эффективен	<i>T. ventricosum</i>

Окончание таблицы 12				
1	2	3	4	5
<i>Lr38</i>	Транслокация в хромосомах: -1DL (Т 1DS.1DL-7Ai#2L): T25; -2AL (Т 2AS.2AL-7Ai#2L): W49;T33; -3DS (Т 7Ai#2L-3DS.3DL): T4; -5AS (Т 7Ai#2L-5AS.5AL): T24. -6DL (Т 6DS.6DL-7Ai#2L): T7.	1DL, 2AL, 3DS, 5AS, 6DL	Низкая	<i>Th. intermedium</i>
<i>Lr39</i>	Имеется в линии KS86WGRC02	1DS	-	<i>T. tauschii</i>
<i>Lr40</i> (удалён из списка, аналог <i>Lr21</i> )	Имеется в линии KS89WGRC07	1D	Низкая	<i>T. tauschii</i>
<i>Lr41</i> (= <i>Lr39</i> , но линии разные)	Имеется в генотипе линии KS90WGRC10=P.I.549278=TAM но линии 107*3/ <i>T. tauschii</i> TA2460	1D	-	<i>T. tauschii</i>
<i>Lr43</i> (удалён из списка)	Имеется в линии KS91WGRC16=Triumph 64/3/KS8010- 71/TA2470//TAM200	-	-	<i>T. tauschii</i>

Самая широко распространённая в фитопатологической практике серия линий сорта Thatcher.

Для идентификации каждого выделенного изолята гриба высевали одновременно сорта и линии стандартного набора. Инфицирование растений проводили обычным способом суспензией со средней концентрацией урениниоспор. На 10-12 день проводили оценку типов реакции моногенных линий в баллах (шкала Мейнса и Джексона) (таблица 9).

Сорта, показавшие типы реакции 0, 0;, 1, 2 балла, считали устойчивыми к данному изоляту, а гены этих сортов - эффективными. Сорта с типом реакции 3, 4 балла считали восприимчивыми, а гены - неэффективными. Зная реакцию сортов, составляли формулу вирулентности, где в числителе указывали эффективные гены хозяина, а в знаменателе - неэффективные.

2.2.7 Оценка устойчивости сортообразцов и гибридов пшеницы к бурой ржавчине в полевых условиях

Для иммунологической оценки в полевых условиях сорта и гибриды высевали на инфекционном участке, размещённом в соответствии с требованиями Госкомиссии по сортоиспытанию сельскохозяйственных культур. Для достоверности полученных данных проводили не менее трёх лет полевых испытаний.

Участок, предназначенный для инфекционного питомника, находился на расстоянии не менее 150 м от других посевов зерновых культур с подветренной стороны в низких, защищённых лесополосами местах. Посев проводили на делянках площадью 0,5-1 м<sup>2</sup> под каждый образец. Контролем служил восприимчивый сорт пшеницы - Прохоровка и Мироновская 808, высеваемый через каждые 20 номеров. Посев, ручной или тракторный, осуществлялся малогабаритной сеялкой. Далее соблюдалась принятая для данной зоны агротехника.

Искусственное заражение растений возбудителем бурой ржавчины в полевых условиях проводили весной при помощи распыления споровой массы, смешанной с тальком в соотношении 1:100. Смесь готовили перед инокуляцией. Инфекционную нагрузку устанавливали из расчёта 10 мг на м<sup>2</sup> посева всхожих уредоспор бурой ржавчины пшеницы.

Инокулировали растения в безветренную погоду в конце дня в начале выпадения росы или после дождя.

Инокулюм был представлен максимально разнообразным сочетанием генотипов в популяции гриба, характерной для данной территории. Оценка сортообразцов пшеницы проводилась в динамике на протяжении всех фаз вегетации.

Классификацию сортов на устойчивость проводили по характеру проявления качественной реакции растений на внедрение патогена, пользуясь модернизированной шкалой Майнса и Джексона [Mains, Jackson,

1926] и интенсивности поражения - Петерсона и др. [Peterson, 1948] (таблицы 13, 14).

Таблица 13

Шкала для оценки типов реакции пшеницы на инокуляцию  
возбудителем бурой ржавчины  
[Peterson, 1948; McIntosh, 1995]

Типы реакции	Симптомы
0 - иммунность	отсутствие видимых симптомов
0; - высокая устойчивость	некротические вещества
1 - устойчивость	мелкие урединии, окруженные некрозом
2 - средняя устойчивость	небольшие или средние урединии, окружённые некрозом или хлорозом
3 - средняя устойчивость, средняя восприимчивость	средние урединии с хлорозом или без него
4 - восприимчивость	крупные урединии без хлороза
X - устойчивость	пустулы различных типов
Y - чувствительность	пустулы разного размера, с увеличением размера к верхушке листа
Z - чувствительность	пустулы разного размера, с увеличением размера к основанию листа

Таблица 14

Шкала Майнса и Джексона для учёта типов реакции растений на внедрение  
бурой ржавчины  
[Mains, Jackson, 1926; Peterson, 1948]

Тип реакции, балл	Класс реакции растений-хозяев	Симптомы поражения	Интенсивность поражения, % (*)	Степень устойчивости, восприимчивости <sup>1</sup>
1	2	3	4	5
0	полная иммунность	симптомы отсутствуют	0	высокоустойчив RR
0;	практически иммунный	очень мелкие некротические или хлоротические пятна	0	устойчив R
1	высокоустойчив	урединопустулы немногочисленные, очень мелкие, окружённые некротической каймой, имеются некротические пятна	до 5%  до 10%	

<sup>1</sup> характеристики согласно каталогу источников и доноров устойчивости яровой пшеницы к эпифитотийно и особо опасным болезням в Центрально-Чернозёмном регионе [Плахотник и др., 2013].

Окончание таблицы 14

1	2	3	4	5
2	умеренно устойчив	обильные урединиопустулы, среднего размера, окружённые некротической или хлоротической каймой; некротические пятна встречаются довольно редко	до 25%	умеренно устойчив MR
3	умеренно восприимчив	обильные урединиопустулы, среднего размера, некроз отсутствует, но иногда бывает слабый хлороз в виде венчика или ареола	до 40%	умеренно восприимчив MS
4	высоковосприимчив	урединиоспоры многочисленные, крупные, некротический или хлоротический ореолы отсутствуют	до 65%	восприимчив S
			свыше 65%	высоковосприимчив SS
X	гетерогенные	урединиопустулы очень различны, часто на одной и той же пластинке листа наблюдаются все типы и степени поражения	от 40% и выше	-
Y	гетерогенные	урединиопустулы у вершины листа крупные, восприимчивого типа, но ближе к основанию становятся мельче, проявляется хлороз.	от 40% и выше	-

Изучение критериев расонеспецифической устойчивости к бурой ржавчине осуществляли в полевых условиях по следующей схеме:

- на фоне искусственного заражения популяцией гриба отбор сортов с низким по сравнению с восприимчивым сортом уровнем ПКРБ;
- изучение образцов на фоне заражения для определения уровня неспецифической устойчивости за период вегетации растений.

Объектом исследований являлись сорта и гибриды яровой пшеницы отечественного и зарубежного происхождения. Инфекционный материал был подобран с максимальным учётом генов вирулентности, характерных для популяции бурой ржавчины ЦЧР (таблица 15).

Генетическая характеристика инфекционного материала бурой ржавчины, использованного в исследованиях в 2012-2017 гг.

Год проведения инокуляции	Гены вирулентности
2012, 2013	Lr1, Lr2a, Lr2b, Lr2c, Lr3, Lr3a, Lr3ka, Lr3bg, Lr10, Lr11, Lr12, Lr13, Lr14a, Lr14b, Lr15, Lr16, Lr17, Lr18, Lr20, Lr21, Lr22, Lr22a, Lr22b, Lr23, Lr24, Lr26, Lr30, Lr31, Lr37, Lr32, Lr33, Lr35, Lr44, Lr46, LrW, Lr47, Lr48, LrB
2014-2017	Lr1, Lr2a, Lr2b, Lr2c, Lr3, Lr3a, Lr 3ka, Lr 3bg, Lr10, Lr11, Lr12, Lr13, Lr14a, Lr14b, Lr15, Lr16, Lr17, Lr18, Lr20, Lr21, Lr22, Lr22a, Lr22b, Lr23, Lr24, Lr25, Lr26, Lr27, LrTr, Lr28, Lr29, Lr30, Lr31, Lr32, Lr33, Lr34, Lr35, Lr36, Lr37, Lr38, Lr40, Lr44, Lr46, LrW, Lr47, Lr48, LrB

Площадь посева - 1 м<sup>2</sup>, повторность трёхкратная. Через каждые 20 номеров размещали контрольный восприимчивый сорт Саратовская 42. Каждый вариант опыта располагался на изолированных блоках, которые обсеивались ячменём. Этот же сорт служил эталоном при проведении математического анализа экспериментальных данных.

Инокуляцию проводили в фазу начала трубкования большинства растений смесью спор с тальком из расчёта 10 мг. Жизнеспособных спор на 1 м<sup>2</sup> посева. За период вегетации проводили три-четыре учёта, во время которых на 25-30 растениях каждого сорта определяли уровень поражённости в процентах, тип реакции в баллах и рассчитывали ПКРБ.

Расчёт площади под кривой развития болезни проводили по методу, предложенному Джонсоном и Вилкоксоном [Johnson, 1947]:

$$S = 1/2(x_1 + x_2)(t_2 - t_1) + \dots + (x_{n-1} + x_n)(t_n - t_{n-1}),$$

где **S** - площадь под кривой развития болезни;

**n** - количество учётов;

$x_1$  - степень развития болезни на момент первого учёта, %;

$x_2$  - степень развития болезни на момент второго учёта, %;

$x_n$  - степень развития болезни на момент последнего учёта, %;

$(t_2 - t_1)$  - количество дней между вторым и первым учётом;

$(t_n - t_{n-1})$  - количество дней между последним и предпоследним учётом.

Математический анализ экспериментальных данных полевых опытов, касающихся расчёта ПКРБ, рассчитывали с помощью компьютерной программы «Statistica».

Параллельно с ПКРБ определяли индекс устойчивости (ИУ) [Коваленко и др., 2008].

$$\text{ИУ} = \text{ПКРБ сорта} \div \text{ПКРБ контроля.}$$

Затем сорта классифицировали по методу А.А. Макарова с соавторами [Макаров и др., 2003] (таблица 16).

Таблица 16

Классификация сортов пшеницы по уровню расонеспецифической устойчивости к болезням

Степень устойчивости сорта	Относительный показатель индекса устойчивости ( $\varphi$ )
Восприимчивый сорт	$>0,9$
Слабая расонеспецифическая устойчивость	0,7-0,9
Умеренная расонеспецифическая устойчивость	0,4-0,7
Высокая расонеспецифическая устойчивость	0,1-0,4
Расонеспецифическая устойчивость	$<0,1$

2.2.8 Оценка устойчивости сортообразцов и гибридов пшеницы к септориозу

Для иммунологической оценки в полевых условиях сорта и гибриды высевали на инфекционных участках, размещённых в соответствии с требованиями Госкомиссии по сортоиспытанию сельскохозяйственных

культур [Методика Государственного сортоиспытания сельскохозяйственных культур, ч. II, 1971; Методика Госкомиссии по сортоиспытанию сельскохозяйственных культур, 1975; Судникова и др., 2011; Зеленева, Судникова, 2012]. Для достоверности данных проводились не менее трёх лет полевых испытаний. Сорты и гибриды пшеницы испытывались на искусственном инфекционном фоне септориоза, бурой ржавчины. Проводились исследования при искусственном заражении пыльной и твёрдой головнёй.

Участок, предназначенный для инфекционного питомника септориоза, находился на расстоянии не менее 150 м от других посевов зерновых культур с подветренной стороны в низких, защищённых лесополосами местах. Посев проводили на делянках на площади 0,5-1 м<sup>2</sup> под каждый образец. Контролем служил восприимчивый сорт пшеницы, высеваемый через каждые 20 номеров. Посев, ручной или тракторный, проводили малогабаритной сеялкой. Далее соблюдалась принятая для данной зоны агротехника [Методическое руководство по фитопатологической оценке зерновых культур. Одесса, 1971].

Искусственное заражение растений возбудителем септориоза в полевых условиях осуществляли опрыскиванием суспензией спор. Биоматериал был представлен максимальным разнообразием патогенных изолятов, характерных для популяции ЦЧР.

Суспензию готовили за 1-2 часа до инокуляции. Она содержала 10<sup>7</sup> спор в 1 мл воды, то есть 50 и 125 спор соответственно в поле зрения микроскопа 105<sup>x</sup> (с поправкой на жизнеспособность). Фактическую концентрацию для инокуляции рассчитывали по формуле:

$$X = (50 \times 100)/B,$$

где **X** - нужная концентрация спор;

**B** - процент прорастаемости спор в данном биоматериале;

**50** - концентрация спор при 100% прорастаемости.

Инокулюм готовили из расчёта 100 мл суспензии на 1 м<sup>2</sup> посева. Заражение септориозом проводили в фазу трубкования пшеницы в тёплую, безветренную погоду в вечернее время перед выпадением росы, по возможности в пасмурные дождливые дни. Суспензию спор разбрызгивали на растения опрыскивателем (автомаксом) при давлении 2-4 атм. При этом продолжительность увлажнения для выхода конидий и внедрения возбудителя составляла минимум 10-15 часов. При невозможности проведения заражения при благоприятных условиях можно искусственно нанести росу с помощью автомакса и поддерживать увлажнение, накрывая деланки полиэтиленовой плёнкой.

После обнаружения признаков заражения проводили учёт интенсивности поражения сорта, просматривая по 20 растений в трёх точках деланки [Анпилогова и др., 1995; Стрижова, 2003; Цыганков, Цыганков, 2003].

В работе были использованы следующие показатели: коэффициент распространения болезни и интенсивность поражения 4 верхних листьев (ИП) [ВНИИФ, 1989]:

$$КР = ВБ/ВР,$$

где **КР** - коэффициент распространения болезни;

**ВБ** - высота распространения болезни;

**ВР** - высота всего растения.

При отборе доноров устойчивости руководствовались следующими показателями:

- |    |                                  |                 |
|----|----------------------------------|-----------------|
| 1) | высокоустойчивые: ИП ≤ 15%       | КР ≤ 0,40;      |
| 2) | среднеустойчивые: ИП ≤ 15%       | КР = 0,40-0,65; |
| 3) | средневосприимчивые: ИП = 15-40% | КР = 0,40-0,70; |
| 4) | высоковосприимчивые: ИП ≥ 40%    | КР ≥ 0,70.      |

Интенсивность поражения учитывали по модернизированной шкале Джеймса [ВНИИФ, 1989] и Международной шкале СЭВ [1988], предусматривая учёт процента поражённой площади органов растений: листьев, стеблей, колосьев. По степени поражения сортообразцы разделяли на следующие группы:

Балл поражения	9	8	7	6	5	4	3	2	1
Степень поражения	0	5	10	15	25	40	65	90	100
Степень устойчивости- восприимчивости	RR		R		M		S		SS

Примечание: RR - высокоустойчивые;

R - устойчивые;

M - слабовосприимчивые;

S - восприимчивые;

SS - высоковосприимчивые.

### 2.2.9 Создание инфекционных фонов и оценка устойчивости яровой пшеницы к твёрдой и пыльной головне

#### *Сбор, подготовка и хранение инокулюма*

Инфекционным материалом для оценки устойчивости к головне служили популяции, собранные на поражённых растениях районированных сортов пшеницы. При массовой оценке исходного коллекционного и селекционного материала определяли устойчивость к смеси популяций. При этом после изучения расового состава возбудителей проводили оценку к наиболее агрессивным для данной зоны расам головни.

*T. caries* собирали в период восковой или полной спелости растения-хозяина, споры *U. tritici* собирали в начале выхода колосьев из влагалищ листьев в фазу колошения.

В течение 2-3 суток весь собранный материал сушился в тёплом сухом месте. После этого поражённые колосья связывали в снопики и держали в сухом, прохладном, хорошо проветриваемом месте. По данным Кривченко и Хохловой [2008], хламидоспоры большинства видов головни могут храниться в комнатных условиях в гербарных образцах без существенной потери всхожести в течение длительного времени, например, *T. Levis* - до 25 лет.

Хламидоспоры *U. tritici* хранили в холодильнике при температуре 0 - +3°C, жизнеспособность их в этих условиях сохранялась до 6-8 месяцев.

Если инокулюм после просушки должен быть использован для инокуляции, то хламидоспоры стряхивали с колосьев, просеивали и использовали в работе. Перед инокуляцией хламидоспоры обязательно проверяли на жизнеспособность [Плахотник, Троицкая, 1989].

#### *Инокуляция пшеницы*

Для инокуляции пшеницы твёрдой головнёй использовали известный метод В.И. Кривченко [1984].

Брали 1 г спор на 100 г семян (1:100), согласно методике А.И. Борггарда и М.З. Анпилоговой, изложенной в работе Кривченко и Хохлова [2008]. Заспорение семян проводили за несколько дней до посева. Брали 100 семян каждого сорта, высыпали их в широкую колбу, где и проводили инокуляцию. Подготовка инокулюма заключалась в обмолоте головнёвых зёрен, растирании их в ступке, просеивании на мелких решётках для отделения от примесей. Навеску хламидоспор (1:100) высыпали в сосуд с семенами. В течение 2-3 минут семена тщательно встряхивали, затем высыпали в посевной пакет. Посев проводили на глубину 8-10 см. Для контроля качества инокуляции и условий проявления заболевания использовали восприимчивый сорт Саратовская 46, заспоренные семена которого высевали через каждые 20 образцов изучаемой коллекции.

Инфицирование растений успешнее производить при позднем посеве озимой и раннем - яровой пшеницы, когда температура почвы достигает 8-10°C.

Суспензию спор пыльной головки готовили, протирая между пальцами головнёвый колос под водой. После приготовления суспензии её процеживали через нейлоновое сито для отделения частей колоса. Оптимальная концентрация спор 1 г/л [Плахотник и др., 1981], что составляет около 20 миллионов спор/мл. С каплей суспензии в каждый инокулированный цветок попадает 30-40 тыс. спор [Nielsen, 1987]. Концентрацию определяли путём сравнения цвета вновь созданной суспензии со «стандартной». «Стандартную» суспензию готовили в

стеклянной посуде заранее, используя заданную навеску спор в определённом объёме воды с добавлением нескольких капель изопропанола для консервации. По данным литературы, такую суспензию можно хранить в течение нескольких месяцев [Nielsen, 1987]. Если инокулюм не успевали использовать непосредственно в течение дня, то суспензию хранили в холодильнике.

Для инокуляции пшеницы пыльной головнёй использовали вакуумный метод. В поле вакуумный аппарат обслуживают два человека. Метод впервые был предложен Муром в 1936 г. Им же был сконструирован и первый аппарат [Кривченко, Хохлова, 2008]. Для заражения большого объёма селекционного материала вакуумный аппарат был усовершенствован в нашей лаборатории под руководством В.В. Плахотника.

Непосредственно перед инокуляцией готовили водную взвесь спор пыльной головни - суспензию из расчёта 0,5 г спор на 1 л воды. Для заражения всегда использовали свежесобранный спорыый материал, так как споры пыльной головни в обычных лабораторных условиях сохраняют жизнеспособность не более 3-6 месяцев [Лаптиеv и др., 2006]. Наливали в сосуд чистую воду и всыпали приготовленную навеску спор. Содержимое сосуда энергично встряхивали для равномерного распределения спор в воде. Суспензию использовали в течение одного дня, так как примерно через 12 часов споры гриба начинают прорастать. Подбирали несколько рядом стоящих колосьев, обрезали у них недоразвитые верхние колоски. В разрез вакуумной пробки помещали стебли подобранных колосьев и плотно надевали цилиндр на пробку. Закрывали пальцем стеклянную трубку и с помощью насоса создавали в цилиндре разрежение. Под действием вакуума суспензия поднималась из сосуда и заполняла цилиндр. Как только колосья пшеницы погружались в жидкость, пальцами другой руки зажимали шланг для прекращения подачи суспензии в цилиндр. Затем впускали воздух в цилиндр и разжимали шланг для выпуска жидкости.

Заражённые колосья отмечали этикетками или цветными нитями.

После созревания заражённые колосья пшеницы убирали и обмолачивали обычными способами. Контролем служил сорт Скала. Для унификации данных по устойчивости к головнёвым заболеваниям использовали соответствующие шкалы учёта поражения [Кривченко, Хохлова, 2008; Плахотник и др., 2014].

2.2.10 Определение потерь урожая пшеницы от септориоза листьев, бурой ржавчины и мучнистой росы

Определение потерь урожая от болезней пшеницы, вызванных септориозом, бурой ржавчиной и мучнистой росой, проводили по разработанной ранее методике С.С. Санина и коллег [2002; 2018] по следующим шкалам (таблицы 17 - 19):

Таблица 17

Шкала оценки потерь урожая зерна пшеницы от септориоза листа

Интенсивность развития болезни в фазе молочной спелости (ф.75-80) (%)	Потери зерна (%)
10	6
20	9
30	12
40	15
50	18
60	21

Таблица 18

Шкала оценки потерь урожая зерна пшеницы от бурой ржавчины

Интенсивность развития болезни в фазе молочной спелости (ф.75-80) (%)	Потери зерна (%)
10	0,1
20	1
40	5
60	10
80	15
100	20

Потери урожая от мучнистой росы определяли по степени развития заболевания в фазы колошения - молочной спелости (ф. 51-75). В таблице 19 приведены уровни поражения растений и соответствующие потери урожая.

Таблица 19

Шкала оценки потерь урожая зерна пшеницы от мучнистой росы

Интенсивность развития болезни в фазе молочной спелости (ф.75-80) (%)	Потери зерна (%)
10	<2
20	10
40	25
60	35
80	40

Для определения потерь с помощью представленных в таблицах шкал необходимо обращать внимание на сроки появления болезни на посевах и устойчивость сорта.

2.2.11 Гибридологический анализ устойчивости пшеницы к септориозу и бурой ржавчине

Для изучения наследования устойчивости сортов яровой пшеницы к *S.tritici* и *P.triticina* проводили скрещивания устойчивых сортов с восприимчивым. Анализ гибридных поколений даёт представление о количестве генов, контролирующих признак устойчивости и характере наследования устойчивости (доминантном или рецессивном).

Гибридизацию осуществляли на делянках в поле твел-методом. Для каждой комбинации скрещивания кастрировали и опыляли не менее десяти растений. Потомство каждого опылённого растения анализировали отдельно. По характеру расщепления гибридов F<sub>2</sub> судили о возможном количестве генов устойчивости у каждого анализируемого сорта.

Для статистической обработки экспериментальных данных гибридологического анализа использовали критерий  $\chi$ -квадрат [Плохинский, 1978].

2.2.12 Методы идентификации генов устойчивости пшеницы к бурой, стеблевой ржавчине и мучнистой росе с использованием ДНК-маркёров

Для выявления доноров и источников устойчивости к бурой ржавчине в инфекционном питомнике оценивали сортообразцы яровой пшеницы различного эколого-географического происхождения.

Оценку устойчивости проводили, согласно методическим указаниям Госкомиссии по сортоиспытанию сельскохозяйственных культур [Методика Госкомиссии по сортоиспытанию сельскохозяйственных культур, 1975], методам селекции и оценки устойчивости пшеницы и ячменя к болезням в странах - членах СЭВ [1988]. В качестве стандарта служил восприимчивый сорт Саратовская 60. Оценку устойчивости растений в поле проводили в инфекционном питомнике, где обеспечивали условия для проявления и реализации вирулентности известных *Lr*-генов, присутствующих в коллекции. Тип реакции определяли в баллах по шкале Майнса и Джексона [Mains, Jackson, 1926], интенсивность проявления ржавчины - по комбинированной шкале Петерсона [Peterson, Campbell, Hannah, 1948].

Для идентификации *Lr*-генов отбирались коллекционные сорта и оригинальные селекционные линии, сочетающие устойчивость к бурой ржавчине с комплексом других положительных признаков и свойств.

Для проверки соответствия результатов ПЦР изучаемые образцы дополнительно были оценены по устойчивости в ювинильной стадии (фаза первого листа). Для этого использовали лабораторный метод инокуляции отрезков листьев [Михайлова, Квитко, 1970]. Учёт типа реакции на заражение проводили на 8-й день после инокуляции по шкале Майнса и Джексона [Mains, Jackson, 1926]. Для инокуляции использовали две популяции гриба: кавказскую и европейскую.

ДНК выделяли из двух-трёх листьев 5-7-дневных проростков пшеницы по методике Edwards с соавторами [1991] в модификации Д.Б. Дорохова и Э.Клоке [Дорохов, Клоке, 1997]. Метод основан на том, что при 0°C примеси белков и полисахаридов в экстрактах образуют комплексы с додецилсульфатом калия и выпадают в осадок. ДНК при этом остаётся в растворе.

Оборудование: общее лабораторное оборудование, водяная баня, центрифуга Эппендорф для микропробирок, автоматические пипетки на 20 и 200 мкл.

Приготовление растворов:

1) Экстракционный буфер (200 мМ трис - HCl, pH 7,5; 250 мМ NaCl; 25 мМ ЭДТА, 0,5 % SDS) - объём 100 мл:

1 М трис - HCl, pH 7,5	20 мл;
5 М NaCl	5 мл;
0,5 М ЭДТА.	5 мл;
10 % SDS	5 мл

---

H<sub>2</sub>O до 100 мл

2) 65%-ный этанол- объём 200 мл:

96 % этанол	135 мл
-------------	--------

---

H<sub>2</sub>O до 200 мл

3) 5М раствор ацетата калия

49,1 г CH<sub>3</sub>COOK растворить в воде и довести объём до 100 мл.

Ход работы включал следующий алгоритм действий:

- нарезали листья кусочками примерно по 5 мм и помещали 3 отрезка в пробирку типа Eppendorf;
- ставили пробирку на лёд, растирали предварительно охлаждённым микропестиком;
- добавляли 400 мкл экстракционного буфера;

- после оттаивания тщательно перемешивали в течение 5 минут;
- помещали пробирки на водяную баню с температурой воды 65°C;
- инкубировали в течение 15 минут, периодически перемешивая;
- добавляли 200 мкл 5М ацетата калия и перемешивали, несколько раз инвертируя пробирку;
- выдерживали пробирки на льду в течение 10 минут;
- центрифугировали в течение 20 минут при 14000 об/мин;
- отбирали водную фазу (примерный объем 500 мкл) и переносили её в чистые пробирки;
- добавляли равный объём изопропанола (500 мкл) (в течение 20-30 минут на льду должен сформироваться осадок);
- осаждали ДНК центрифугированием при 14000 об/мин в течение 10 минут;
- потом сливали надосадочную жидкость, промокали пробирки фильтровальной бумагой;
- добавляли 1 мл охлаждённого 65% этанола;
- встряхивали пробирки, промывали осадок 5-10 минут в этаноле и вновь центрифугировали при 14000 об/мин в течение 20 минут;
- удаляли спирт, подсушивали на воздухе и растворяли в 100 мкл деионизированной воды при комнатной температуре, примерно в течение часа.

Выделенной ДНК достаточно для проведения 40-50 ПЦР.

Молекулярные маркёры, использованные для идентификации Lr-генов, были отобраны из литературных источников. Использовались праймеры к 15 Lr-генам: *Lr1*, *Lr9*, *Lr10*, *Lr19*, *Lr20*, *Lr21*, *Lr24*, *Lr26*, *Lr28*, *Lr29*, *Lr34*, *Lr35*, *Lr37*, *Lr39*= *Lr41*, *Lr47* (таблица 20).

Нуклеотидная последовательность используемых маркёров, размер продукта амплификации и условия ПЦР представлены в таблице 10.

Объём реакционной смеси для проведения ПЦР составлял 20 мкл и содержал геномную ДНК (50 нг), 10x реакционный буфер с MgCl<sub>2</sub> (2 мкл), 25

mM хлористый магний 0,1 мкл, 2,5 mM дезоксирибонуклеотидфосфатов Dntp s (1,6 мкл), прямой и обратный праймеры (концентрация в растворе 10 пкМ/мкл), фермент *Taq*-полимеразу (5 ед/мкл) (0,2 мкл).

Характеристика используемых маркёров Lr-генов

Ген	Тип маркёра	Маркёры	Последовательность	Размер продукта амплификации, п.о.	Условия ПЦР	Литературный источник
1	2	4	5	6	7	8
<i>Lr1</i>	STS	WR003 F/R	5' -GGG ACA GAG ACC TTG GTG GA - 3' 5' -GAC GAT GAT GAT TTG CTG CTG G- 3'	700 п.о.	95° - 3 мин, 95° - 1 мин, 58° - 1 мин, 72° - 1 мин, 40 циклов	Qiu et al., 2007.
<i>Lr9</i>	SCAR-маркёр SCS5 <sub>550</sub>	SCS5F SCS5R	5' - TGC GCC CTT CAA AGG AAG-3' 5' - TGC GCC CTT CTG AAC TGT AT - 3'	550 п.о.	95° - 2 мин, 30 циклов (94° - 1 мин., 64° - 1 мин, 72°С - 1 мин), 72°С - 7 мин.	Gupta et al., 2005.
<i>Lr10</i>	STS F1.2245/Lr10-6/r2	Fi.2245 Lr10-6/r2	5' - GTG TAA TGC ATG CAG GTT CC - 3' 5' - AGG TGT GAG TGA GTT ATG TT - 3'	310 п.о.	94° - 3 мин, 35 циклов (94° - 45 сек., 57° - 45 с, 72° - 30 сек), 72° - 4 мин	Chelkowski et al., 2003.
<i>Lr19</i>	SCAR: SCS265 (наличие гена) SCS253(отсутствие гена)	SCS265 F	5' - GGC GGA TAA GCA GAG CAG AG - 3'	512 п.о.	95° - 2 мин, 35 циклов (94° - 1 мин., 60°С - 1 мин, 72° - 1 мин.), 72°С - 7 мин	Prins et al., 1997. Gupta et al., 2006.
		SCS265 R	5' - GGC GGA TAA GTG GGT TAT GG - 3'	737 п.о.		
		SCS253 F	5' - GCT GGT TCC ACA AAG CAA A - 3'			
		SCS253 R	5' - GGC TGG TTC CTT AGA TAG GTG - 3'			
<i>Lr20</i>	STS	STS638-L STS638-R	5' - ACA GCG ATG AAG CAA TGA AA-3' 5' - GTC CAG TTG GTT GAT GGA AT - 3'	542 п.о.	94°С - 3 мин, 40 циклов (94°С - 30 сек., 62°С - 30 сек, 72°С - 1 мин.), 72°С - 10 мин.	Гультяева и др., 2009. С. 23-27.
<i>Lr21</i>	RFLP	D 14L	5' - CGC TTT TAC CGA GAT TGG TC-3'	885 п.о.	94° С- 5 мин, 30 циклов (94°С - 1 мин, 50°С - 1 мин, 72°С - 2 мин.), 72°С - 5 мин.	<a href="http://maswheat.ucdavis.edu">http://maswheat.ucdavis.edu</a>
		D 14R	5' - CCA AAG AGC ATC CAT GGT GT-3'			

Продолжение таблицы 20

1	2	3	4	5	6	7
<i>Lr24</i>	STS	Sr24#50F	5' - CCC AGC ATC GGT GAA AGA A -3'	200 п.о.	94°С - 3 мин, 30 циклов (94°С - 30 сек., 57°С - 30 сек., 72°С - 40 сек.), 20°С - 1 мин.	Mago et al., 2005.
	Sr24#50	Sr24#50L	5' - ATG CGG AGC CTT CAC ATT TT -3'			
	STS	Sr24#12F	5' - CAC CCG TGA CAT GCT CGT A - 3'	500 п.о.		
	Sr24#12	Sr24#12L	5' - AAC AGG AAA TGA GCA ACG ATG T - 3'			
<i>Lr26</i>	STS	Iag95F	5' - CTC TGT GGA TAG TTA CTT GAT CGA - 3'	1000 п.о.	94°С - 3 мин, 30 циклов (94°С - 30 с, 55°С - 1 мин, 72°С - 70 сек.), 25°С - 1 мин.	Mago et al., 2002.
		Iag95R	5' - CCT AGA ACA TGC ATG GCT GTT ACA - 3'			
<i>Lr28</i>	SCAR - маркер SCS 421 <sub>570</sub>	SCS421F	5' - ACA AGG TAA GTC TCC AAC CA - 3'	570 п.о.	95°С - 2 мин, 40 циклов (94°С - 1 мин., 60°С - 1 мин, 72°С - 1 мин, 72°С - 7 мин)	Cherukuri et al., 2005.
		SCS421L	5' - AGT CGA CCG AGA TTT TAA CC - 3'			
<i>Lr29</i>	SCAR	Lr29F24 F	5'- GTG ACC TCA GGC AAT GCA CAC AGT - 3'	900 п.о.	94°С - 3 мин, 35 циклов (94°С - 30 сек., 60°С - 30 сек., 72°С - 1 мин), 72°С - 10 мин	Гультяева и др., 2009.
		Lr29F24L	5' - GTG ACC TCA GAA CCG ATG TCC ATC 3'			
<i>Lr34</i>	STS	CsLV34F	5' - GTT GGT TAA GAC TGG TGA TGG - 3'	150 п.о. (наличие функциональной аллели гена); 229 п.о. (указывает на нефункциональную аллель); наличие обоих фрагментов - на гетерозиготное состояние	94°С - 5 мин, 40 циклов (94°С - 40 сек., 55°С - 30 сек., 72°С - 1 мин), 72°С - 7 мин	Lagudah et al., 2006.
		CsLV34R	5' - TGC TTG CTA TTG CTG AAT AGT - 3'			

1	2	3	4	5	6	7
<i>Lr35</i>	STS	Sr39#22 F  Sr39#22 R	5' - AGA GAA GAT AAG CAG TAA ACA TG - 3'  5' - TGC TGT CAT GAG AGG AAC TCT G - 3'	800 п.о. (наличие гена)	<b>Sr39#22r:</b> 94°C - 5 мин, 30 циклов (92°C - 30 сек., 58°C - 30 сек., 72°C - 40 сек.), 72°C - 10 мин..	Mago et al., 2009.
<i>Lr37</i>	STS	Ventriup  LN2	5' - AGG GGC TAC TGA CCA AGG CT - 3'  5' - TGC AGC TAC AGC AGT ATG TAC ACA AAA - 3'	250 п.о.	94°C - 3 мин, 35 циклов (94°C - 30 сек., 64°C - 30 сек., 72°C - 1 мин), 72°C - 10 мин.	Гультияева, 2012.
<i>Lr39=Lr41</i>	SSR	GDM35 - L  GDM35 - R	5' - CCT GCT CTG CCC TAG ATA CG - 3'  5' - ATG TGA ATG TGA TGC ATG CA - 3'	190 п.о. (наличие гена); от 214 до 280 п.о. - в зависимости от генотипа (нефункциональная аллель); оба этих фрагмента - гетерозиготный генотип	94°C - 4 мин, 30 циклов (94°C - 30 сек., 55°C - 30 сек., 72°C - 30 сек.), 72°C - 5 мин.	Pestsova et al., 2000. <a href="http://maswheat.ucdavis.edu/protocols/Lr39/index.htm">http://maswheat.ucdavis.edu/protocols/Lr39/index.htm</a>
<i>Lr47</i>	STS	PS 10R  PS 10L	5' - GCT GAT GAC CCT GAC CGG T - 3'  5' - TCT TCA TGC CCG GTC GGG T - 3'	224 п.о. (наличие транслокации с геном Lr 47); 394 п.о. (отсутствие гена в генотипе); наличие обоих фрагментов - на гетерозиготное состояние.	94°C - 3 мин, 40 циклов (94°C - 45 сек., 61°C - 30 сек., 72°C - 30 сек), 72°C - 7 мин.	Helguera et al., 2000. <a href="http://maswheat.ucdavis.edu">http://maswheat.ucdavis.edu</a>

**Постановка ПЦР.** Полимеразную цепную реакцию проводили в амплификаторе MyCycler Thermal Cycler (BioRad, США). Для проведения ПЦР использовали пробирки или планшеты.

Реакционная смесь ПЦР содержала геномную ДНК, реакционный буфер, смесь дезоксинуклеотидов (dATP, dCTP, dGTP, dTTP, их смесь обозначают dNTP's), прямой и обратный праймеры и фермент Taq-полимеразу.

Все компоненты реакционной смеси, кроме ДНК, предварительно смешивались в отдельной пробирке (приготовление так называемого премикса) и затем распределялись по пробиркам или лункам планшета.

Стандартная ПЦР включает в себя следующие этапы:

- предварительная денатурация ДНК: прогревание пробы при 93-95°C в течение 3-5 минут;
- циклическая программа (количество циклов может варьировать от 29 до 37):
  - денатурация 93-95°C в течение 30 сек. - 1 мин;
  - отжиг  $T^{\circ}m$  в течение 1-2 мин;
  - элонгация (синтез второй нити) 72°C в течение 1-2 мин.
- заключительный этап: 72°C в течение 5-10 мин.

Ход работы состоял из следующих этапов:

- определение конечного объёма реакционной смеси;
- расчёт необходимого количества компонентов реакционной смеси;

На каждые 10-15 пробирок необходимо добавлять одну лишнюю. Ниже представлен пример составления премикса для конечного объёма 25 мкл:

Компонент смеси	На каждую пробу (мкл)	Число проб	Итого (мкл)
Буфер (10x)	2,5	15 (14 + 1)	37,5
dNTP's (5 мМ)	1	15	15
Прямой праймер (5 пкМ/мкл)	2	15	30
Обратный праймер (5 пкМ/мкл)	2	15	30
Фермент (5 ед/мкл)	0,15	15	2,25
Вода	15,35	15	230
Премикс	23	15	344,75

➤ тщательно перемешивали премикс, распределяли по пробиркам - по 23 мкл в каждую пробирку (в пробирках уже содержался раствор ДНК в количестве 2 мкл); конечный объём составит 25 мкл;

➤ плотно закрывали пробирки, подписывали их, помещали в амплификатор, тщательно закрывали крышку и запускали реакцию.

Амплифицированные фрагменты разделяли с помощью электрофореза в 1,5% агарозном геле в 1×TBE буфере.

**Электрофорез в горизонтальных агарозных гелях.** Под действием электрического тока фрагменты ДНК продвигаются в геле от катода к аноду («от минуса к плюсу»), скорость их движения при этом обратно пропорциональна размерам (мелкие фрагменты проходят больший путь). Положение фрагментов в геле определяют по флуоресценции бромид аэтидия - интеркалирующего агента, встраивающегося между двумя цепями молекулы ДНК. Использовалось следующее оборудование: электрофоретическая камера, столик для заливки геля, источник постоянного тока (до 500 В), трансиллюминатор, фотокамера. Реактивы: трис, борная кислота, ЭДТА, агароза, бромфеноловый синий, ксилолцианол, сахароза, бромид этидия.

Приготовление растворов:

I) **Трис - боратный буфер** (0,089 М трис, 0,089 М борная кислота, 0,002 М ЭДТА).

Пятикратный буфер ТВЕ (5 х) - объем 1 л

трис	54 г;
борная кислота	27,5 г;
0,5 М ЭДТА, рН 8,0	20 мл.

---

Н<sub>2</sub>О до 1 л.

Непосредственно для работы использовали однократный буфер. Соответственно, концентрированный раствор разводили в 10 раз.

Потом готовили агарозный гель с добавлением бромид этидия:

- вносили смесь в лунки геля под покрывающий его буфер;
- подсоединяли электроды к источнику постоянного тока (при этом ближайший к лункам электрод должен быть заряжен отрицательно);
- устанавливали необходимое напряжение примерно 5 В на каждый см длины геля и проводили электрофорез до тех пор, пока лидирующий краситель - бромфеноловый синий - не подойдёт к противоположному концу геля на 1,5-2 см;
- помещали гель на стекло трансиллюминатора и фотографировали фрагменты ДНК в проходящем УФ-свете;
- для оценки размера маркерных фрагментов использовали маркер 100 bp mix («Fermentas»).

### 2.2.13 Создание новых линий пшеницы

Работу по созданию нового исходного материала для селекции на устойчивость к возбудителю септориоза и бурой ржавчины, а также к пыльной и твёрдой головне проводили среди селекционных линий лаборатории иммунитета Среднерусского филиала ФГБНУ «ФНЦ им. И.В.Мичурина», обладающих резистентностью к стеблевой ржавчине. Основной метод создания линий - внутривидовая гибридизация географически отдалённых форм [Методика Государственного сортоиспытания сельскохозяйственных культур, 1971;

Методические рекомендации под общей редакцией С.С. Санина, 2012]. В зависимости от биологических и агрономических свойств родительских форм применяли различные методы: топкросс, беккросс и сложные скрещивания. В качестве реципиентов использовали сорта степного агроэко типа: Целинная 20, Целинная 21, Саратовская 29, Ишимская 29, Ишимская 100, Пиротрикс 28, Воронежская 6, Жница, Крестьянка, Пирамида, Л 400 и др., в качестве доноров - инорайонные сорта, обладающие групповой устойчивостью к двум и более патогенам (Морис, Джастин, Маниту - США, FKN 25, Cantatsch, к 44452 - Канада, Димитровка 5-44, Димитровка - 5-20 - Болгария, Romanu, к 45799 - Кения, кк 35473, 38487, 386437 - Австралия, WW 16161, WW 1614 - Швеция, СВР 53, к 282361 - Чили, к 9973 - Северный Казахстан), а также селекционные линии сортов, созданных в лаборатории.

Проводился отбор устойчивых растений по продуктивности колосьев. [Коновалов и др., 1987].

У лучших номеров в лаборатории агрохимии Тамбовского НИИСХ анализировались технологические качества на содержание клейковины и сырого протеина. Контролем служил районированный в ЦЧР сорт яровой мягкой пшеницы Прохоровка.

В работе использовали схемы селекционного процесса, наблюдения и оценки, принятые в селекционных центрах России и СНГ, а также методические указания Г.В. Гуляева и Ю.А. Гужова [1972].

### ГЛАВА 3. ДИНАМИКА ВИДОВОГО СОСТАВА ВОЗБУДИТЕЛЕЙ БОЛЕЗНЕЙ ПШЕНИЦЫ В ЦЧР

С 90-х годов XX века на полях Центрально-Чернозёмного региона, как и во многих других регионах России, преобладает использование монокультур и севооборотов с короткой ротацией, внедрения приёмов нулевой или минимальной обработки почвы, возделывания восприимчивых, генетически однородных сортов. Как результат, наблюдается расширение видового разнообразия и повышение вредоносности возбудителей болезней, значительное возрастание интенсивности и распространения заболеваний [Попов, 2013; Маркелова, 2015]. Проводимый нами ежегодный мониторинг показывает, что в последние годы значительно расширились ареалы различных видов возбудителей болезней [Зеленева, Судникова, Плахотник, 2009; Зеленева, Судникова, Плахотник, 2010; Зеленева, Кашковский, 2011; Медведев, Постовая, Лавринова, 2012]. Возрастает экономическая значимость таких вредоносных заболеваний, как бурая ржавчина, септориоз, пыльная и твёрдая головня, пиренофороз, фузариоз, альтернариоз, мучнистая роса, болезней, вызывающих корневые гнили, энзимо-микозное истощение семян. Ежегодно нами отмечается появление спорыньи не только на ржи, тритикале, но и на пшенице.

#### *3.1 ВИДОВОЙ СОСТАВ ВОЗБУДИТЕЛЕЙ БОЛЕЗНЕЙ ПШЕНИЦЫ В ЦЧР*

Начиная с 2008 года нами ежегодно проводились маршрутные обследования производственных полей, Госсортучастков и опытных полей научно-исследовательских институтов пяти областей Центрально-Чернозёмного региона Российской Федерации: Тамбовской, Липецкой, Воронежской, Курской и Белгородской.

Инфекционный материал анализировали в лаборатории иммунитета растений Среднерусского филиала ФГБНУ «ФНЦ им. И.В. Мичурина». Ежегодно он включал в себя не менее 60 образцов, собранных с различных сортов пшеницы, из которых в лабораторных условиях выделялись изоляты согласно методическим

рекомендациям. Средние показатели частоты встречаемости изученных фитопатогенов на естественном инфекционном фоне за период 2008-2017 г.г. представлены на рисунках 4, 5.

Наблюдения за развитием наиболее вредоносных заболеваний в Центрально-Чернозёмном регионе, проводимые с 2008 г., позволили выявить сильное поражение озимой пшеницы бурой ржавчиной в 2012 году (60%). Интенсивность поражения на естественном инфекционном фоне превысила порог 40%: в 2016г. (43%), 2014г. (47%), 2011г. (49%), 2013г. (54%), в 2008г. (50%) и в 2009г. (57%). Интенсивность поражения сортов озимой мягкой пшеницы в 2015г. составила 38%, а в 2017г. - 36%.

Сорта яровой пшеницы поражались бурой ржавчиной так же сильно, как и озимой. Самое сильное поражение отмечено в 2009 году. Оно составило 60%. Сильное поражение, превысившее порог 40%, отмечалось в 2008 г. (45%), 2011г. (47%), 2014г. (47%), 2012г. (50%) и в 2013г (54%). В 2015 г. интенсивность поражения сортов яровой пшеницы составила 24%, в 2017г. - 32%, в 2016г. - 37%, что не превысило порог эпифитотийного развития.

Интенсивность поражения озимой пшеницы септориозом так же, как и бурой ржавчиной, была наиболее сильная в 2012 году (47%), а яровой - в 2009 году (39%) (рисунки 4, 5).

На протяжении остальных лет проведённых исследований интенсивность поражения септориозом сортов яровой и озимой пшеницы не превысила пороговое значение 40%.

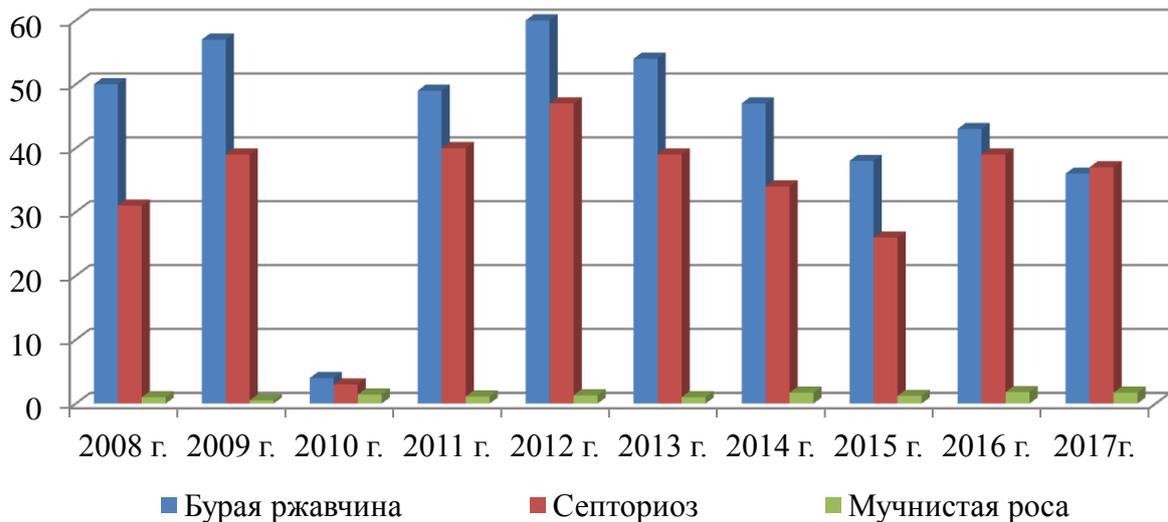


Рисунок 4. Интенсивность поражения листовыми болезнями посевов озимой мягкой пшеницы в Центрально-Чернозёмном регионе (2008-2017 гг.), %.

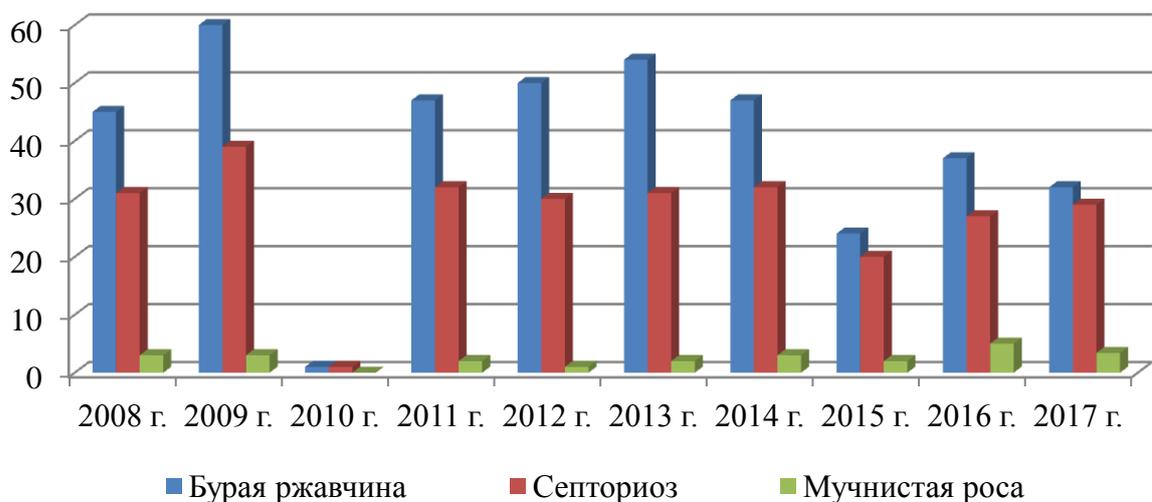


Рисунок 5. Интенсивность поражения листовыми болезнями посевов яровой пшеницы в Центрально-Чернозёмном регионе (2008-2017 гг.), %.

Из-за аномально высоких температур, складывающихся в 2010 сельскохозяйственном году, не удалось провести наблюдения за популяциями патогенов. Это произошло потому, что из-за недостатка почвенной и воздушной влажности, повышенных температур пострадал не только хозяин, но и все паразитирующие на нём организмы. Однако, по наблюдениям 2010 г., зерновым

существенный урон нанесли насекомые, среди грибных фитопатогенов - корневые и прикорневые гнили.

Весной мучнистая роса (*Erysiphe graminis*) обычно проявлялась в период трубкования озимой пшеницы. В летний период мучнистой росой максимально могло быть заражено до 70 % обследованной площади с поражением растений не превышающим 1,8% в фазу молочно-восковой спелости. По результатам обследований посевов озимой пшеницы установлено, что сильнее поражались посевы в Воронежской и Курской областях.

Первые признаки мучнистой росы на яровой пшенице зарегистрированы с фазы кущение-выход в трубку. Максимальное распространение заболевания отмечалось в загущенных посевах. Показатель степени поражения растений за годы исследований не превысил 5%.

По методике С.С. Санина [2002, 2018] определяли потери урожая зерна пшеницы от поражённости бурой ржавчиной, септориозом и мучнистой росой на естественном инфекционном фоне без применения защитных мероприятий (таблицы 21, 22).

Установлено, что потери урожая пшеницы от бурой ржавчины на озимых сортах пшеницы за девять лет проведённых исследований изменялись по годам от 5% (2014, 2015, 2016, 2017г.г.), 7,5% (2008, 2011 г.г.) до 10% (2009г.). В среднем за 9 лет потери урожая составили 6,9%. На сортах яровой пшеницы потери урожая от бурой ржавчины варьировали от 1% (2015г.), 2,5% (2017г.), 5% (2016г.), 7,5% (2008, 2011, 2012, 2013, 2014 г.г.) и 10% (2009г.). За 9 лет потери урожая в среднем составили 6,2 %.

Потери урожая от поражения листа озимой пшеницы септориозной пятнистостью изменялись от 12% (2008, 2015 г.г.), 15% (2009, 2011, 2013, 2014, 2016, 2017 г.г.) и 18% (2012г.). В среднем за 9 лет потери урожая озимой пшеницы от септориозной пятнистости составили 14,7%. На сортах яровой пшеницы - 9% (2015), 12% (2008, 2011, 2012, 2013, 2014, 2016, 2017г.г.) и 15% (2009 г.). В среднем за 9 лет - 12%

Таким образом, потери урожая пшеницы от бурой ржавчины и септориоза на протяжении 9 лет изучения оказались значительными. На сортах озимой пшеницы недобор урожая из-за болезней, вызванных септориозом и бурой ржавчиной, в среднем за 9 лет составил 21,6%, на сортах яровой пшеницы - 18,2%.

Мучнистая роса в условиях региона поражает преимущественно сорта яровой мягкой пшеницы. Её развитие на пшенице сильно подвержено влиянию природных условий, складывающихся в течение вегетации растений. За годы проведённых исследований мучнистая роса вызывала несущественные потери зерна пшеницы в регионе.

Таблица 21

Потери урожая озимой пшеницы от листовых болезней на незащищённых посевах Тамбовской области за период 2008-2017 г.г.

<i>Фитопатоген</i>	<i>Год</i>	<i>Интенсивность развития болезни в фазе молочной спелости (ф. 75-80), в %</i>	<i>Урожайность, ц/га по Тамбовской области</i>	<i>Потери зерна, %</i>
1	2	3	4	5
<i>Бурая ржавчина</i>	2008	50	35,4	7,5
	2009	57	34,1	10
	2010	4	20,0	несущественные
	2011	49	33,5	7,5
	2012	60	32,3	10
	2013	54	36,5	7,5
	2014	47	36,7	5
	2015	38	30,6	5
	2016	43	37,7	5
<i>Септориоз</i>	2017	36	43,7	5
	2008	31	35,4	12
	2009	39	34,1	15
	2010	3	20,0	несущественные
	2011	40	33,5	15
	2012	47	32,3	18
	2013	39	36,5	15
	2014	34	36,7	15
	2015	26	30,6	12
2016	39	37,7	15	
2017	37	43,7	15	

Окончание таблицы 21				
1	2	3	4	5
<b>Мучнистая роса</b>	2008	1	35,4	несущественные
	2009	0,5	34,1	
	2010	1,4	20,0	
	2011	1,1	33,5	
	2012	1,3	32,3	
	2013	1,0	36,5	
	2014	1,7	36,7	
	2015	1,2	30,6	
	2016	1,8	37,7	
	2017	1,7	43,7	

Таблица 22

Потери урожая яровой пшеницы от листовых болезней на незащищённых посевах Тамбовской области за период 2008-2017 гг.

<b>Фитопатоген</b>	<b>Год</b>	<b>Интенсивность развития болезни в фазе молочной спелости (ф. 75-80), в %</b>	<b>Урожайность, ц/га по Тамбовской области</b>	<b>Потери зерна, %</b>
1	2	3	4	5
<b>Бурая ржавчина</b>	2008	45	24,1	7,5
	2009	60	25,1	10
	2010	1	10,9	несущественные
	2011	47	22,6	7,5
	2012	50	17,7	7,5
	2013	54	22,3	7,5
	2014	47	25,0	7,5
	2015	24	23,9	1
	2016	37	25,4	5
	2017	32	26,8	2,5
<b>Септориоз</b>	2008	31	24,1	12
	2009	39	25,1	15
	2010	1	10,9	несущественные
	2011	32	22,6	12
	2012	30	17,7	12
	2013	31	22,3	12
	2014	32	25,0	12
	2015	20	23,9	9
	2016	27	25,4	12
	2017	29	26,8	12

Окончание таблицы 22				
1	2	3	4	5
<b>Мучнистая роса</b>	2008	3	24,1	несущественные
	2009	3	25,1	
	2010	0	10,9	
	2011	2	22,6	
	2012	1	17,7	
	2013	2	22,3	
	2014	3	25,0	
	2015	2	23,9	
	2016	5	25,4	
	2017	3,4	26,8	

Развитие стеблевой и жёлтой ржавчины отмечалось единично на некоторых сортах и не получало массового распространения. Исключением стал 2016 г., когда распространение стеблевой ржавчины на пшенице наблюдалось в регионе повсеместно (рисунок 6).



Рисунок 6. Поражение пшеничных посевов стеблевой ржавчиной в 2016 году (естественный инфекционный фон).

По-прежнему большую значимость для региона имеют виды пыльной и твёрдой головни. Поэтому проводится обязательная обработка фунгицидами посевного материала (рисунок 7).

В последнее время в российском аграрно-промышленном комплексе наметилась тенденция уменьшения поражения растений головнёвыми заболеваниями в связи с увеличением объёмов фитоэкспертизы семенного материала, а также применение протравливания семян. Твёрдая *Telletia tritici* и

пыльная *Ustilago tritici* головня на сортах озимой пшеницы регистрируются со II декады июня. За годы проведённых исследований средневзвешенный % поражённых колосьев в среднем не превышал 5% по региону (рисунок 8, 9).



Рисунок 7 Питомник пыльной головни (2015, 2016, 2017 г.г.). Искусственный инфекционный фон.

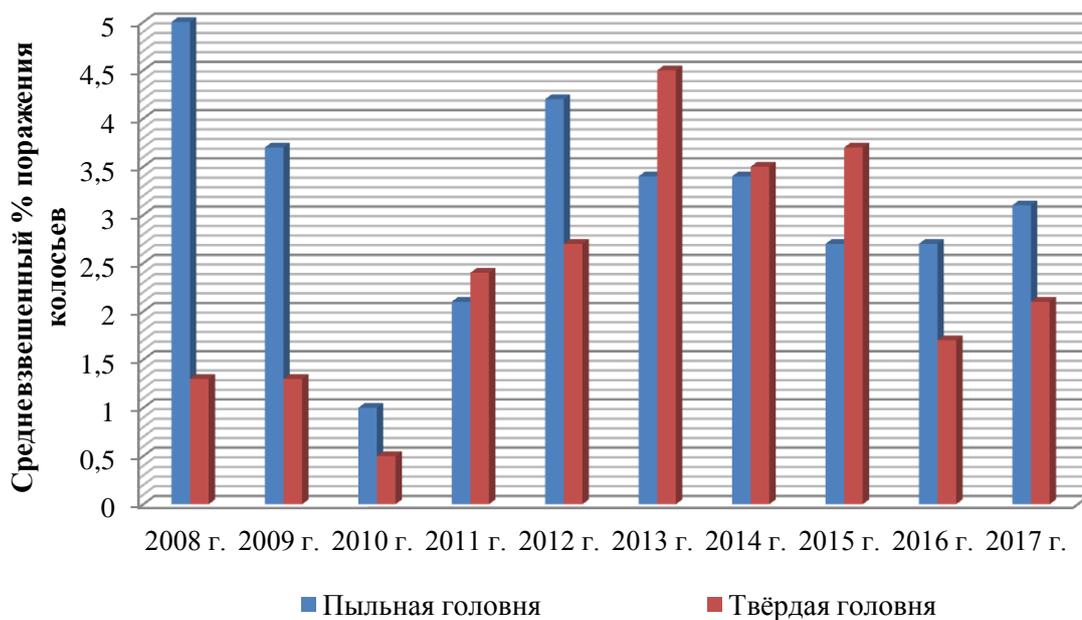


Рисунок 8. Интенсивность поражения головнёй посевов озимой мягкой пшеницы в Центрально-Чернозёмном регионе (2008-2017 гг.), %.

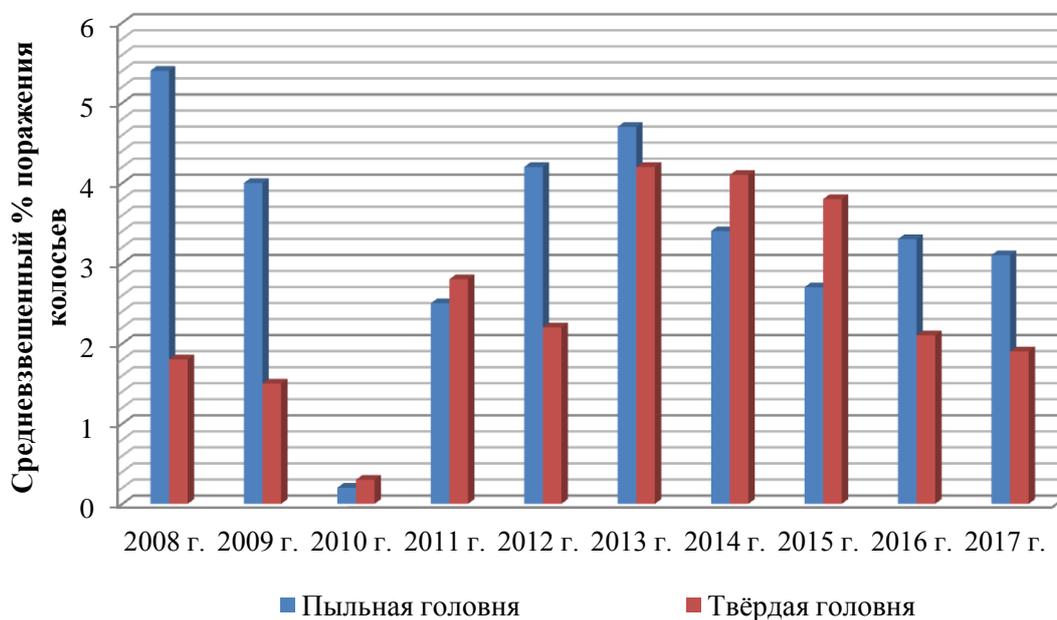


Рисунок 9. Интенсивность поражения головнёй посевов яровой пшеницы в Центрально-Чернозёмном регионе (2008-2017 гг.), %.

Таким образом, был определён круг наиболее распространённых в зоне исследования болезней пшеницы. Наиболее распространёнными и вредоносными

являются септориоз, бурая ржавчина, мучнистая роса, пыльная и твёрдая головня. Систематический мониторинг популяционной структуры фитопатогенов является обоснованием стратегии проводимых исследований.

### 3.2 ВЛИЯНИЕ ВОЗДЕЛЫВАЕМЫХ СОРТОВ ПШЕНИЦЫ НА ЧАСТОТУ ВСТРЕЧАЕМОСТИ ВИДОВ ВОЗБУДИТЕЛЕЙ СЕПТОРИОЗА

При сборе образцов поражённых растений во время маршрутных экспедиций особое внимание уделяли районированным в регионе сортам. На период 2018 года на территории ЦЧР районирован 61 сорт озимой мягкой пшеницы, 22 - яровой мягкой пшеницы и 5 - яровой твёрдой пшеницы.

Наибольшее распространение получили такие сорта озимой пшеницы, как Мироновская 808, Московская 39, Московская 56, Губернатор Дона, Северодонецкая Юбилейная, Немчиновская 17, Волжская К, Поволжская 86, Скипетр, Донская Лира, Бирюза, Синтетик.

По данным управления сельского хозяйства по Тамбовской области, в 2016 г. под зиму было высеяно 397,151 тыс. ц. семян сорта озимой мягкой пшеницы Московская 56. Данный сорт озимой пшеницы является самым распространённым на производственных полях ЦЧР.

Сорта озимой пшеницы Губернатор Дона и Московская 39 занимают второе место по распространению на полях ЦЧР. Так, на полях Тамбовской области в 2017 г. было высеяно 175,480 и 162,170 тыс. ц. семян этих сортов соответственно.

Сорта Скипетр и Мироновская 808 занимают третье место на производственных полях ЦЧР. На полях Тамбовской области в 2017 г. было высеяно 62,850 и 58,66 тыс.ц. семян этих сортов.

Среди сортов яровой мягкой пшеницы наибольшее распространение получили сорта: Дарья, Тулайковская 10, Воронежская 12, Фаворит, Л 503, Гранни. Сорт яровой мягкой пшеницы Дарья является самым распространённым на полях ЦЧР.

На период 2018 года районированными сортами яровой твёрдой пшеницы являются Безенчукская 182, Валентина, Донская Элегия, Краснокутка 10, Оренбургская 10.

Представляло интерес изучить поражение районированных сортов пшеницы отдельными видами септориоза. Мониторинг патогенного комплекса возбудителей болезни позволяет проследить изменения, происходящие в популяции патогена, и изучить поражение районированных сортов пшеницы

отдельными видами септориоза. В течение 2011 - 2017г.г. были проведены исследования с использованием модельных экспериментов. Инфекционный материал собирали на опытных полях НИИ и Госсортучастков Тамбовской области, где не применялись обработки фунгицидами. На протяжении всех лет изучения на полях, где собирали инфекционный материал, отмечался хороший естественный инфекционный фон.

Собранный инфекционный материал подвергали микологической экспертизе. По форме и размеру выделившихся пикнид определяли вид возбудителя. Анализировали не менее 50 проб с каждого образца.

На основании полученных данных микологического анализа устанавливали частоту встречаемости отдельных видов септориоза по формуле:

$$N = A/B \times 100 (\%),$$

где N - частота встречаемости вида, %;

A - число случаев, в которых отмечен данный вид септориоза;

B - общее число случаев, в которых встречался как данный вид, так и другие.

Видовой состав возбудителей септориоза пшеницы был представлен грибами *Septoria tritici* Rob. et Desm., *Stagonospora avenae* f. sp. triticea Johns., *Stagonospora nodorum* [Berk.] Castellani and E.G. Germano. Доминирующим был вид *Septoria tritici*.

Генетические особенности сортов пшеницы оказывают влияние на частоту встречаемости видов септориоза. В таблицах 23, 24, 25 приведены средние показатели частоты встречаемости видов септориоза за период 2011-2017 г.г. изучения.

Вид *S. tritici* имел частоту встречаемости 80% на сортах озимой мягкой пшеницы Синтетик, Бирюза, Скипетр; на сорте Московская 56 - 81%. Частота встречаемости данного вида на сорте Донская Лира составила 73%, Волжская К - 84%, Мироновская 808 - 85%, Губернатор Дона - 88% и на сорте Поволжская 86 - 89%. Чаще всего вид *S. tritici* был отмечен на сорте Московская 39 и Северодонецкая Юбилейная. Его частота встречаемости на этих сортах составила 90%.

Вид *S. nodorum* занимал второе место по частоте встречаемости в патогенном комплексе септориоза на сортах озимой мягкой пшеницы. Чаще он отмечался на сортах Московская 56 (15%), Синтетик и Скипетр (по 16%), Бирюза (18%), Донская Лира (22%). Частота встречаемости вида *S. nodorum* на сорте Московская 39 и Поволжская 86 составила 8%, на Сорте Северодонецкая Юбилейная - 9%, Губернатори Дона - 10%, на сортах Волжская К и Мироновская 808 - по 12%.

Вид *S. avenae* занимал третье место в патогенном комплексе септориозных пятнистостей. Частота встречаемости данного вида на сортах озимой мягкой пшеницы была незначительной по сравнению с видами *S. tritici* и *S. nodorum* и составила 1% на сорте Северодонецкая Юбилейная; 2% - на сорте Бирюза и Губернатор Дона; 3% - на сортах Мироновская 808, Московская 39, Поволжская 86; 4% - на сортах Волжская К, Скипетр, Донская Лира, Синтетик; 5% - на сорте Московская 56.

Подобная ситуация складывалась на сортах яровой пшеницы. Вид *S. tritici* имел частоту встречаемости 72% на сорте яровой мягкой пшеницы Гранни, 77% - на сорте Воронежская 12, 78% - на сорте Фаворит, 83% - на сортах Дарья, Тулайковская 10, 84% - на сорте Л 503. На сортах яровой твёрдой пшеницы вид *S. tritici* имел частоту встречаемости 74% на сорте Оренбургская 10; 75% - на сорте Валентина; 77% - на сорте Безенчукская 182; 80 и 81% - на сортах Краснокутка 10 и Донская Элегия.

Вид *S. nodorum* имел следующую частоту встречаемости на сортах яровой мягкой пшеницы: 16% - на сорте Дарья; 17% - на сортах Воронежская 12 и Фаворит; 22% - на сорте Гранни. Был отмечен реже на сортах Л 503 и Тулайковская 10 - 10% и 13% соответственно. На сортах яровой твёрдой пшеницы имел частоту встречаемости 15% на сорте Краснокутка 10; 16% - на сортах Безенчукская 182 и Донская Элегия. Чаще отмечался на сортах Валентина и Оренбургская 10. На этих сортах частота встречаемости вида *S. nodorum* составила 19%.

На сортах яровой мягкой пшеницы Воронежская 12 и Л 503 отмечалось сходство встречаемости вида *S. avenae* (по 6% соответственно); также отмечено

сходство показателя на сортах Гранни и Фаворит (по 5% соответственно). Реже встречался данный вид на сортах Дарья (1%), Тулайковская 10 (3%).

На сорте яровой твёрдой пшеницы Донская Элегия частота встречаемости вида *S. avenae* составила 3%, на сортах Валентина и Краснокутка 10 - 5%; на сортах Безенчукская 182 и Оренбургская 10 - 7% соответственно.

Распространение септориозных пятнистостей пшеницы в ЦЧР, по-видимому, обусловлено благоприятными климатическими факторами для их развития. Так, согласно литературным данным, оптимальная температура для вида *S. tritici* составляет от +16 до + 25°C [Eyal et al., 1987], а для *S. nodorum* - от +12 до + 26°C [Shipton et al., 1971; Babodoost, Herbert, 1984]. В распространении септориоза имеет большое значение умеренно холодная зима и тёплое лето с достаточной увлажнённостью.

На протяжении 7 лет, с 2011 по 2017 г.г., проводили оценку восприимчивости растений пшеницы к септориозу и сбор образцов поражённых растений.

По частоте встречаемости каждого вида возбудителя и поражённости растений септориозом оценивали степень поражения сорта отдельным видом патогена: [Пахолкова и др., 2008; Пахолкова и др., 2017]:

$$X = A \times B / 100,$$

где X - степень поражения сорта данном видом септории;

A - общая степень поражения сорта септориозом;

B - частота встречаемости данного вида.

Проведёнными исследованиями представлялось выяснить роль каждого вида возбудителя при совместном их развитии в формировании урожая пшеницы, а также возможного влияния сорта на патоген.

Полученные результаты представлены в таблицах 23, 24, 25, рисунках 10, 11, 12, а также в приложениях 2, 3, 15.

Показатель общей степени поражения септориозом листовой пластины на сортах озимой мягкой пшеницы варьировал от 39,6% на сорте Донская Ли́ра, до 56,7 - на сорте Мироновская 808. Вид *S. tritici* имел наибольшую частоту встречаемости на озимых сортах: от 73% - на сорте Донская Ли́ра до 90% - на

сортах Московска 39 и Северодонецкая Юбилейная. Поэтому показатель средний степени поражения листовой пластины сортов озимой мягкой пшеницы видом *S. tritici* имел существенное значение в патогенном комплексе септориозных пятнистостей. Он изменялся от 28,9 из 39,6% на сорте Донская Лира до 48,3 из 56,7% - на сорте Мироновская 808.

Первые симптомы септориоза, вызванного видом *S. tritici*, обнаруживались в фазу кущения растений (ф 25). Степень поражения, как правило, была незначительной в пределах 3-5%. Этот факт объясняется лучшей сохранностью патогена в межвегетационный период по сравнению с другими видами [Санин и др., 2017]. По литературным данным и нашим многолетним наблюдениям, основным источником весенней инфекции септориоза на посевах озимой пшеницы являются поражённые растения с осени. Гриб сохраняется в виде мицелия, пикнид с пикноспорами и перитециев с сумкоспорами, содержащими аскоспоры. Нарастание заболевания наблюдали, начиная с фазы формирования флаг листа, и болезнь достигла максимума в фазе молочной спелости (ф. 70) с интенсивностью поражения растения на 40 - 80%. Вид *S. nodorum* регистрировался в фазе молочной спелости растения (ф 70). Он занимал второе место в патогенном комплексе септориозных пятнистостей. Вид *S. avenae* отмечался к концу вегетации растений (ф 89). Степень поражения растений видом *S. nodorum* в среднем варьировала от 3,4% на сорте Московская 39 до 9% на сорте Синтетик, видом *S. avenae* - от 0,6% на сорте Северодонецкая Юбилейная, до 2,3% на сорте Скипетр. Поэтому данные виды существенного влияния на формирование урожая озимой пшеницы в годы проведённых исследований не оказывали.

Патогенный комплекс септориозных пятнистостей на районированных сортах озимой мягкой пшеницы (средние показатели за 2011-2017 гг)

№ п/п	Сорт пшеницы	Общая степень поражения септориозом листовой пластины, %	Частота встречаемости изолятов видов возбудителей септориоза, %		
			<i>S. tritici</i>	<i>S. nodorum</i>	<i>S. avenae</i>
1	Мироновская 808	56,7±20,3	85±16,96	12±12,9	3±4,64
2	Московская 39	43,9±36,6	90±8,88	8±5,92	3±3,5
3	Московская 56	42,1±17,3	81±12,73	15±9,06	5±4,11
4	Губернатор Дона	46,0±37,0	88±12,26	10±9,07	2±3,42
5	Северодонецкая Юбилейная	45,3±19,7	90±7,84	9±7,15	1±1,64
6	Волжская К	40,4±17,5	84±11,86	12±7,92	4±4,37
7	Поволжская 86	45,1±18,8	89±10,39	8±8,15	3±3,85
8	Скипетр	51,7±34,9	80±13,74	16±11,26	4±3,38
9	Донская Лира	39,6±14,9	73±13,07	22±11,93	4±2,23
10	Бирюза	41,4±29,9	80±12,37	18±11,43	2±1,75
11	Синтетик	55,3±21,9	80±15,6	16±11,37	4±4,6
Среднее значение		41,6±24,4	83,6±5,39	13,3±4,52	3,1±1,17
НСР <sub>0,05</sub>		32,26	31,69	24,91	8,97

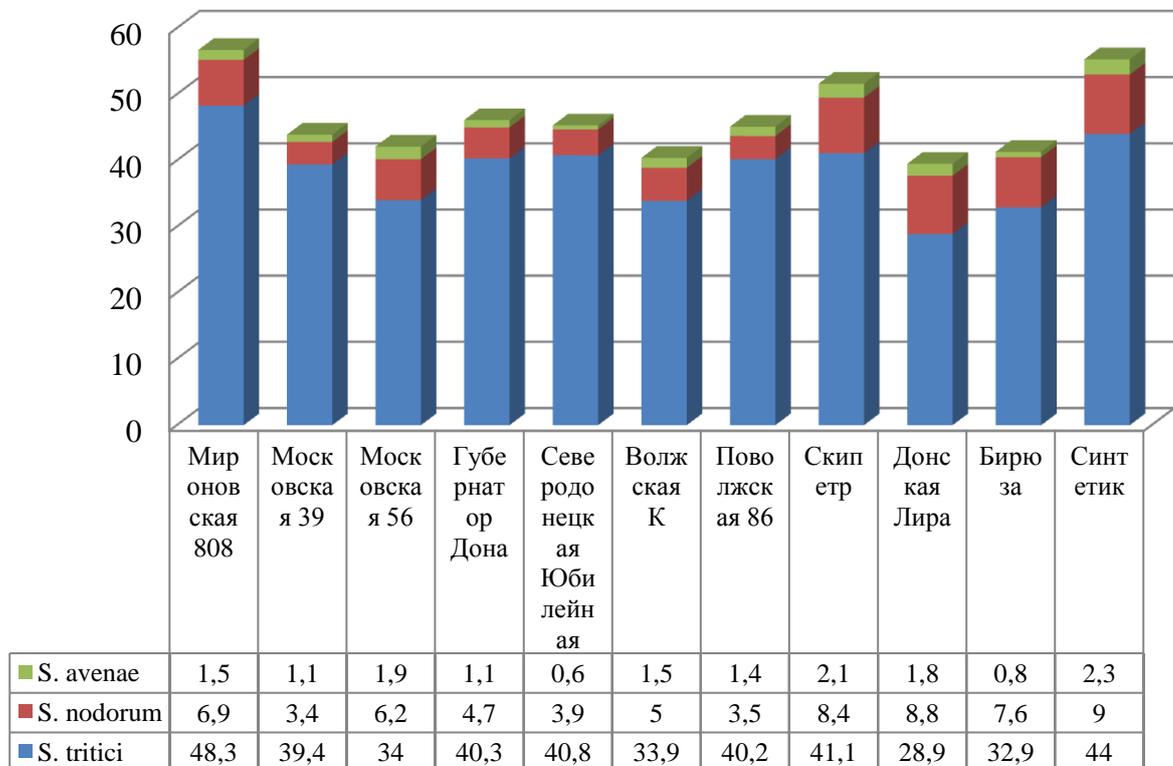


Рисунок 10. Степень поражения каждым видом септориоза листовой пластины сортов озимой мягкой пшеницы за период 2011-2017 г.г.,%

Озимая пшеница служит источником инфекции септориоза для яровых сортов. Пикноспоры высвобождаются из пикнид и распространяются при наличии капельножидкой влаги в ветреную и сырую погоду, в утренние и вечерние часы при наличии обильной росы. В первой половине вегетации на собранных образцах яровой пшеницы возбудители септориоза обычно не выявлялись (фаза кущения и трубкования). После начала колошения наблюдалось интенсивное развитие вида *S. tritici*, имевшего частоту встречаемости на яровой мягкой пшенице от 72% (сорт Гранни) до 84% (сорт Л 503). При этом степень поражения листовой пластины видом *S. tritici* была самой высокой из изученных на сортах сортов яровой мягкой пшеницы Дарья - 44,9% и Воронежская 12 - 41,6%. Сорт Фаворит имел наименьшую степень поражения видом *S. tritici*- 18,4%.

Таблица 24.

Патогенный комплекс септориозных пятнистостей на районированных сортах яровой мягкой пшеницы (средние показатели за 2011-2017 г.г.)

№ п/п	Сорт пшеницы	Общая степень поражения септориозом листовой пластины, %	Частота встречаемости изолятов видов возбудителей септориоза, %		
			<i>S. tritici</i>	<i>S. nodorum</i>	<i>S. avenae</i>
1	Дарья	54,3±14,5	83±16,17	16±14,9	1±3,06
2	Тулайковская 10	29,3±46,7	83±12,0	13±9,95	3±2,66
3	Воронежская 12	54,3±14,5	77±21,69	17±14,83	6±7,71
4	Фаворит	23,6±31,7	78±15,02	17±12,24	5±4,12
5	Л 503	27,9±20,4	84±17,52	10±10,23	6±7,95
6	Гранни	45,7±17,2	72±12,75	22±12,05	5±3,83
Среднее значение		39,2±24,2	79,6±4,68	15,8±4,07	4,5±1,97
НСР <sub>0,05</sub>		18,33	30,44	23,54	10,04

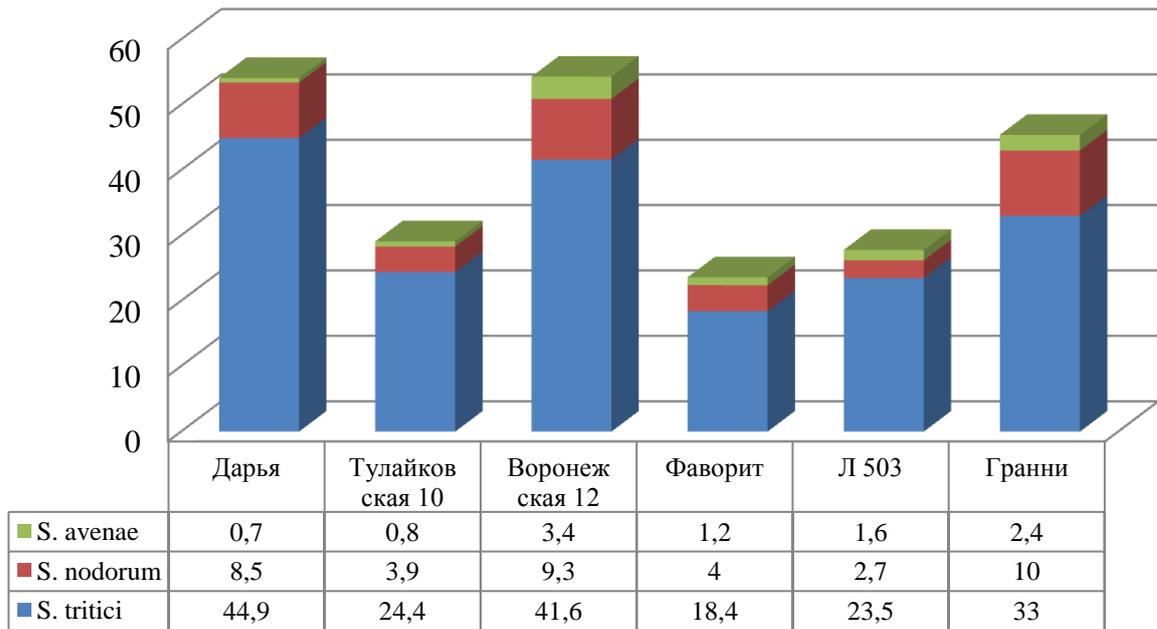


Рисунок 11. Степень поражения каждым видом септориоза листовой пластины сортов яровой мягкой пшеницы за период 2011-2017 гг, %

Подобная ситуация наблюдалась и на сортах яровой твёрдой пшеницы, находящихся в испытании. Сорт Оренбургская 10 поражался септориозом в меньшей степени (17,1%); степень поражения сорта Краснокутка 10 составила 37,9%, что превысило показатели остальных сортов яровой твёрдой пшеницы, но было ниже, чем у озимых сортов. При этом показатель средней степени поражения листовой пластины видом *S. tritici* на сорте Оренбургская 10 составил 12,7% и 30,3% на сорте Краснокутка 10.

Следует отметить, что сорта озимой мягкой пшеницы и яровой мягкой пшеницы сильнее поражались септориозом, чем яровые твёрдые. Так, общая степень поражения септориозом листовой пластины среди сортов озимой мягкой пшеницы составила 41,6%, среди сортов яровой мягкой пшеницы - 39,2, среди сортов яровой твёрдой пшеницы - 30,7.

Виды *S. nodorum* и *S. avenae* имели существенно низкие показатели частоты встречаемости и средней степени поражения листовой пластины.

Яровые сорта пшеницы несколько сильнее поражались видом *S. nodorum* по сравнению с озимыми сортами, а твёрдая пшеница по сравнению с мягкой. Частота встречаемости вида *S. nodorum* на изученных сортах озимой мягкой пшеницы составила 13,3%, на сортах яровой мягкой пшеницы - 15,8%, на сортах яровой твёрдой пшеницы - 17%.

Таблица 25.

Патогенный комплекс септориозных пятнистостей на районированных сортах яровой твёрдой пшеницы  
(средние показатели за 2011-2017 г.г.)

№ п/п	Сорт пшеницы	Общая степень поражения поражения септориозом листовой пластины, %	Частота встречаемости изолятов видов возбудителей септориоза, %		
			<i>S. tritici</i>	<i>S. nodorum</i>	<i>S. avenae</i>
1	Безенчукская 182	34,3±28,46	77±15,66	16±10,85	7±4,83
2	Валентина	32,9±33,86	75±16,9	19±11,75	5±5,42
3	Донская Элегия	31,4±50,07	81±17,56	16±14,15	3±4,52
4	Краснокутка 10	37,9±23,94	80±10,99	15±7,15	5±4,07
5	Оренбургская 10	17,1±0,75	74±22,03	19±15,65	7±6,90
Среднее значение		30,7±35,42	77,3±2,73	17±1,67	5,3±1,51
НСР <sub>0,05</sub>		20,11	29,2	21,05	10,13

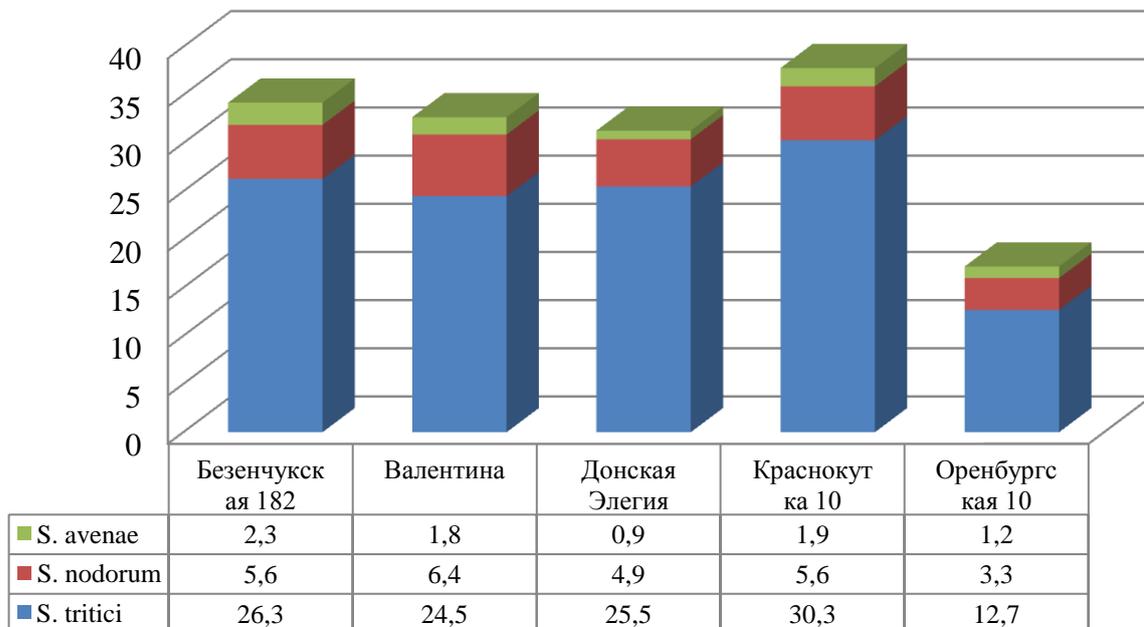


Рисунок 12. Степень поражения каждым видом септориоза листовой пластины сортов яровой твёрдой пшеницы за период 2011-2017 г.г., %

Таким образом, для изучения влияния возделываемых сортов пшеницы на частоту встречаемости видов возбудителей септориоза в течение 2011 - 2017г.г. были проведены исследования с использованием модельных экспериментов без применения фунгицидов на хорошем естественном инфекционном фоне.

Показано, что вид *S. tritici* занимает лидирующее положение среди септориозных пятнистостей в патогенном комплексе. Чаще всего вид *S. tritici* был отмечен на озимых сортах Московская 39 и Северодонецкая Юбилейная с частотой встречаемости 90%. На сорте озимой мягкой пшеницы Донская Лира данный вид имел частоту встречаемости 73%, что было самым низким показателем. Подобная ситуация складывалась на сортах яровой пшеницы. Вид *S. tritici* имел наибольшую частоту встречаемости - 84% на яровой мягкой пшенице сорта Л 503, наименьшую - 72% - на сорте Гранни. Частота встречаемости вида *S. tritici* на сортах яровой твёрдой пшеницы изменялась от 74% на сорте Оренбургская 10 до 81% на сорте Донская Элегия.

Вид *S. nodorum* занимал второе место по частоте встречаемости в патогенном комплексе септориоза. Чаще он отмечался на сортах озимой мягкой пшеницы Бирюза (18%), Донская Лира (22%), на сорте яровой мягкой пшеницы сорта Гранни (22%). Среди сортов озимой твёрдой пшеницы данный вид чаще отмечался на сортах Валентина и Оренбургская 10 (по 19% соответственно).

Вид *S. avenae* занимал третье место в патогенном комплексе септориозных пятнистостей. Частота встречаемости данного вида на сортах озимой мягкой пшеницы была незначительной по сравнению с видами *S. tritici* и *S. nodorum* и изменялась от 1% на сорте Северодонецкая Юбилейная до 5% на сорте Московская 56. На сортах яровой мягкой пшеницы Воронежская 12 и Л 503 отмечалось сходство встречаемости вида *S. avenae* (по 6% соответственно), реже патоген встречался на сорте Дарья (1%). На сорте яровой твёрдой пшеницы Донская Элегия частота встречаемости вида *S. avenae* составила 3%, на сортах Безенчукская 182 и Оренбургская 10 - по 7% соответственно. Показано влияние сорта-хозяина на видовой состав септориоза, однако при этом сохраняется

соотношение видов *S. tritici*, *S. nodorum*, *S. avena* за все годы проведённых исследований.

Для каждого сорта, находящегося в испытании, была рассчитана степень поражения отдельным видом септориоза на основании частоты встречаемости каждого вида возбудителя (видовой состав) и поражённости растений септориозом.

Все сорта озимой мягкой пшеницы поразились септориозом на уровне 40% и выше, при этом на всех сортах с высокой частотой встречаемости выделялся вид *S. tritici*.

Среди сортов яровой мягкой пшеницы можно выделить Л 503 и Фаворит, Тулайковская 10. Степень поражения септориозом этих сортов составила 27,9% , 23,6% и 29, 3% соответственно. Эти сорта по отношению к патогену можно классифицировать как слабовосприимчивые. Так как частота встречаемости вида *S. tritici* на этих сортах была выше по сравнению с другими (84%, 78% и 83% соответственно), то можно констатировать определенный уровень неспецифической устойчивости именно к этому патогену.

Сорта яровой твёрдой пшеницы обладают большей устойчивостью к септориозу. Из них сильнее всех поразился сорт Краснокутка 10 - 37,9%. Особенно можно выделить сорт Оренбургская 10. Его степень поражения составила 17,1%.

Представляло интерес подробно изучить влияние условий года, жизненной формы и вида пшеницы на формирование видового состава септориоза в патогенном комплексе пшеницы.

### 3.3 ВЛИЯНИЕ АГРОКЛИМАТИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ НА ИЗМЕНЕНИЕ ВИДОВОГО КОМПЛЕКСА ВОЗБУДИТЕЛЕЙ СЕПТОРИОЗА ПШЕНИЦЫ

В предыдущем разделе было показано влияние генотипа сорта пшеницы на формирование видового состава популяций возбудителей септориоза в условиях Тамбовской области. Для изучения зависимости между частотой встречаемости видов септориоза и агроэкологическими условиями, складывающимися в разные годы, был собран инфекционный материал на производственных посевах, Госсортучастках и в коллекциях НИИ с шестидесяти сортов озимой мягкой (*Triticum aestivum* L.), тридцати трёх яровой мягкой (*Triticum aestivum* L.) и шестнадцати яровой твёрдой пшеницы (*Triticum durum* Desf) в 5 областях ЦЧР (Тамбовской, Липецкой, Воронежской, Курской и Белгородской). Полученные результаты представлены на рисунке 13 и в приложениях 2, 3.

Аномальные погодные условия 2010 года с высоким температурным режимом, воздушной и почвенной засухой отрицательно сказались на растении-хозяине и на патогенном комплексе. Отмечено низкое развитие септориоза на пшенице, однако вид *S. tritici* имел наибольшую частоту встречаемости в патогенном комплексе септориозных пятнистостей - 96,71%. Виды *S. avenae* и *S. nodorum* в 2010 году имели наименьшую частоту встречаемости за весь период изучения (0,6% и 2,69% соответственно).

Как было показано ранее, *Septoria tritici* являлся самым распространённым видом септориоза на протяжении всех лет изучения в Тамбовской области. По обобщённым результатам анализа частоты встречаемости видов септориоза на пшенице в пяти областях ЦЧР показано, что частота встречаемости вида *S. tritici* в 2011 году составила 72,58%, в 2015 - 86,5%, в 2016 - 82,37%, в 2017 - 81,08%. Следует отдельно выделить годы 2012, 2014 и 2013. Они характеризуются тем, что складывались наиболее благоприятные агроэкологические условия для развития вида *S. tritici*. Его частота встречаемости превысила 90 случаев из 100 и составила 90,08%, 90,16% и 92,42% соответственно.

По частоте встречаемости за восемь лет изучения вид *Stagonospora nodorum* занимал стабильно вторую позицию в патогенном комплексе септориозных

пятнистостей. В 2013 году его показатель составил 4,97%, в 2014 - 7,59%, в 2012 - 7,68%. В 2015, 2017, 2016 и 2011 годах частота встречаемости вида *S. nodorum* превысила 10% и составила 10,04%, 11,97%, 14,08% и 15,20% соответственно.

Вид *Stagonospora avenae* отмечен достаточно редко. Он, как правило, выделяется на поздних стадиях развития пшеницы и поэтому не наносил вреда качественным и количественным показателям сельскохозяйственной продукции. Его частота встречаемости в 2012, 2013 и 2014 годах не превышала 3%. В 2016 году показатель составил 6,56%, в 2017 - 9,67%, а в 2011 году частота встречаемости превысила порог 10% и составила 11,84%.

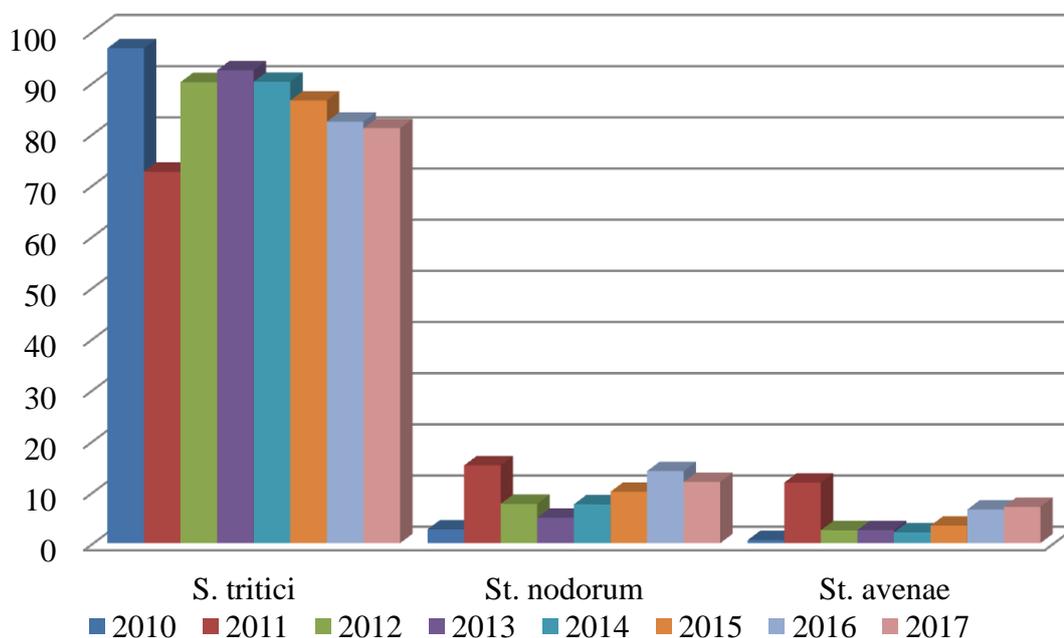


Рисунок 13. Видовой состав септориоза на озимой мягкой, яровой мягкой и твёрдой пшенице территории ЦЧР за период 2010-2017 г.г., %

Влияние агроэкологических условий, складывающихся на протяжении восьми лет изучения, на частоту встречаемости видов *S. tritici*, *S. nodorum* и *S. avenae* определяли с использованием F-критерия Фишера. Критический уровень значимости при проверке статистических гипотез ( $p$ ) принимался равным 0,05 (таблица 26).

Дисперсионный анализ показателей частоты встречаемости видов септориоза на сортах пшеницы Центрально-Чернозёмного региона в зависимости от условий года, складывающихся в процессе вегетации растений (2010-2017г.г.)

Отмечены эффекты, значимые на уровне  $p < 0,05$

Сравниваемые группы: влияние агроклиматических условий года: 2010-2017	F <sub>коэф. Фишера</sub>		р
	<i>Septoria tritici</i>	<b><u>9,37</u></b>	<b>0,00</b>
	<i>Stagonospora nodorum</i>	<b><u>11,93</u></b>	<b>0,00</b>
	<i>Stagonospora avena</i>	<b><u>6,73</u></b>	<b>0,00</b>

Согласно Критерию Фишера, выявлено влияние агроклиматических условий на частоту встречаемости всех трёх видов септориоза. Особенно сильно условия года влияли на частоту встречаемости вида *Stagonospora nodorum* (F<sub>коэф. Фишера</sub> = 11,93).

Установлено, что присутствует слабая положительная корреляция между показателями частоты встречаемости вида *Septoria tritici* и средней температурой в апреле (0,22) и мае (0,13) (таблица 27). Отмечается обратная слабая корреляция частоты встречаемости вида *S. nodorum* и *S. avenae* от показателей температуры в апреле (-0,167 и -0,233), температуры в мае (-0,109 и -0,100 соответственно). Отсюда следует, что тёплый температурный режим мая и апреля оказывает положительное влияние на частоту встречаемости вида *S. tritici*, тогда как более прохладные дни этих месяцев скажутся на лучшем развитии видов *S. avenae* и *S. nodorum*.

Имеет место слабая отрицательная корреляция между показателями частоты встречаемости вида *Septoria tritici* и влажностью в апреле, июне и средним показателем за 4 месяца (-0,097; -0,117; -0,090 соответственно). Следует отметить слабую прямую связь между частотой встречаемости вида *S. nodorum* и показателем влажности в апреле (0,089), влажности в июне (0,116) и средним показателем за 4 месяца (0,092). Данные таблицы 27 показывают, что вид *S.*

*nodorum* получает преимущественное развитие в годы с более влажной погодой во время вегетации пшеницы, в отличие от вида *S.tritici*, который является более устойчивым к пониженным показателям влажности.

Таблица 27

Показатели коэффициентов корреляции частоты встречаемости видов рода  
*Septoria/Stagonospora*

(Отмеченные корреляции значимы на уровне  $p \leq 0,05$ )

Сравниваемые показатели	<i>Septoria tritici</i>	<i>Stagonospora nodorum</i>	<i>Stagonospora avena</i>
Сред.температура в апреле	<u>0,221</u>	<u>-0,167</u>	<u>-0,233</u>
Сред.температура в мае	<u>0,125</u>	<u>-0,109</u>	<u>-0,100</u>
Сред.температура в июне	-0,046	0,036	0,035
Сред.температура в июле	<u>-0,099</u>	<u>0,087</u>	<u>0,108</u>
Сред.температура за 4 месяца	0,069	-0,059	-0,056
Влажность в апреле	<u>-0,097</u>	<u>0,089</u>	0,077
Влажность в мае	-0,034	0,056	-0,017
Влажность в июне	<u>-0,117</u>	<u>0,116</u>	0,075
Влажность в июле	0,031	0,002	-0,067
Средний показатель влажности за 4 месяца	<u>-0,090</u>	<u>0,092</u>	0,045

Для проведения множественного сравнения средних величин, характеризующих частоту встречаемости видов септориоза в различные годы проведённых исследований, использовали критерий Бонферрони. Данный критерий, широко использующийся при проверке статистических гипотез и при проведении попарных сравнений, считается более корректным, чем критерий Стьюдента. За критический уровень значимости различий брали

$$p = 0,05/\text{число сравнений}.$$

Полученные результаты дисперсионного анализа межгрупповых различий по признаку частоты встречаемости разных видов септориоза приведены в таблицах 28, 29 и 30.

Между сравниваемыми показателями частоты встречаемости видов *Septoria tritici*, *Stagonospora nodorum* и *Stagonospora avenae* на сортах пшеницы в разные годы проведённых исследований наблюдаются различия на принятом уровне значимости между показателями 2010 года и всех остальных лет исследований. Как отмечалось выше, этот год характеризовался аномально жаркими условиями, низким количеством (местами отсутствием) осадков, почвенной и воздушной засухой.

Условия 2011 года также отразились на частоте встречаемости видов *Septoria tritici* и *Stagonospora avenae*. Достоверно отличались условия 2011 - 2012, 2013, 2014, 2015 и 2016 г.г., повлиявшие на частоту встречаемости видов (таблицы 28, 29). В отношении показателя частоты встречаемости вида *Stagonospora nodorum* в 2011 году отмечаются различия с 2012, 2013 и 2014г.г. (таблица 30).

Достоверно отличались между собой показатели частоты встречаемости *Stagonospora avenae* в 2014 и 2017 гг. (таблица 28).

Подобные различия связаны со значительными изменениями погодных условий во время проведения исследований. Так, наиболее влагообеспеченные годы были 2012, 2014 и 2015 (таблица 6). 2011 год характеризовался прохладной погодой и снижением количества осадков во время весенне-летних месяцев. В 2017 году осадков выпало ещё меньше (312 мм), чем в 2011 году (396 мм), однако различия по признаку частоты встречаемости вида *Septoria tritici* с годами 2015 (518 мм) и 2016 (262 мм) не отмечаются. По видимому имело значение компенсаторное действие факторов значений температуры. Результаты дисперсионного анализа межгрупповых различий по признаку частоты встречаемости вида *Septoria tritici* показали достоверное отличие показателей за 2013 и 2016, не смотря на примерно одинаковые условия, складывающиеся во время вегетации растений. Однако, здесь, по видимому, существенное значение имела перезимовка патогена и отличия в климатических характеристиках предшествующих зимних месяцев, марта и апреля.

Таблица 28

Результаты дисперсионного анализа межгрупповых различий по признаку частоты встречаемости вида *Stagonospora avenae*, выделенного с пшеницы, в зависимости от агроклиматических условий года (значения ошибки  $p$  при попарном сравнении с поправкой Бонферрони)

Общий итог дисперсионного анализа для сравнения 3-х и более групп: $F=11,259$ ; $p \leq 0,05$ ошибка при сравнении всех групп одновременно = 0,0001							
Год	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016
2011	<b>0,000</b>	-	-	-	-	-	-
2012	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	-	-	-	-	-
2013	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	1,000	-	-	-	-
2014	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	1,000	1,000	-	-	-
2015	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	1,000	1,000	1,000	-	-
2016	<b>0,039</b>	<b>0,031</b>	0,249	0,145	0,080	0,782	-
2017	<b>0,016</b>	0,106	0,096	0,080	<b>0,028</b>	0,313	1,000

Отмечены различия по частоте встречаемости вида *S. tritici*, выделенные из инфекционного материала в 2012-2017, 2013-2016, 2013-2017 и 2014-2017 гг. (таблица 29).

Таблица 29

Результаты дисперсионного анализа межгрупповых различий по признаку частоты встречаемости вида *Septoria tritici*, выделенного с пшеницы, в зависимости от агроклиматических условий года (значения ошибки  $p$  при попарном сравнении с поправкой Бонферрони)

Общий итог дисперсионного анализа для сравнения 3-х и более групп: $F=11,789$ ; $p \leq 0,05$ ошибка при сравнении всех групп одновременно = 0,0000							
Год	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016
2011	<b>0,000</b>	-	-	-	-	-	-
2012	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	-	-	-	-	-
2013	<b>0,001</b>	<b>0,000</b>	1,000	-	-	-	-
2014	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	1,000	1,000	-	-	-
2015	<b>0,003</b>	<b>0,000</b>	1,000	0,466	1,000	-	-
2016	<b>0,001</b>	<b>0,024</b>	0,165	<b>0,003</b>	0,112	1,000	-
2017	<b>0,000</b>	0,116	<b>0,043</b>	<b>0,001</b>	<b>0,027</b>	1,000	1,000

Результаты дисперсионного анализа межгрупповых различий по признаку частоты встречаемости вида *Stagonospora nodorum*, выделенного с пшеницы, в зависимости от агроклиматических условий года

(значения ошибки  $p$  при попарном сравнении с поправкой Бонферрони)

Общий итог дисперсионного анализа для сравнения 3-х и более групп: $F=6,896$ ; $p \leq 0,05$ ошибка при сравнении всех групп одновременно = 0,0000							
Год	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016
2011	<b>0,000</b>	-	-	-	-	-	-
2012	<b>0,000</b>	<b>0,040</b>	-	-	-	-	-
2013	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	1,000	-	-	-	-
2014	<b>0,000</b>	<b>0,026</b>	1,000	1,000	-	-	-
2015	<b>0,005</b>	0,536	1,000	0,237	1,000	-	-
2016	<b>0,000</b>	1,000	0,094	0,000	0,069	1,000	-
2017	<b>0,014</b>	1,000	1,000	0,078	1,000	1,000	1,000

Таким образом, несмотря на то, что агроклиматические условия года оказывают влияние на частоту встречаемости видов *S. tritici*, *S. nodorum* и *S. avenae*, по-видимому, на различия, установленные с использованием F-критерия Фишера (таблица 26), повлияли показатели 2010 и 2011 г.г. В остальные годы существенных отличий для видов *S. nodorum* и *S. avenae* не обнаружено (таблицы 28, 30). Для вида *S. tritici*, кроме того, были отмечены различия по частоте встречаемости, выделенные с инфекционного материала в 2012-2017, 2013-2016, 2013-2017 и 2014-2017 гг. (таблица 29).

Анализируя результаты зависимости частоты встречаемости видов септориоза от жизненной формы и вида пшеницы (рисунок 14, приложение 5), можно отметить, что существенного влияния выявлено не было. Все жизненные формы пшеницы поражаются тремя видами септориоза с одинаковой закономерностью. Частота встречаемости вида *S. tritici* за время проведенных исследований изменялась от 79,77% на яровой твердой пшенице до 86,26% и 88,49% на яровой и озимой мягкой пшенице соответственно.

Частота встречаемости вида *Stagonospora nodorum* на сортах озимой мягкой пшеницы была 8,18%, на сортах яровой мягкой пшеницы - 8,99%, на сортах яровой твёрдой пшенице показатель превысил величину 10% и составил 14,53%.

Вид *Stagonospora avenae* отмечен чаще на сортах озимой мягкой пшеницы. Его частота встречаемости составила 9,98%. Реже данным видом поражались сорта яровой мягкой и твёрдой пшеницы - 4,82% и 5,90% соответственно.

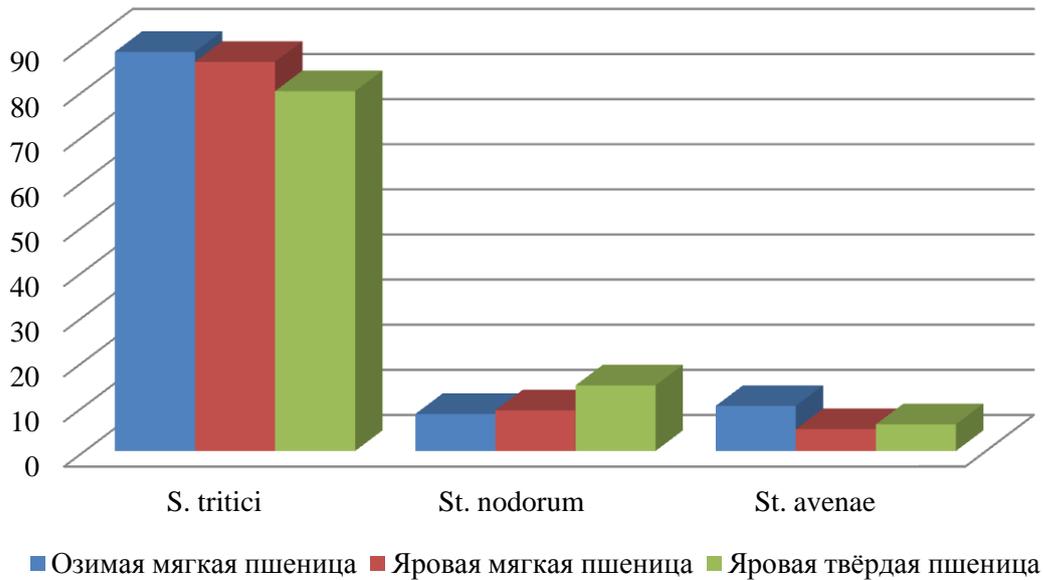


Рисунок 14. Видовой состав септориоза на пшенице территории ЦЧР за период 2010-2017 г.г. в зависимости от жизненной формы и вида пшеницы, %.

Влияние жизненной формы и вида пшеницы на частоту встречаемости видов *S. tritici*, *S. nodorum* и *S. avenae* определяли с использованием F-критерия Фишера. Критический уровень значимости при проверке статистических гипотез ( $p$ ) принимался равным 0,05 (таблица 31).

Дисперсионный анализ показателей частоты встречаемости видов септориоза на разных жизненных формах и видах пшеницы Центрально-Чернозёмного региона

Отмечены эффекты, значимые на уровне  $p < 0,05$

Сравниваемые группы:	F <sub>коэф. Фишера</sub>		p
	озимая мягкая, яровая	<i>Septoria tritici</i>	
мягкая и яровая	<i>Stagonospora nodorum</i>	<b><u>2,00</u></b>	0,00
твёрдая пшеницы	<i>Stagonospora avena</i>	1,48	0,23

Согласно Критерию Фишера, жизненная форма и вид растения-хозяина достоверно влияет на частоту встречаемости видов *S. tritici* и *S. nodorum* ( $F_{\text{коэф. Фишера}} = 8,71$  и  $2,00$  соответственно). Данный метод не позволил выявить влияние жизненных форм и видов пшеницы на частоту встречаемости вида *S. avena*.

При помощи критерия Бонферрони было проведено попарное сравнение средней частоты встречаемости разных видов септориоза в зависимости от жизненной формы и вида растения-хозяина. Полученные результаты представлены в таблицах 32, 33 и 34.

Применение данного статистического метода позволило установить достоверные отличия по частоте встречаемости вида *Stagonospora avenae* на мягкой и твёрдой пшенице и отсутствие различий при сравнении частоты встречаемости вида, выделенного с озимой мягкой и яровой мягкой пшеницы.

Таблица 32

Результаты дисперсионного анализа межгрупповых различий по признаку частоты встречаемости вида *Stagonospora avenae*, выделенного с пшеницы, в зависимости от жизненной формы и вида растения-хозяина (значения ошибки  $p$  при попарном сравнении с поправкой Бонферрони)

Общий итог дисперсионного анализа для сравнения 3-х и более групп: $F=4,5465$ ; $p \leq 0,05$ ошибка при сравнении всех групп одновременно = 0,01105		
<b>Жизненная форма и вид</b>	Озимая мягкая пшеница	Яровая мягкая пшеница
Яровая мягкая пшеница	1,000000	-
Яровая твёрдая пшеница	<b>0,010130</b>	<b>0,029337</b>

Подобная тенденция прослеживалась и по отношению к показателю частоты встречаемости вида *Septoria tritici* на сортах озимой мягкой, яровой мягкой и яровой твёрдой пшеницы при попарном сравнении. Отмечены различия между мягкими и твёрдыми сортами пшеницы.

Таблица 33

Результаты дисперсионного анализа межгрупповых различий по признаку частоты встречаемости вида *Septoria tritici*, выделенного с пшеницы, в зависимости от жизненной формы и вида растения-хозяина (значения ошибки  $p$  при попарном сравнении с поправкой Бонферрони)

Общий итог дисперсионного анализа для сравнения 3-х и более групп: $F=5,2917$ ; $p \leq 0,05$ ошибка при сравнении всех групп одновременно = 0,00532		
<b>Жизненная форма и вид</b>	Озимая пшеница	Яровая мягкая пшеница
Яровая мягкая пшеница	1,000000	-
Яровая твёрдая пшеница	<b>0,003686</b>	<b>0,042913</b>

При сравнении частоты встречаемости вида *Stagonospora nodorum*, в зависимости от жизненной формы и вида растения-хозяина, установлены достоверные отличия между озимой мягкой пшеницей и яровой твёрдой,

различий между яровой мягкой пшеницей и яровой твёрдой пшеницей, озимой мягкой и яровой мягкой пшеницей не выявлено.

Таблица 34

Результаты дисперсионного анализа межгрупповых различий по признаку частоты встречаемости вида *Stagonospora nodorum*, выделенного с пшеницы, в зависимости от жизненной формы и вида растения-хозяина (значения ошибки  $p$  при попарном сравнении с поправкой Бонферрони)

Общий итог дисперсионного анализа для сравнения 3-х и более групп: $F=3,7106$ ; $p \leq 0,05$ ошибка при сравнении всех групп одновременно = 0,02515		
<b>Жизненная форма и вид</b>	Озимая мягкая пшеница	Яровая мягкая пшеница
Яровая мягкая пшеница	0,820692	-
Яровая твёрдая пшеница	<b>0,021446</b>	0,251173

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ К ГЛАВЕ 3

Одной из серьёзных задач сельскохозяйственного производства является возможность прогнозирования изменения патогенного комплекса сельскохозяйственных культур.

Важно не только установить наличие тех или иных вредных организмов, но и оценить степень развития патогенов, роль сортов-хозяев, их иммунологический потенциал, учесть метеоусловия, способствующие или, наоборот, снижающие вероятность достижения порога вредоносности. Об этом также писал в своей работе В.И. Танский [1988].

По данным Обзора фитосанитарного состояния посевов сельскохозяйственных культур в Российской Федерации в 2015 году и прогнозу развития вредных объектов в 2016 году, в ЦЧР на полях озимой и яровой пшеницы распространено до 40 видов вредителей, 50 болезней, 150 различных видов сорняков. За последние годы, вследствие целого ряда факторов, фитосанитарная обстановка в регионе осложнялась. Наряду с сокращением площадей, на которых проводятся защитные мероприятия, необходимо отметить отрицательное влияние падения общей культуры земледелия в результате нарушения севооборотов, агротехники и сокращения использования удобрений.

Из болезней пшеницы наибольшую опасность представляет бурая ржавчина, септориоз, пыльная и твёрдая головня, альтернариоз, фузариоз, корневые и прикорневые гнили.

Проведённые исследования показали, что отмечалось особенно сильное поражение бурой ржавчиной и септориозом озимой пшеницы в 2012 году (60%, 47% соответственно), яровой пшеницы - в 2009 году (60%, 39% соответственно).

Установлено, что потери урожая пшеницы от бурой ржавчины и септориоза на протяжении 9 лет изучения оказались значительными. На сортах озимой пшеницы недобор урожая из-за болезней, вызванных септориозом и бурой ржавчиной, в среднем за 9 лет составил 21,6%, на сортах яровой пшеницы - 18,2%.

Мучнистая роса в условиях региона поражает преимущественно сорта яровой мягкой пшеницы. Её развитие на пшенице сильно подвержено влиянию

природных условий, складывающихся в течение вегетации растений. За годы проведённых исследований мучнистая роса вызывала несущественные потери зерна пшеницы в регионе.

Развитие стеблевой и жёлтой ржавчины отмечалось единично на некоторых сортах и не получало массового распространения. Исключением стал 2016 г., когда распространение стеблевой ржавчины на пшенице наблюдалось в регионе повсеместно.

По-прежнему большую значимость для региона имеют виды пыльной и твёрдой головни. Эти фитопатогены регистрируются на сортах озимой пшеницы со II декады июня. За годы проведённых исследований средневзвешенный % поражённых колосьев в среднем не превышал 5% по региону.

Таким образом, был определён круг наиболее распространённых в зоне исследования болезней пшеницы.

Вид *S. tritici* занимает лидирующее положение среди патогенного комплекса септориозных пятнистостей. Чаще всего вид *S. tritici* был отмечен на озимых сортах Московская 39 и Северодонецкая Юбилейная с частотой встречаемости 90%. Подобная ситуация складывалась на сортах яровой пшеницы. Самая высокая частота встречаемости данного вида регистрировалась на сортах Тулайковская 10, Дарья - 83%, на сорте Л 503 - 84%. Вид *S. tritici* имел частоту встречаемости на сортах яровой твёрдой пшеницы: 74% - на сорте Оренбургская 10; 75% - на сорте Валентина; 77% - на сорте Безенчукская 182; 80 и 81% - на сортах Краснокутка 10 и Донская Элегия. Вид *S. nodorum* занимал второе место по распространению в патогенном комплексе септориозных пятнистостей. Частота встречаемости вида *S. avenae* значительно уступала первым двум видам: на сортах озимой мягкой изменялась от 1% на сорте Северодонецкая Юбилейная до 5% - на сорте Московская 56. На сортах яровой мягкой пшеницы Воронежская 12 и Л503 отмечалось сходство встречаемости вида *S. avenae* (по 6% соответственно). На сорте яровой твёрдой пшеницы Донская Элегия частота встречаемости вида *S. avenae* составила 3%, на сортах Валентина и Краснокутка 10 - 5%, на сортах Безенчукская 182 и Оренбургская 10 - 7% соответственно.

Для каждого сорта, находящегося в испытании, была рассчитана степень поражения отдельным видом септориоза на основании частоты встречаемости каждого вида возбудителя (видовой состав) и поражённости растений септориозом.

Среди сортов яровой мягкой пшеницы можно выделить Л 503 и Фаворит, Тулайковская 10. Степень поражения септориозом этих сортов составила 27,9% , 23,6% и 29, 3% соответственно. Поскольку частота встречаемости вида *S. tritici* на этих сортах была выше по сравнению с другими (84%, 78% и 83% соответственно), то эти сорта по отношению к патогену можно классифицировать как слабовосприимчивые.

Сорта яровой твёрдой пшеницы обладают большей устойчивостью к септориозу. Больше всех поразила сорт Краснокутка 10 - 37,9%. Особенно можно выделить сорт Оренбургская 10. Его степень поражения составила 17,1%.

Распространение септориозных пятнистостей пшеницы в ЦЧР, по-видимому, обусловлено благоприятными климатическими факторами для их развития.

С использованием F-критерия Фишера и метода попарного сравнения с поправкой Бонферрони показано достоверное влияние агроклиматических условий года, жизненной формы и вида на формирование видового состава септориозной пятнистости пшеницы. При этом сохраняется соотношение видов *S. tritici*, *S. nodorum*, *S. avena* за все годы проведённых исследований.

В настоящее время уделяется особое внимание влиянию климатических изменений на эпидемиологию болезней, агрессивность патогенов и устойчивость растений [Левитин, 2017; Coakley et al., 1999; Garrett et al., 2006; Garrett et al., 2009; Afanasenko, Levitin, 2012; Левитин, 2015, Изменение климата и его последствия, 2009].

В работах М.М. Левитина [2015, 2017] показано смещение ареала распространения на север южных видов грибов, в том числе и вида *Septoria tritici*. Отмечено, что важным фактором, влияющим на жизнедеятельность гриба, является температура и что умеренно тёплые зимы благоприятно влияют на

выживаемость вида. Повышение температуры воздуха может привести к уменьшению длины латентного периода у *S. tritici* [Shaw, 1990, Chungu, 2001].

Изученные показатели коэффициентов корреляции позволили установить, что тёплый температурный режим мая и апреля оказывает положительное влияние на частоту встречаемости вида *S. tritici*. Средняя температура апреля за 8 лет изучения была +12,39°C, средняя температура мая - +21,73°C. В литературе имеются сведения, что вид *S. tritici* лучше развивается при температуре +16 - +25°C [Eyal et al., 1987]. В нашей работе отмечена обратная слабая корреляция частоты встречаемости видов *S. nodorum* и *S. avenae* и показателей средней температуры в апреле (-0,167 и -0,233), средней температуры в мае (-0,109 и -0,1 соответственно). Поэтому можно сделать заключение, что более прохладные дни этих месяцев скажутся на лучшем развитии видов *S. avenae* и *S. nodorum*. По литературным данным известно, что диапазоном оптимальных температур для вида *S. nodorum* является +12 - +26°C, то есть нижний предел на 4°C ниже, чем для *S. tritici* [Shipton et al., 1971; Babodoost, Herbert, 1984]. На основании анализа коэффициентов корреляции между частотой встречаемости видов септориоза и показателем средней влажности можно сделать вывод, что вид *S. nodorum* получает преимущественное развитие в годы с более влажной погодой во время вегетации пшеницы, в отличие от вида *S. tritici*, который является более устойчивым к пониженным показателям влажности.

Эти данные демонстрируют адаптацию патогена к условиям повышения температурного режима и уменьшения количества осадков. Наглядным примером может служить 2010 год. В условиях экстремально высоких температур, воздушных и почвенных засух во время вегетации растений на сортах пшеницы было низкое развитие септориоза. При этом выделялся в основном вид *S. tritici* с частотой встречаемости в пределах 94-100%. Вид *S. avena* зафиксирован только на сорте яровой мягкой пшенице Воронежская 6, частота встречаемости 2%. Частота встречаемости вида *S. nodorum* была в пределах 2-8%, что существенно ниже показателей 2011-2017 г.г. изучения.

Оба вида *S. nodotum* и *S. avena* поражают как озимую, так и яровую пшеницу. Как отмечают Е.В. Пахолкова с коллегами [2017], *S. tritici* более приурочен к озимой пшенице, чем к яровой. Этот факт они объясняют условиями сохранения инфекции в межвегетационный период в виде мицелия и плодовых тел на молодых растениях, при этом грибок может иметь дополнительные циклы бесполой репродукции на растениях в течение осени и весны. На стерне вид *S. tritici* сохраняется хуже, в отличие от вида *S. nodorum*. Вид *S. nodorum* способен сохраняться в зерне. Этими закономерностями коллеги объясняют преобладание вида *S. tritici* в южных районах, в том числе и на территории ЦЧР, где складываются благоприятные условия для возделывания озимой пшеницы.

## ГЛАВА 4. ИЗУЧЕНИЕ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИЙ ВОЗБУДИТЕЛЕЙ БОЛЕЗНЕЙ ПШЕНИЦЫ ПО МОРФОЛОГО-КУЛЬТУРАЛЬНЫМ ПРИЗНАКАМ И ВИРУЛЕНТНОСТИ В ЦЧР

Непременной составляющей результативности селекции на устойчивость является наличие исчерпывающей информации о внутривидовой дифференциации популяций возбудителей болезней по патогенным свойствам (вирулентность и агрессивность). Знания внутривидовой структуры фитопатогенов необходимы для селекционно-генетической защиты сельскохозяйственных растений от болезней.

### 4.1 СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ ВОЗБУДИТЕЛЕЙ СЕПТОРИОЗА ПШЕНИЦЫ ПО МОРФОЛОГО-КУЛЬТУРАЛЬНЫМ СВОЙСТВАМ

Популяции возбудителя септориоза пшеницы являются гетерогенными как по культурально-морфологическим, так и по патогенным признакам. С целью изучения внутривидовой изменчивости был выбран вид *Septoria tritici* как самый распространённый возбудитель септориозных пятнистостей пшеницы на территории ЦЧР.

По симптомам поражения не всегда можно дифференцировать возбудителя до вида, поэтому искусственное культивирование является дополнительным средством определения видовой принадлежности данного патогена [Зеленева, 2006; Судникова, Артёмова, Зеленева, 2006]. В своей работе мы руководствовались методикой, разработанной А.А. Саниной [1991]. Она предложила классифицировать моноспоровые изоляты этого вида гриба на три морфотипа: дрожжеподобный, смешанный и мицелиальный, а также выделять среди них десять фенотипов, различающихся по строению и окраске колоний.

Для изучения природной популяции возбудителя проводили обследования производственных и селекционных посевов пшеницы на поражённость их болезнью в фазу молочно-восковой спелости зерна. В изучение включали не менее 100 моноконидиальных изолятов, а именно их морфологические и

культуральные признаки (размер, структуру, окраску колоний и интенсивность споруляции гриба). Проведённые нами исследования позволили охарактеризовать морфолого-культуральные свойства *S. tritici* в популяции центрально-чернозёмной зоны.

По внешнему виду и характеру строения колонии изолятов, полученные с сортов пшеницы и собранные на территории ЦЧР, были представлены всеми тремя возможными морфотипами (рисунок 15, приложения 6, 7). В пределах каждого морфотипа колонии варьировали по окраске. Для её точного определения использовали шкалу цветов А.С. Бондарцева [1954].

На протяжении всех лет изучения (с 2006 по 2017 г.г.) самыми распространёнными были моноконидиальные изоляты с колониями дрожжеподобного типа. Исключением стали изоляты, выделенные в 2009 г. и 2014 г. В эти годы наблюдалось преобладание колоний смешанного типа. Их частота встречаемости в 2009г. составила 45%, что на 1% превысило частоту встречаемости колоний дрожжеподобного типа. Мицелиальные колонии были отмечены в 11 случаях из 100. В 2014г. частота встречаемости колоний смешанного типа составила 74%, что значительно превысило частоту встречаемости колоний дрожжеподобного (22%) и мицелиального типов (3%).

Реже всего отмечались колонии мицелиального типа. По наблюдениям 2011 и 2013 г.г., встречаемость смешанного и мицелиального типов колоний была примерно одинакова. Так, в 2011г. она составила по 30% соответственно, а в 2013г. - 21% изолятов имел смешанный и 22% - мицелиальный тип колоний.

В 2012 и 2015гг. колонии смешанного типа встречались реже (24%), чем колонии мицелиального типа (41%). Колонии смешанного типа в эти годы заняли третью позицию, их частота встречаемости составила 15% и 20% соответственно.

Таким образом, самыми распространёнными колониями в популяции *S. tritici* на протяжении двенадцати лет изучения были колонии дрожжеподобного типа.

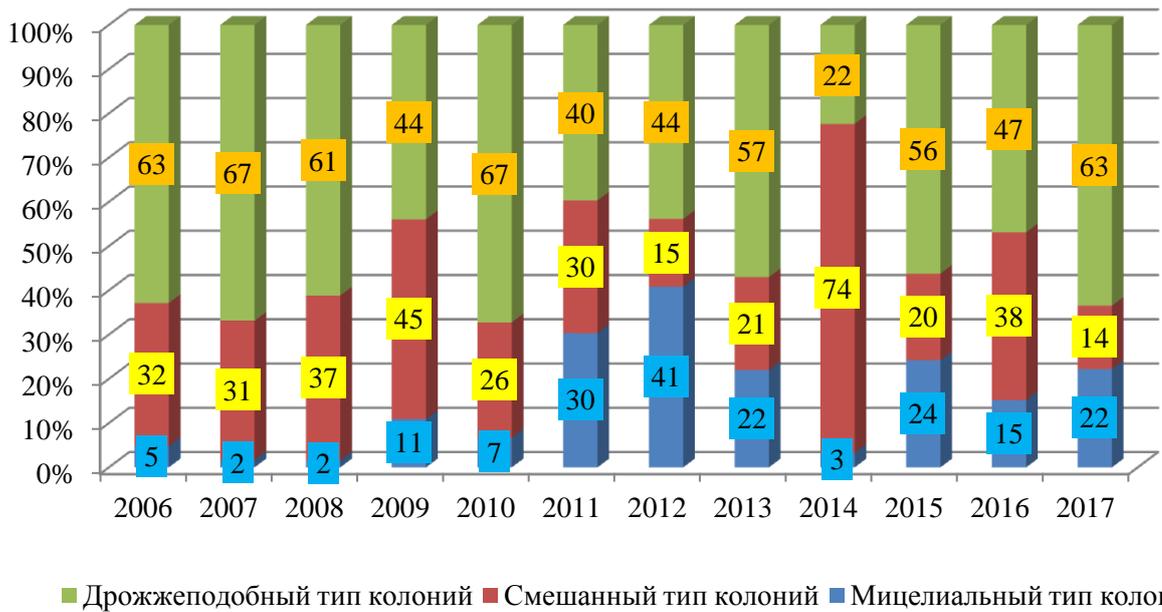


Рисунок 15. Частота встречаемости морфологических типов колоний изолятов *S. tritici*, выращенных на КГА, за период 2006-2017 гг., %

Среди колоний дрожжеподобного типа в 2006 г. чаще других отмечался фенотип 3в - колонии чёрные с розовой каймой; в остальные годы изучения преобладал фенотип 2б - чёрные гофрированные колонии (приложения 6, 7, 8).

В период изучения с 2006 по 2017 г.г. среди колоний смешанного типа в основном преобладал фенотип 4а - колонии тёмные, центр дрожжеподобный тёмный, край мицелиальный. В 2010 г. среди колоний смешанного типа доминировал фенотип 6в - серые колонии, центр дрожжеподобный, грязно-розовый, а в 2014 г. - 5б - колонии с дрожжеподобным центром розового или грязно-розового цвета, мицелиальным краем. На протяжении всех лет изучения фенотип 8д отмечен не был (центр мицелиальный; край гофрированный, жёлтый).

С 2006 г. по 2017 г., за исключением 2014 г., среди колоний мицелиального типа доминировали колонии с фенотипом 9а - колонии белого цвета до серого. В 2014 г. фенотип 9а отмечен не был, тогда как частота встречаемости фенотипа 10б составила 3% (мицелиальные колонии чёрного цвета).

Таким образом, для популяции вида *S. tritici*, распространённой на территории ЦЧР, характерно наличие девяти фенотипов из возможных десяти, различающихся по строению и окраске колоний.

Представляло интерес изучить влияние жизненной формы пшеницы на формирование морфологического типа колоний изолятов *Septoria tritici*.

Полученные результаты представлены на рисунке 16 и в приложении 8.

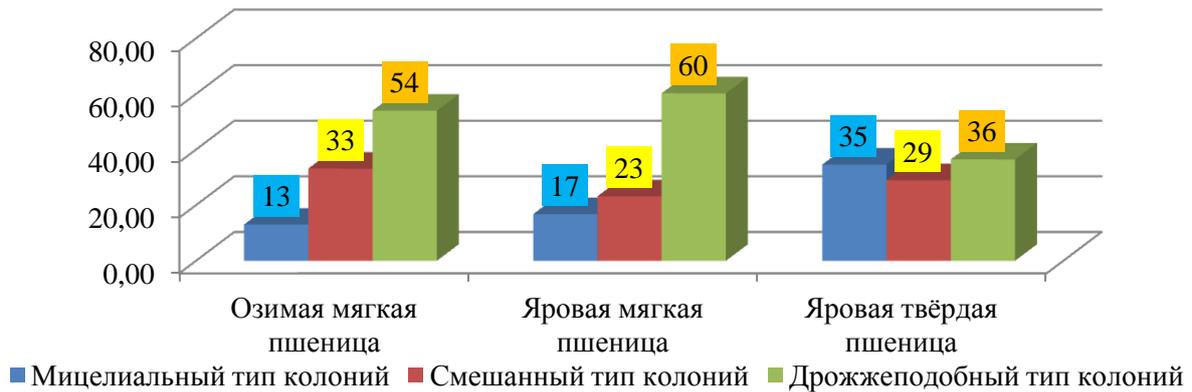


Рисунок 16. Частота встречаемости морфологических типов колоний изолятов *S. tritici*, выращенных на КГА, в зависимости от жизненной формы и вида растения-хозяина (обобщённые результаты за период 2006-2017гг.), %.

Среди колоний изолятов, выделенных с сортов озимой и яровой мягкой пшеницы, преобладал дрожжеподобный тип колоний в пределах 54% и 60% соответственно, из них наиболее часто был отмечен фенотип 2б. У колоний изолятов, выделенных с яровой твёрдой пшеницы, также преобладал дрожжеподобный тип (36%) с фенотипом 2б.

Среди колоний моноконидиальных изолятов, выделенных с озимой и яровой мягкой пшеницы, на втором месте по частоте встречаемости находился смешанный тип колоний (33% и 23% соответственно). Преобладал фенотип 4а. На третьем месте находились колонии мицелиального типа с частотой встречаемости 13% и 17% соответственно. Из них самым распространённым фенотипом был 9а.

Колонии изолятов, выделенные с яровой твёрдой пшеницы, характеризовались тем, что дрожжеподобному типу лишь на 1% уступили колонии мицелиального типа. Их частота встречаемости составила 35% и 34%

соответственно. Выделялся фенотип 9а. Фенотип 10б среди сортов яровой твёрдой пшеницы не зарегистрирован. Частота встречаемости колоний смешанного типа составила 29%, преобладал фенотип 4а.

Влияние жизненной формы и вида пшеницы на частоту встречаемости морфологических типов колоний изолятов *S. tritici* (мицелиальные, смешанные и дрожжеподобные) определяли с использованием F-критерия Фишера. Критический уровень значимости при проверке статистических гипотез ( $p$ ) принимался равным 0,05 (таблица 35).

Таблица 35.

Дисперсионный анализ показателей частоты встречаемости морфологических типов колоний изолятов *S. tritici*, выращенных на КГА, в зависимости от жизненной формы растения-хозяина за период 2006-2017г.г.

Отмечены эффекты, значимые на уровне  $p < 0,05$

Сравниваемые группы:	F <sub>коэф. Фишера</sub>		p
	озимая	<i>Дрожжеподобный тип колонии</i>	
мягкая, яровая	<i>Смешанный тип колонии</i>	<b>58,67</b>	<b>0,000</b>
мягкая и яровая твёрдая пшеницы	<i>Мицелиальный тип колонии</i>	<b>41,04</b>	<b>0,000</b>

Использование критерия Фишера показало, что частота встречаемости дрожжеподобных колоний, выделенных с сортов озимой мягкой пшеницы (54%), яровой мягкой (60%), яровой твёрдой (36%) (рисунок 25), подвержена влиянию жизненной формы и вида пшеницы сильнее ( $F_{\text{коэф. Фишера}} = 143,37$ ) по сравнению с частотой встречаемости смешанных и мицелиальных колоний, хотя значения критерия Фишера для этих групп были также достоверны.

В таблице 36 и приложении 13 приведены показатели корреляции между морфологическими типами колоний изолятов *S. tritici*, выращенных на КГА,

многолетними погодными характеристиками, степенью поражения сортов пшеницы видом *S. tritici* в поле.

Частота мицелиальных колоний на КГА имеет прямую корреляцию с влажностью в апреле (0,23). Отмечена положительная корреляция между частотой встречаемости дрожжеподобного фенотипа 2б (серые колонии, центр дрожжеподобный, грязно-розовый) и степенью поражения сортов пшеницы видом *S. tritici* в поле (0,24), что свидетельствует об их более высокой агрессивности (приложение 13).

Таблица 36

Показатели коэффициентов корреляции между показателями морфологических типов колоний изолятов *S. tritici*, выращенных на КГА, и многолетними погодными характеристиками  
Отмечены эффекты, значимые на уровне  $p \leq 0,05$

Сравниваемые показатели	Дрожжеподобные колонии (три морфотипа)	Смешанные колонии	Мицелиальные колонии	Дрожжеподобные 2б
Смешанные колонии	<b><u>-0,57</u></b>	-	-	<b><u>-0,43</u></b>
Мицелиальные колонии	<b><u>-0,49</u></b>	<b><u>-0,39</u></b>	-	<b><u>-0,45</u></b>
Влажность в апреле	-0,05	-0,19	<b><u>0,23</u></b>	0,01
Поражение пшеницы септориозом в поле	0,12	0,01	0,20	<b><u>0,24</u></b>

Изоляты *S. tritici* существенно варьировали по скорости роста на питательной среде. Она, согласно методике, определялась величиной диаметра колоний на 30-е сутки. Колонии были распределены на три группы: медленнорастущие, среднерастущие и быстрорастущие. Среди изолятов, выделенных на протяжении двенадцати лет изучения, были зарегистрированы все три вышеперечисленные группы с различной частотой встречаемости (рисунок 17, приложения 9, 10).

Среди изолятов, выделенных с сортов пшеницы в 2006, 2007, 2008, 2010, 2011, 2012 и 2016гг., доминировали быстрорастущие колонии (45%, 74%, 74%, 76%, 51%, 64% и 52% соответственно). На втором месте по частоте встречаемости находились колонии со средней скоростью роста. Их частота встречаемости изменялась от 56% в 2017г. до 22% в 2007, 2008, 2010г.г. изучения. Частота

встречаемости медленнорастущих колоний изменялась от 2% в 2010 г. до 26% в 2009г. изучения.

Можно отметить, что в разные годы проведения наблюдений преобладали как быстрорастущие колонии, так и среднерастущие.

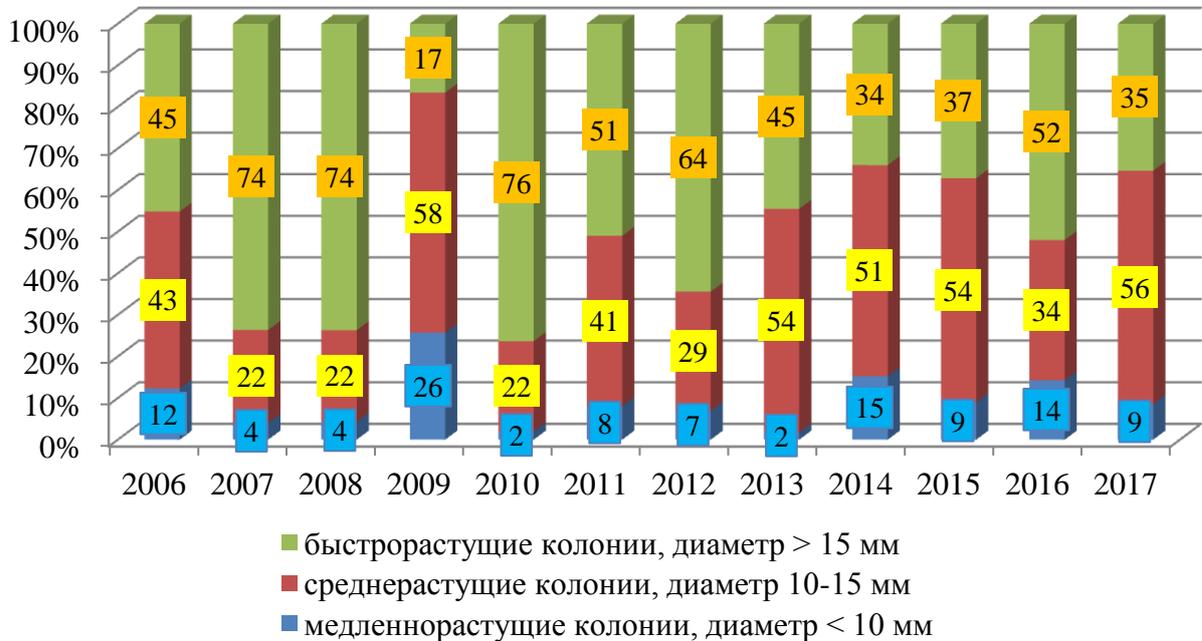


Рисунок 17. Частота встречаемости морфологических типов колоний изолятов *S. tritici*, различающихся по скорости роста, выращенных на КГА, за период 2006-2017г.г., %.

Также было выявлено влияние жизненной формы сорта-хозяина на формирование морфологических типов колоний изолятов *S. tritici*, различающихся по скорости роста. Результаты представлены на рисунке 18 и в приложении 10. Наблюдается доминирование быстрорастущих колоний, выделенных с сортов пшеницы различных жизненных форм. Частота встречаемости быстрорастущих колоний изолятов, выделенных с сортов озимой мягкой пшеницы, составила 49%, с сортов яровой мягкой пшеницы - 54%, с сортов яровой твёрдой пшеницы - 64%.

Частота встречаемости среднерастущих колоний изменялась от 32% среди изолятов, выделенных с яровой твёрдой пшеницы, до 41% среди изолятов, полученных с сортов озимой мягкой пшеницы.

Реже были отмечены медленнорастущие колонии. Их частота встречаемости среди изолятов, полученных с озимой мягкой пшеницы, составила 10%, яровой мягкой пшеницы - 11%, яровой твёрдой пшеницы - 4%.

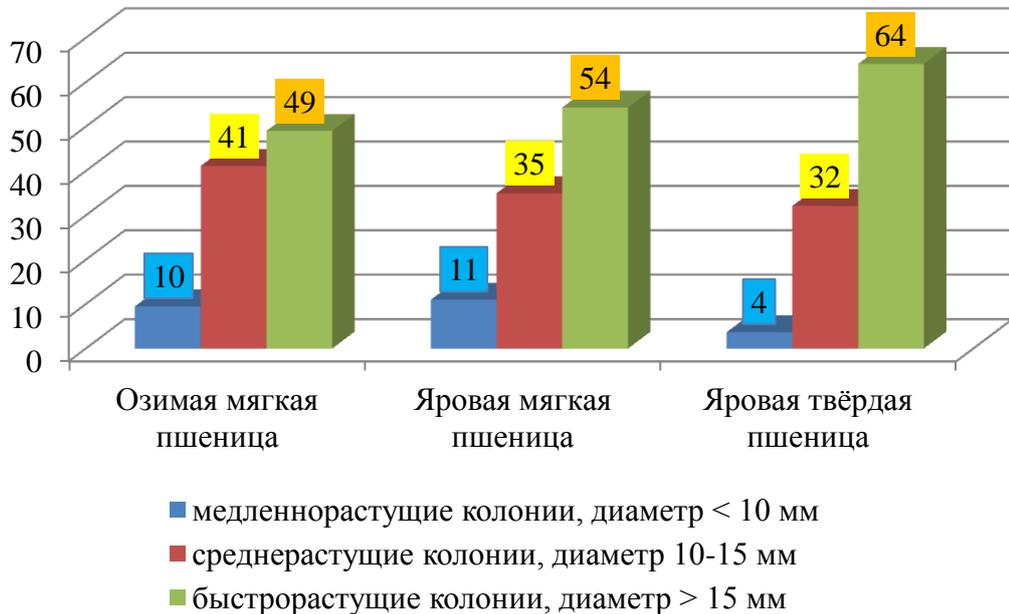


Рисунок 18. Частота встречаемости групп морфологических типов колоний изолятов *S. tritici*, выращенных на КГА, различающихся по скорости роста в зависимости от жизненной формы и вида растения-хозяина (обобщённые результаты за период 2006-2017г.г.), %.

Влияние жизненной формы и вида пшеницы на частоту встречаемости колоний изолятов *S. tritici*, выращенных на КГА, различающихся по скорости роста (быстрорастущие, среднерастущие, медленнорастущие), определяли с использованием F-критерия Фишера. Критический уровень значимости при проверке статистических гипотез ( $p$ ) принимался равным 0,05 (таблица 37).

Дисперсионный анализ показателей частоты встречаемости морфологических типов колоний изолятов *S. tritici*, выращенных на КГА в зависимости от жизненной формы и вида растения-хозяина за период 2006-2017г.г.

Отмечены эффекты, значимые на уровне  $p < 0,05$

Сравниваемые группы:	F <sub>коэф. Фишера</sub>		p
	озимая	<i>Быстрорастущий тип колонии</i>	
мягкая, яровая	<i>Среднерастущий тип колонии</i>	<b>95,27</b>	<b>0,000</b>
мягкая и яровая	<i>Медленнорастущий тип колонии</i>	<b>12,60</b>	<b>0,000</b>
твёрдая пшеницы			

Использование критерия Фишера показало, что частота встречаемости быстрорастущих колоний, выделенных с сортов озимой мягкой пшеницы (49%), яровой мягкой (54%), яровой твёрдой (64%) (рисунок 18), сильнее подвержена влиянию жизненной формы и вида пшеницы ( $F_{\text{коэф. Фишера}} = 188,97$ ) по сравнению с частотой встречаемости среднерастущих и медленнорастущих колоний.

Таким образом, наблюдается зависимость показателя скорости роста колоний гриба *S. tritici* от жизненной формы и вида пшеницы.

Подводя итог вышесказанному, можно отметить, что изоляты вида *S. tritici*, выращенные на КГА, различались по скорости роста колоний. В большинстве случаев диаметр колоний изученных изолятов превышал 15 мм, что свидетельствует о доминировании быстрорастущих колоний среди изученных изолятов.

В таблице 38 и приложении 13 приведены показатели корреляции между морфологическими типами колоний изолятов *S. tritici*, различающихся по скорости роста на КГА и многолетними погодными характеристиками.

Показатели коэффициентов корреляции между показателями морфологических типов колоний различающихся по скорости роста изолятов *S. tritici*, выращенных на КГА, и многолетними погодными характеристиками (Отмеченные корреляции значимы на уровне  $p \leq 0,05$ )

Сравниваемые показатели	Медленно-растущие	Средне-растущие	Быстро-растущие
Среднерастущие	<u>-0,23</u>	-	-
Быстрорастущие	<u>-0,46</u>	<u>-0,76</u>	-
Сред. температура в апреле	0,04	<u>-0,26</u>	0,20
Сред. температура в мае	<u>-0,31</u>	-0,13	<u>-0,32</u>
Сред. температура за 4 месяца	-0,14	<u>-0,25</u>	<u>0,32</u>
Влажность в апреле	<u>-0,25</u>	-0,03	0,19
Влажность в июле	<u>0,24</u>	0,12	0,05
Дрожжеподобные колонии	0,16	0,22	<u>0,30</u>
Мицелиальные колонии	<u>-0,24</u>	-0,15	<u>0,29</u>

Присутствует слабая обратная связь между признаком частотой встречаемости среднерастущих колоний и показателем средней температуры в апреле (-0,26), а также с показателем средней температуры за 4 месяца (-0,25); медленной скоростью роста колоний и средней температурой в мае (-0,31), влажностью в апреле (-0,25) и прямая зависимость от влажности в июле (0,24).

Показатель быстрой скорости роста колоний достаточно хорошо коррелирует со средней температурой в мае (0,32) и показателем средней температуры за 4 месяца (0,32).

Мицелиальные колонии, как правило, обладают быстрой скоростью роста. Это подтверждается коэффициентом корреляции 0,29 между показателем частоты

встречаемости данного морфотипа среди колоний выделенных изолятов и показателем быстрой скорости роста и обратной корреляцией (- 0,24) с показателем медленной скорости роста колоний.

Как показывает практика, дрожжеподобные колонии обладают преимущественно средней и быстрой скоростью роста. Отмечена положительная корреляция частоты встречаемости дрожжеподобных колоний (0,30) с показателем быстрой скорости роста.

Смешанные колонии обычно имеют среднюю или быструю скорость роста. Реже отмечается медленная скорость роста колоний. Корреляция между данными показателями не была выявлена.

Показатель интенсивности споруляции используют как критерий оценки вредоносности болезни, устойчивости сортов, определения эффективности фунгицидов, прогноза развития болезни, а также определения других экономически и экологически значимых величин.

Для изучения признака интенсивности споруляции был проведён анализ колоний изолятов гриба вида *S. tritici*, выращенных в условиях *in vitro* (рисунок 19, приложения 11, 12).

Как показали проведённые исследования, для большинства изолятов, выделенных с сортов пшеницы в 2006, 2010, 2011, 2012, 2014, 2015, 2016 и 2017гг., было характерно преобладание среднеспорулирующих колоний. Их частота встречаемости составила 49%, 100%, 52%, 69%, 52%, 86%, 54% и 68% соответственно. В 2007, 2008, 2009 и 2013г.г. были получены изоляты, среди которых доминировали высокоспорулирующие колонии. Их частота встречаемости 61, 72, 41 и 60% соответственно.

Слабоспорулирующие колонии не регистрировались в 2010 и 2012г.г. В остальной временной промежуток они занимали третье место по частоте встречаемости (от 4% в 2008г. до 23% в 2009г.).

В 2010 г. отмечались исключительно среднеспорулирующие колонии изолятов. Высоко- и слабоспорулирующих колоний отмечено не было.



Рисунок 19. Частота встречаемости морфологических типов колоний изолятов *S. tritici*, различающихся по спорулирующей способности, выращенных на КГА, за период 2006-2017г.г., %.

На рисунке 20 и в приложении 12 показана зависимость частоты встречаемости групп изолятов *S. tritici* по спорулирующей способности от жизненной формы растения-хозяина. В данном случае наблюдаются различия, как и в случае с изучением влияния жизненной формы растения-хозяина на морфотип колонии. Мы можем наблюдать различия на уровне озимой мягкой, яровой мягкой и яровой твёрдой пшеницы. Так, частота встречаемости среднеспорулирующих колоний среди изолятов, полученных с озимой мягкой пшеницы, составила 54%, а с яровой мягкой - 49%. На втором месте отмечены высокоспорулирующие колонии. Их частота встречаемости составила 39% и 37% соответственно. Тогда как показатель частоты встречаемости слабоспорулирующих колоний отмечался на уровне 7% и 14%.

Среди изолятов, полученных с сортов яровой твёрдой пшеницы, доминировали высокоспорулирующие колонии (39%), им незначительно уступали среднеспорулирующие колонии (38%). Реже были отмечены слабоспорулирующие колонии. Их частота встречаемости составила 23%.

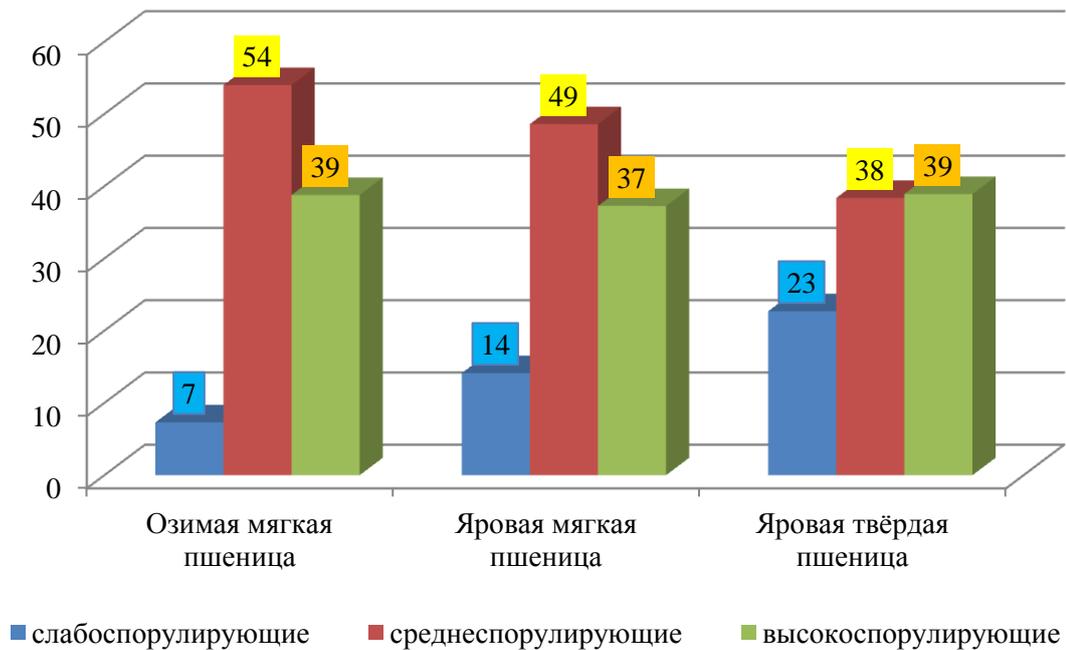


Рисунок 20. Частота встречаемости групп морфологических типов колоний изолятов *S. tritici*, выращенных на КГА, различающихся по спорулирующей способности в зависимости от жизненной формы и вида растения-хозяина (обобщённые результаты за период 2006-2017 г.г.), %.

Влияние жизненной формы и вида пшеницы на частоту встречаемости морфологических типов колоний изолятов *S. tritici*, выращенных на КГА, различающихся по интенсивности споруляции (слабо-, средне-, высокоспорулирующие), определяли с использованием F-критерия Фишера. Критический уровень значимости при проверке статистических гипотез ( $p$ ) принимался равным 0,05 (таблица 39).

Дисперсионный анализ показателей частоты встречаемости морфологических типов колоний изолятов *S.tritici*, выращенных на КГА в зависимости от жизненной формы и вида растения-хозяина за период 2006-2017гг.

Отмечены эффекты, значимые на уровне  $p < 0,05$

Сравниваемые группы:	F <sub>коэф. Фишера</sub>		p
	озимая мягкая,	<i>Слабоспорулирующий тип колонии</i>	
яровая мягкая и яровая твёрдая пшеницы	<i>Среднеспорулирующий тип колонии</i>	<b>144,87</b>	<b>0,000</b>
	<i>Высокоспорулирующий тип колонии</i>	<b>91,50</b>	<b>0,000</b>

Использование критерия Фишера показало, что частота встречаемости среднеспорулирующего типа колоний, выделенных с сортов озимой мягкой пшеницы (54%), яровой мягкой (49%), яровой твёрдой (38%) (рисунок 20), подвержена влиянию жизненной формы и вида пшеницы сильнее ( $F_{\text{коэф. Фишера}} = 144,87$ ) по сравнению с частотой встречаемости высокоспорулирующих и слабоспорулирующих колоний, хотя значения критерия Фишера были также достоверны и для этих типов колоний.

Таким образом, наблюдается зависимость показателя интенсивности споруляции колоний гриба *S. tritici* от жизненной формы и вида пшеницы.

В таблице 40 и приложении 13 приведены показатели корреляции между морфологическими типами колоний по признаку интенсивности споруляции изолятов *S. tritici*, многолетними погодными характеристиками и степенью поражения сортов пшеницы видом *S.tritici* в поле.

Присутствует корреляция между температурой в апреле и высокой интенсивностью споруляции колоний гриба (0,24).

По приведённым данным в таблице 40 прослеживается прямая зависимость показателя средней степени споруляции от увлажнения в весенне-летний период и наоборот, отмечается обратное влияние влажности на формирование признака колоний моноконидиальных изолятов, выращенных на КГА, высокой споруляции.

Показатели коэффициентов корреляции между показателями морфологических типов колоний различающихся по интенсивности споруляции изолятов *S. tritici*, выращенных на КГА, и многолетними погодными характеристиками

(Отмеченные корреляции значимы на уровне  $p \leq 0,05$ )

Сравниваемые показатели	Слабоспорулирующие	Среднеспорулирующие	Высоко-спорулирующие
Сред. температура в апреле	-0,11	-0,18	<b><u>0,24</u></b>
Влажность в апреле	-0,19	<b><u>0,29</u></b>	-0,16
Влажность в мае	-0,13	<b><u>0,42</u></b>	<b><u>-0,31</u></b>
Влажность в июне	-0,09	<b><u>0,48</u></b>	<b><u>-0,36</u></b>
Влажность в июле	-0,19	<b><u>0,43</u></b>	<b><u>-0,29</u></b>
Средний показатель влажности за 4 месяца	-0,15	<b><u>0,44</u></b>	<b><u>-0,31</u></b>

На основании проведённого анализа внутривидовой структуры гриба *S. tritici* было установлено, что данный вид рода *Septoria spp.* обладает значительным полиморфизмом. При этом отмечается зависимость культурально-морфологических признаков от жизненной формы сорта-хозяина, а также от температуры и влажности в весенне-летний период.

Для популяции вида *S. tritici*, выделенной с сортов пшеницы территории ЦЧР на протяжении 2006-2017 гг. изучения, было характерно преобладание дрожжеподобных чёрных гофрированных, быстрорастущих, среднеспорулирующих колоний.

### Заключение к части 4.1

Для того чтобы провести испытание сорта и определить степень поражения посева септориозом, необходимо правильно подобрать штаммы гриба для создания искусственного инфекционного фона. Как отмечает академик С.С. Санин [Методические рекомендации, 2008], используемые колонии изолятов гриба для создания искусственного инфекционного фона должны отвечать следующим требованиям: соответствовать по географическому происхождению тому региону, где проводятся испытания; иметь достаточно высокий уровень патогенности; обладать высокой репродуктивной способностью на питательной среде.

При подготовке инфекционного фона необходимо заблаговременно изучить некоторые особенности биологии патогена, в частности морфолого-культуральные признаки изолятов.

Среди опубликованных зарубежными и отечественными специалистами работ по септориевым грибам, паразитирующим на злаках, к сожалению, изучению физиолого-биохимических и культуральных свойств, особенно на средах строго определённого состава, посвящены немногочисленные работы.

Культуральные свойства *Septoria graminis* Desm. (*Septoria tritici*) исследовала Л.Н. Лебедева [1964]. Установлено, что наиболее благоприятными для роста гриба в культурах являются среды, содержащие сахара - глюкозу, сахарозу, галактозу. Было показано, что пикниды со спорами в культуре развивались редко и только на картофельно-глюкозном агаре с добавлением аспаргина (0,5 г на 1 л среды).

А.А. Санина, Л.В. Анциферова [1989] выявили значительную вариабельность морфолого-культуральных и биологических свойств грибов, вызывающих септориоз пшеницы.

Работами Г.В. Пыжиковой и соавторов [1988] показано, что наиболее благоприятными для роста и споруляции большинства изолятов возбудителей септориоза пшеницы являются агаризированные среды: картофельно-глюкозная (КГА), картофельно-декстрозная (КДА) и картофельно-сахарозная (КСА).

Мы выделяли гриб *S. tritici* в чистую культуру на КГА.

Согласно данным Саниной А.А. [1991], по характеру строения и окраски колоний изоляты гриба при выращивании на агаризированной среде подразделялись на 10 фенотипов.

Нами впервые была проведена работа по изучению морфолого-культуральных свойств популяции *Septoria tritici*, распространённой на территории ЦЧР.

На протяжении всех лет изучения (с 2006 по 2017г.г.) самыми распространёнными были моноконициальные изоляты с колониями дрожжеподобного типа 2б - чёрные гофрированные колонии и 3в - колонии чёрные с розовой каймой. Исключением стали изоляты, выделенные в 2009 г. и 2014 г. Они характеризовались преобладанием колоний смешанного типа. Среди смешанных колоний преобладал фенотип 4а - колонии тёмные, центр дрожжеподобный тёмный, край мицелиальный. Фенотип 9а - колонии белого цвета до серого преобладал среди колоний мицелиального типа.

С использованием F-критерия Фишера отмечена положительная корреляция между дрожжеподобными колониями фенотипа 2в (серые колонии; центр дрожжеподобный, грязно-розовый) и степенью поражения сортов пшеницы видом *S. tritici* в поле (0,24).

Согласно результатам наших исследований, изоляты *S. tritici* существенно варьировали по скорости роста на питательной среде. Среди изолятов, выделенных с сортов пшеницы, доминировали быстрорастущие колонии, на втором месте находились колонии со средней скоростью роста. Частота встречаемости медленнорастущих колоний за годы исследований находилась в диапазоне от 2% до 26%.

Белорусскими учёными Н.А. Склименок и С.Ф. Буга были проведены исследования по изучению морфолого-культуральных свойств изолятов гриба *Septoria tritici* Rob. et Desm. Проанализированные изоляты гриба *S. tritici*, независимо от места сбора растительных проб, характеризовались изменчивостью морфологических признаков. При этом мицелиальный тип колоний

характеризовался средней, тогда как смешанный - преимущественно медленной скоростью роста [Склименок, Буга, 2012].

Исследование морфолого-культуральных свойств колоний изолятов популяции вида *S. tritici* территории ЦЧР, выращенных на КГА в течение 2006-2017г.г., показали, что мицелиальные колонии, как правило, обладают быстрой скоростью роста. Это подтверждается коэффициентом корреляции 0,29 между показателем частоты встречаемости данного морфотипа среди колоний выделенных изолятов, и показателем быстрой скорости роста, и обратной корреляцией (- 0,24) с показателем медленной скорости роста колоний.

Как показывает практика, дрожжеподобные колонии обладают преимущественно быстрой, реже средней скоростью роста. Отмечена положительная корреляция (0,30) с показателем быстрой скорости роста колоний.

Смешанные колонии обычно имеют среднюю или быструю скорость роста. Реже отмечается медленная скорость роста колоний. Корреляция между данными показателями с использованием F-критерия Фишеране была выявлена.

Важным показателем является репродуктивная способность штамма *S. tritici*. Т.М. Коломиец с коллегами рекомендуют для иммунологических исследований использовать штаммы с высокой споруляцией на питательной среде (*in vitro*) [2017].

Белорусские коллеги в своей работе отмечали, что не было установлено зависимости интенсивности спорообразования от диаметра колонии гриба (скорости роста) [Склименок и др., 2011]. Наши исследования также не выявили подобной зависимости.

Проведённые исследования показали, что для большинства изолятов, выделенных с сортов пшеницы, было характерно преобладание среднеспорулирующих колоний.

В 2010 году, характеризующимся аномальными погодными условиями, отмечались исключительно среднеспорулирующие колонии изолятов. Высоко- и слабоспорулирующих колоний отмечено не было.

Слабоспорулирующие колонии также не регистрировались в 2012 г.г. В остальной временной промежуток они занимали третье место по частоте встречаемости.

Обращает на себя внимание тенденция формирования быстрорастущих, не высоко-, а среднеспорулирующих колоний гриба. По-видимому, наиболее конкурентоспособными являются изоляты быстрорастущие. Таким образом, вскрывается механизм повышенной агрессивности - не споруляция, а скорость распространения (скорость роста).

Таким образом, в результате проведённых исследований выявлена большая вариабельность изолятов *S. tritici* по культурально-морфологическим признакам, отмечено влияние жизненной формы и вида сорта-хозяина (его генетический потенциал) и погодных условий на формирование фенотипов, рост и споруляцию колоний на КГА. Полученные данные свидетельствуют о возможном влиянии жизненной формы и вида растения-хозяина на формирование популяции возбудителя.

#### 4.2 ХАРАКТЕРИСТИКА ПОПУЛЯЦИИ *SEPTORIA TRITICIS* ПО ПРИЗНАКУ ВИРУЛЕНТНОСТИ

В изучение вирулентных свойств популяции были включены 44 изолята дрожжеподобного типа, как наиболее часто встречающегося в Центрально-Чернозёмной зоне. Изучение вирулентности именно дрожжеподобных колоний представляло интерес, так как колонии этого морфотипа обладают наибольшей агрессивностью. Дрожжеподобные колонии вызывают более высокую степень поражения восприимчивых растений и более высокую скорость образования некротических пятен в условиях искусственного заражения растений в теплицах [Perelló et al., 1990; Судникова, Артёмов, 1997].

Изоляты были получены с тридцати сортов озимой мягкой пшеницы: Мироновская 808, Лагуна, Базальт, Антонивка, Бирюза, Белгородская 12, Белгородская 16, Волжская 100, Льговская 4, Льговская 167, Латыневка, Московская 56, Мироновская 65, Ариадна, Богданка, Волжская 100, Дон 85, Дон 93, Донская Безостая, Донская Лира, Донская Юбилейная, Заря, Звонница, Инна, Круиз, Корочанка, Льговская 4, Северодонецкая Юбилейная, Синтетик, Одесская 200; с сорта яровой твёрдой пшеницы Валентина; с восьми сортов яровой мягкой пшеницы: Тризо, Кинельская 97, Саратовская 42, Альбидум 28, Биора, Дарья, Гранни, Иволга.

Оценку вирулентности изолятов определяли на сортах с известными генами устойчивости, любезно предоставленных сотрудниками ВНИИФ: Oasis (*Stb1*), Veranopolis (*Stb2*), Israel (*Stb3*), Tadinia (*Stb4*), CS/Synthetic (*Stb5*), Estanzuela Federal (*Stb7*).

Критериями оценки вирулентности считали тип реакции тест-сортов. Изоляты, поразившие растения на 3-4 балла, относили к вирулентным, на 0-2 балла - к авирулентным.

Полученные результаты представлены в таблице 41 и приложении 14.

Изоляты, выделенные с сортов озимой мягкой пшеницы в 2012 году: Лагуна; в 2013 году: Базальт, Антонивка, Бирюза, Белгородская 12, Белгородская 16, Льговская 4, Льговская 167, Латыневка, Мироновская 65; в 2014 году: Ариадна -

отнесены к I группе вирулентности, так как имели среднее поражение проростков пшеницы в пределах от 0 до 1 балла.

Изоляты, полученные с сортов озимой мягкой пшеницы в 2012 году: Мироновская 808; в 2013 году Волжская 100, Московская 56; в 2014 году: Базальт, Волжская 100, Дон 85, Дон 93, Донская Безостая, Донская Ли́ра, Донская Юбилейная, Заря, Звонница, Инна, Круиз, Корочанка, Льговская 167, Латыни́вка; в 2014 году: Мироновская 808, Мироновская 65, Синтетик, а также моноконидиальные изоляты, выделенные с яровой твёрдой пшеницы в 2015 году - Валентина и яровой мягкой пшеницы Кинельская 97, Саратовская 42, Альбидум 28, Биора, Дарья, Гранни, Иволга - были отнесены ко II группе вирулентности, так как имели среднее поражение проростков пшеницы 2 балла.

К III группе вирулентности - изоляты, полученные с сортов озимой мягкой пшеницы в 2014 году, - Богданка, Льговская 4, Северодонецкая Юбилейная, Одесская 200 и с яровой мягкой пшеницы в 2015 году - Тризо, так как имели среднее поражение проростков пшеницы на 3-4 балла.

Таким образом, среди изученных моноконидиальных изолятов преобладали колонии со II группой вирулентности, их частота встречаемости составила 63,6%. На втором месте были зафиксированы изоляты с I группой вирулентности. С частотой встречаемости 25%. Реже отмечались изоляты с III группой вирулентности. Они встречались в 11,4 случаях из 100 (рисунок 21).

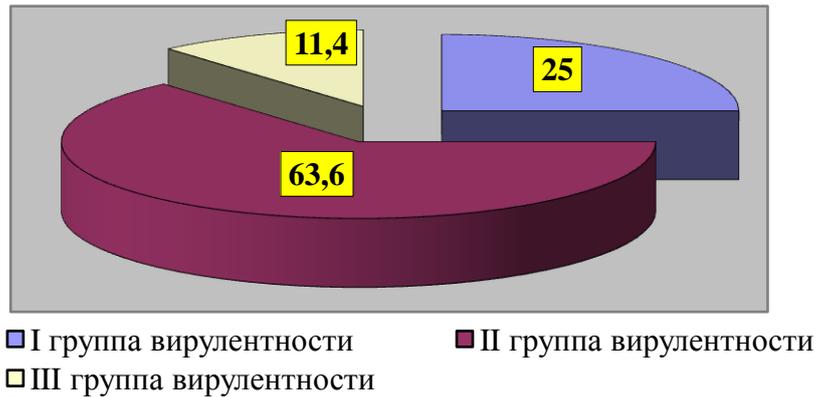


Рисунок 21. Частота встречаемости моноконициальных изолятов популяции *S. tritici*, ранжированных по группам вирулентности (за период 2012-2015 гг.), в %

Изоляты, вирулентные к линиям с генами *Stb3*, *Stb4*, имели высокую частоту встречаемости в изученной популяции - по 36,36% соответственно (Таблица 41). Реже отмечались изоляты, вирулентные к линиям с генами *Stb2* (34,09%). Линии с генами *Stb5* и *Stb7* имели частоту встречаемости вирулентных изолятов по 29,55% соответственно. Наименьшее количество вирулентных изолятов в изученной популяции отмечено к линия сорта Oasis (*Stb1*) - 20,45%.

Моногенные линии по степени эффективности устойчивости к септориозу были условно разделены на эффективные (сорт восприимчив к 0-20% изолятов), среднеэффективные (сорт восприимчив к 21-50% изолятов) и неэффективные (сорт восприимчив к более 50% изолятов). Показатель средней вирулентности в % позволяет нам отнести изученные *Stb*-гены к среднеэффективным. Ни один из *Stb*-генов не обуславливал признака высокой эффективности устойчивости пшеницы ко всем изученным изолятам *S. tritici*. Наибольшей эффективностью обладали гены *Stb1*, *Stb7*, *Stb5*, обуславливающие устойчивость более чем к 70% изолятов.

Характеристика изолятов *S. tritici* по вирулентности за период 2012-2015гг.

Название сорта пшеницы, с которого был получен моноконидиальный изолят	Год исслед.	Тип реакции к сортам с генами устойчивости						Фенотип вирулентности
		<i>Stb7</i>	<i>St5</i>	<i>Stb2</i>	<i>Stb3</i>	<i>Stb4</i>	<i>Stb1</i>	
Мироновская 808	2012	2	2	2	2	2	2	<b>00</b>
Лагуна		1	1	1	2	2	1	<b>00</b>
Базальт	2013	0	1	1	1	1	1	<b>00</b>
Антонивка		0	1	1	1	1	1	<b>00</b>
Бирюза		1	1	1	1	1	1	<b>00</b>
Белгородская 12		0	1	1	0	1	2	<b>00</b>
Белгородская 16		0	0	1	1	1	2	<b>00</b>
Волжская 100		4	3	2	3	1	1	<b>31</b>
Льговская 4		1	2	0	2	1	1	<b>00</b>
Льговская 167		1	0	0	1	1	1	<b>00</b>
Латыневка		2	1	1	1	1	1	<b>00</b>
Московская 56		2	1	2	1	2	2	<b>00</b>
Мироновская 65		2	0	1	1	0	1	<b>00</b>
Ариадна		2014	1	1	2	2	1	1
Базальт	1		1	2	2	3	4	<b>03</b>
Богданка	1		2	3	3	3	3	<b>17</b>
Волжская 100	1		3	3	1	1	2	<b>30</b>
Дон 85	2		2	3	2	3	3	<b>13</b>
Дон 93	2014	1	1	2	3	3	2	<b>03</b>
Донская Безостая		3	2	3	2	2	3	<b>31</b>
Донская Лира		3	2	1	1	1	1	<b>10</b>
Донская Юбилейная		2	3	2	3	2	3	<b>13</b>
Заря		2	3	2	2	2	2	<b>10</b>
Звонница		2	1	3	2	4	3	<b>13</b>
Инна		1	2	3	3	3	3	<b>17</b>
Круз		3	2	2	3	3	1	<b>13</b>
Корочанка		2	2	3	3	2	2	<b>11</b>
Льговская 4		3	2	4	4	3	2	<b>33</b>
Льговская 167		2	2	3	3	3	2	<b>13</b>
Латынивка		1	2	2	2	3	3	<b>03</b>
Северодонецкая Юбил.		3	3	3	2	3	2	<b>71</b>
Мироновская 808		2	3	2	3	2	1	<b>11</b>
Мироновская 65		1	3	2	3	3	2	<b>13</b>
Синтетик		2	3	2	2	3	1	<b>11</b>
Одесская 200		3	4	3	3	3	3	<b>77</b>

Окончание таблицы 41

1	2	3	4	5	6	7	8	9
Валентина	2015	1	2	2	2	1	1	<b>00</b>
Тризо		3	3	3	3	2	3	<b>73</b>
Кинельская 97		3	3	3	3	3	2	<b>73</b>
Саратовская 42		3	2	1	1	2	1	<b>10</b>
Альбидум 28		2	3	1	1	1	1	<b>10</b>
Биора		3	1	3	3	3	2	<b>33</b>
Дарья		2	3	2	2	1	2	<b>10</b>
Гранни		3	1	1	2	2	2	<b>10</b>
Иволга		3	1	3	3	1	2	<b>31</b>
<b>Частота изолятов, вирулентных к линиям с <i>Stb</i>-генами, %</b>		<b>29,55</b>	<b>29,55</b>	<b>34,09</b>	<b>36,36</b>	<b>36,36</b>	<b>22,73</b>	<b>-</b>

Из 44 выделенных моноконидиальных изолятов было определено 12 фенотипов вирулентности (13, 10, 03, 11, 00, 17, 31, 33, 73, 30, 71, 77). Доминирующими фенотипами оказались 13 и 10. Их частота встречаемости составила по 19,35% соответственно. Фенотипы 03 и 11 имели частоту встречаемости по 9,68%. Третье место по частоте встречаемости заняли фенотипы 00, 17, 31, 33, 73. Их частота встречаемости в исследуемой популяции составила 6,45%. Самая низкая частота встречаемости отмечена среди фенотипов 30, 71, 77 - 3,23% соответственно (рисунок 22).

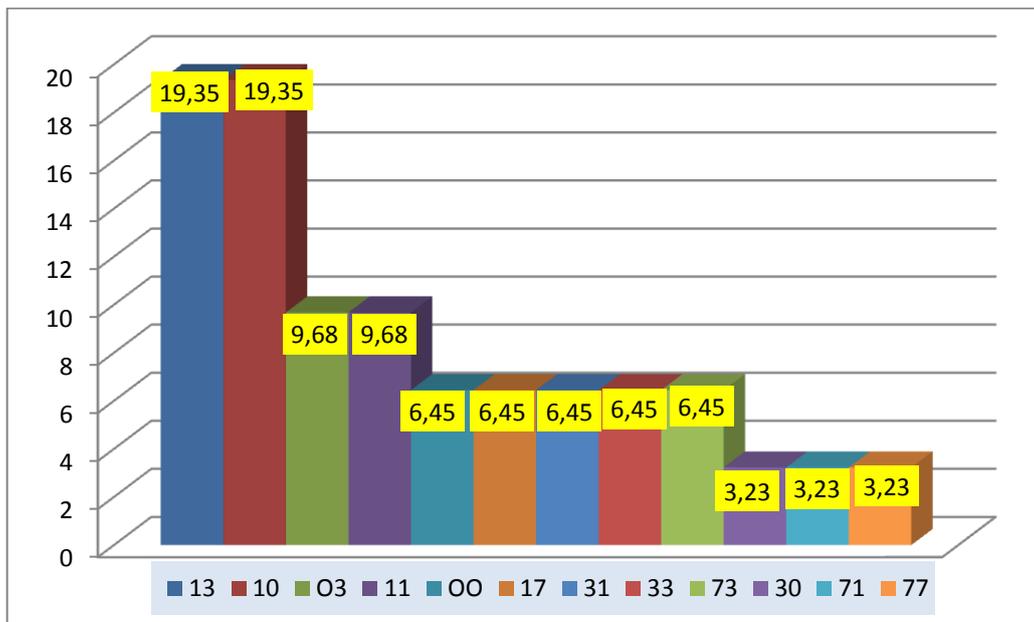


Рисунок 22. Частота встречаемости фенотипов вирулентности на сортах пшеницы популяции *S. tritici* в Центрально-Чернозёмном регионе за период 2012-2015 г.г., в %

Таким образом, впервые с использованием моногенных линий пшеницы была протестирована популяция *S. tritici* в Центрально-Чернозёмном регионе. Выявлена высокая гетерогенность моноспоровых изолятов *S. tritici* по признаку вирулентности. Выявлены различия по фенотипическому разнообразию. Среди изученных моноконидиальных изолятов преобладали колонии со II группой вирулентности (среднее поражение проростков пшеницы 2 балла), их частота встречаемости составила 63,6%.

Показатель средней вирулентности позволил отнести изученные *Stb-гены* к среднеэффективным. Ни один из *Stb-генов* не обуславливал признака высокой эффективности устойчивости пшеницы ко всем изученным изолятам *S. tritici*. Наибольшей эффективностью обладали гены *Stb1*, *Stb7*, *Stb5*, детерминирующие устойчивость более чем к 70% изолятов.

Из 44 выделенных моноконидиальных изолятов было определено 12 фенотипов вирулентности (13, 10, 03, 11, 00, 17, 31, 33, 73, 30, 71, 77). Доминирующими фенотипами оказались 13 и 10. Их частота встречаемости составила по 19,35% соответственно.

### *4.3 СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИИ ВОЗБУДИТЕЛЯ БУРОЙ РЖАВЧИНЫ ПШЕНИЦЫ*

Выведение и внедрение в производство устойчивых сортов безоговорочно признано наиболее эффективным, экономически выгодным и экологически оправданным методом защиты сельскохозяйственных культур от вредных организмов.

Повышение результативности селекционно-генетических работ в создании болезнеустойчивых, высокоурожайных сортов предусматривает использование искусственных инфекционных фонов, что позволяет выявлять действительную норму реакции генотипа испытываемого растения на воздействие патогена с учётом онтогенетических изменений иммунологических свойств.

При этом надёжность иммунологических оценок во многом определяется качественным составом используемого инокулюма.

Основным требованием, предъявляемым к биоматериалу, является представленность в нём набора генов вирулентности, распространённых в конкретной эколого-географической зоне.

Общеизвестно, что в популяциях патогенных грибов непрерывно идёт микроэволюционный процесс, в результате которого появляются новые агрессивные патотипы. Своевременное их обнаружение и включение в инфекционный материал, используемый для выявления иммунологических свойств исходного материала, является одним из ключевых звеньев селекции на устойчивость к болезням.

Помимо этого, мониторинг патогенного состава популяций позволяет также объективно оценить эффективность генов устойчивости и при необходимости внести соответствующие коррективы в подборе доноров.

Способом решения этой проблемы для ЦЧР является изучение генотипического состава популяций возбудителя бурой ржавчины пшеницы и определение эффективности генов устойчивости к этому патогену.

В результате полевых и лабораторных исследований были получены сведения о структуре популяции бурой ржавчины пшеницы, формирующейся на территории ЦЧР.

В нашем регионе бурая ржавчина является заносной инфекцией, она распространяется воздушным путём из Краснодарского края и Кавказского региона [Плахотник и др., 2004; Михайлова, 2006; Тырышкин и др., 2014]. Имеются наблюдения зимовки патогена в южных районах Белгородской и Воронежской областях на озимых сортах пшеницы.

Первые пустулы обычно регистрируются в начале или середине июня на озимой пшенице. С озимой пшеницы происходит распространение патогена на яровую. Наряду с пшеницей, также поражается яровой и озимый тритикале, причём степень восприимчивости сортов тритикале к бурой ржавчине сильно варьирует.

Развитие бурой ржавчины пшеницы в 2014 и 2015 гг. носило умеренный характер. В 2016 г. наблюдалось сильное развитие бурой ржавчины.

В 2014-2016 гг. изучен генотипический состав популяции возбудителя бурой ржавчины на территории ЦЧР с использованием 29 изогенных линий пшеницы (*Lr*-гены: 1, 2a, 2b, 2c, 3ka, 3bg, 9, 10, 11, 14a, 14b, 15, 16, 17, 18, 19, 20, 21, 23, 24, 25, 26, 28, 29, 32, 36, 38, 41<sup>2</sup>, 43<sup>3</sup>). Выявлена вирулентность к 24 из них. Так как опыты проводились в лаборатории на проростках пшеницы, набор моногенных линий не включал в себя растения, несущие гены, обеспечивающие возрастную устойчивость пшеницы к возбудителю.

Инфекционный материал был представлен листьями пшеницы с урединиепустулами, собранными на территории ЦЧР.

На основании полученных результатов по генетической дифференциации выделенных монопустульных изолятов возбудителя бурой ржавчины пшеницы была дана характеристика их вирулентности (таблица 42, приложения 22, 23, 24).

---

<sup>2</sup>Сортообразец, несущий *Lr* 41

<sup>3</sup>Сортообразец, несущий *Lr* 43

В 2014 г. было проанализировано 26 монопустульных изолятов, из которых 18 выделены с озимых сортов пшеницы и 8 - с яровых сортов. В 2015 г. в испытании находились 18 изолятов, из них 12 получены с озимых сортов пшеницы и 6 - с яровых. В 2016 г. было выделено и проанализировано 40 изолятов, из которых 25 получены с озимой пшеницы и 15 - с яровой. Таким образом, за три года проведённых исследований было проанализировано 84 моноклональных изолята, из них 55, получены с озимой пшеницы и 29 - с яровой. Частоты вирулентности изолятов к изогенным линиям пшеницы представлены в таблице 42.

Таблица 42

Структура популяции *P. triticina* по вирулентности в ЦЧР

<i>Lr-гены</i>	Частота изолятов, вирулентных к линиям с <i>Lr</i> -генами, в %								
	2014			2015			2016		
	Происхождение изолятов		Среднее значение	Происхождение изолятов		Среднее значение	Происхождение изолятов		Среднее значение
	Озимая пшеница	Яровая пшеница		Озимая пшеница	Яровая пшеница		Озимая пшеница	Яровая пшеница	
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<b>1</b>	100	100	<b>100</b>	91,7	100	<b>95,8</b>	100	100	<b>100</b>
<b>2a</b>	100	75	<b>88</b>	66,7	83	<b>75</b>	100	100	<b>100</b>
<b>2b</b>	100	75	<b>88</b>	91,7	83	<b>87,5</b>	100	100	<b>100</b>
<b>2c</b>	100	100	<b>100</b>	91,7	100	<b>95,8</b>	100	100	<b>100</b>
<b>3ka</b>	55,5	75	<b>65</b>	75	83	<b>79</b>	100	80	<b>90</b>
<b>3bg</b>	100	100	<b>100</b>	91,7	100	<b>95,8</b>	100	100	<b>100</b>
<b>9</b>	0	0	<b>0</b>	0	16,7	<b>8</b>	0	13,3	<b>6,7</b>
<b>10</b>	100	100	<b>100</b>	100	100	<b>100</b>	100	80	<b>90</b>
<b>11</b>	100	100	<b>100</b>	91,7	100	<b>95,8</b>	100	86,7	<b>93,4</b>
<b>14a</b>	83	100	<b>92</b>	100	100	<b>100</b>	100	66,7	<b>83,4</b>
<b>14b</b>	94	62,5	<b>78</b>	100	83	<b>91,7</b>	100	100	<b>100</b>
<b>15</b>	61	37,5	<b>49</b>	41,7	66,7	<b>54</b>	16	73,3	<b>44,7</b>
<b>16</b>	77,8	37,5	<b>58</b>	75	83	<b>79</b>	100	80	<b>90</b>
<b>17</b>	27,8	50	<b>39</b>	16,7	0	<b>8</b>	100	80	<b>90</b>
<b>18</b>	16,7	25,5	<b>21</b>	16,7	16,7	<b>16,7</b>	96	80	<b>88</b>
<b>19</b>	0	25	<b>13</b>	0	0	<b>0</b>	0	3	<b>1,5</b>
<b>20</b>	44	37,5	<b>41</b>	83	66,7	<b>75</b>	32	46,7	<b>39,4</b>
<b>21</b>	11	50	<b>31</b>	25	66,7	<b>45,8</b>	100	60	<b>80</b>
<b>23</b>	44	50	<b>47</b>	58	100	<b>79</b>	100	93,3	<b>96,7</b>
<b>24</b>	5,6	0	<b>3</b>	0	0	<b>0</b>	0	0	<b>0</b>
<b>25</b>	27,8	50	<b>39</b>	33	33	<b>33</b>	44	46,7	<b>45,4</b>
<b>26</b>	50	50	<b>50</b>	75	33	<b>54</b>	76	20	<b>48</b>
<b>28</b>	22	12,5	<b>17</b>	0	0	<b>0</b>	0	26,7	<b>13,4</b>
<b>29</b>	22	37,5	<b>30</b>	16,7	50	<b>33</b>	24	26,7	<b>25,4</b>
<b>32</b>	11	0	<b>6</b>	8	50	<b>29</b>	100	80	<b>90</b>

Окончание таблицы 42									
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<b>36</b>	33	37,5	<b>35</b>	8	0	<b>4</b>	100	93,3	<b>96,7</b>
<b>38</b>	16,7	12,5	<b>15</b>	0	16,7	<b>8</b>	16	26,7	<b>21,4</b>
<b>41</b>	0	0	<b>0</b>	0	0	<b>0</b>	0	0	<b>0</b>
<b>42</b>	0	0	<b>0</b>	0	0	<b>0</b>	0	0	<b>0</b>
<b>43</b>	0	0	<b>0</b>	0	0	<b>0</b>	0	0	<b>0</b>
<b>47</b>	0	0	<b>0</b>	0	0	<b>0</b>	0	0	<b>0</b>
<b>49</b>	0	0	<b>0</b>	0	0	<b>0</b>	0	0	<b>0</b>
<b>Всего изучено изолятов</b>	18	8	<b>26</b>	12	6	<b>18</b>	25	15	<b>40</b>

Так, в 2014 г. не обнаружены в популяции патогена изоляты, вирулентные к линиям с генами *Lr9*, *Lr41*, *Lr43*. Изоляты, вирулентные к линиям с генами *Lr24*, *Lr32*, имели низкую встречаемость (< 10%). С частотой от 10 до 50% отмечены изоляты гриба, вирулентные к линиям с генами *Lr15*, *Lr17*, *Lr18*, *Lr19*, *Lr20*, *Lr21*, *Lr23*, *Lr25*, *Lr26*, *Lr28*, *Lr29*, *Lr36*, *Lr38*; к линиям с генами *Lr1*, *Lr2a*, *Lr2b*, *Lr2c*, *Lr3ka*, *Lr3bg*, *Lr10*, *Lr11*, *Lr14a*, *Lr14b*, *Lr16* - с частотой выше 50%.

В 2015 г. в популяции бурой ржавчины не выявлены изоляты, вирулентные к линиям с генами *Lr19*, *Lr24*, *Lr28*, *Lr41*, *Lr43*. С низкой частотой (до 10%) отмечены изоляты, вирулентные к линиям с генами *Lr9*, *Lr17*, *Lr36*, *Lr38*. С частотой от 10 до 50% - к *Lr18*, *Lr21*, *Lr25*, *Lr29*, *Lr32*; с частотой свыше 50% - к *Lr1*, *Lr2a*, *Lr2b*, *Lr2c*, *Lr3ka*, *Lr3bg*, *Lr10*, *Lr11*, *Lr14a*, *Lr14b*, *Lr15*, *Lr16*, *Lr20*, *Lr23*, *Lr26*.

Генетическая структура гриба в 2016 г. была представлена изолятами, вирулентными к линиям с генами *Lr1*, *Lr2a*, *Lr2b*, *Lr2c*, *Lr3ka*, *Lr3bg*, *Lr10*, *Lr11*, *Lr13*, *Lr14a*, *Lr14b*, *Lr16*, *Lr17*, *Lr18*, *Lr21*, *Lr23*, *Lr32*, *Lr36* с высокой частотой встречаемости (> 50%), со средней частотой (от 10 до 50%) - к *Lr15*, *Lr20*, *Lr25*, *Lr26*, *Lr27*, *Lr28*, *Lr29*, *Lr38*, с низкой частотой - к *Lr9*, *Lr19*, и не обнаружены изоляты, вирулентные к линиям с генами *Lr24*, *Lr41*, *Lr43*.

За период проведённых исследований наблюдалось увеличение частоты изолятов *P. triticina*, вирулентных к линии с *Lr32*; варьирование частоты встречаемости изолятов, вирулентных к линиям с генами *Lr17*, *Lr19*, *Lr28*, *Lr36*, *Lr38* (таблица 43, рисунок 23).

Частота встречаемости различных по вирулентности изолятов в популяции  
бурой ржавчины на территории ЦЧР

Год проведённых исследований	Отсутствие вирулентных изолятов к линиям с <i>Lr-</i> <i>генами</i>	Низкая частота изолятов, вирулентных к линиям с <i>Lr-генами</i> ( $< 10\%$ )	Средняя частота встречаемости изолятов, вирулентных к линиям с <i>Lr-</i> <i>генами</i> (от 10-50%)	Высокая частота встречаемости изолятов, вирулентных к линиям с <i>Lr-</i> <i>генами</i> ( $> 50\%$ )
2014	<i>Lr9, Lr41,</i> <i>Lr43</i>	<i>Lr24, Lr32,</i>	<i>Lr15, Lr17, Lr18,</i> <i>Lr19, Lr20, Lr21,</i> <i>Lr23, Lr25, Lr26,</i> <i>Lr28, Lr29, Lr36,</i> <i>Lr38</i>	<i>Lr1, Lr2a, Lr2b,</i> <i>Lr2c, Lr3ka,</i> <i>Lr3bg, Lr10,</i> <i>Lr11, Lr14a,</i> <i>Lr14b, Lr16</i>
2015	<i>Lr19, Lr24,</i> <i>Lr28, Lr41,</i> <i>Lr43,</i>	<i>Lr9, Lr17, Lr36, Lr38</i>	<i>Lr18, Lr21, Lr25,</i> <i>Lr29, Lr32</i>	<i>Lr1, Lr2a, Lr2b,</i> <i>Lr2c, Lr3ka,</i> <i>Lr3bg, Lr10,</i> <i>Lr11, Lr14a,</i> <i>Lr14b, Lr15;</i> <i>Lr16, Lr20; Lr23,</i> <i>Lr26</i>
2016	<i>Lr24, Lr41,</i> <i>Lr43</i>	<i>Lr9, Lr19,</i>	<i>Lr15, Lr20, Lr25,</i> <i>Lr26, Lr28, Lr29,</i> <i>Lr38.</i>	<i>Lr1, Lr2a, Lr2b,</i> <i>Lr2c, Lr3ka,</i> <i>Lr3bg, Lr10,</i> <i>Lr11, Lr14a,</i> <i>Lr14b, Lr16,</i> <i>Lr17, Lr18, Lr21,</i> <i>Lr23, Lr32, Lr36</i>

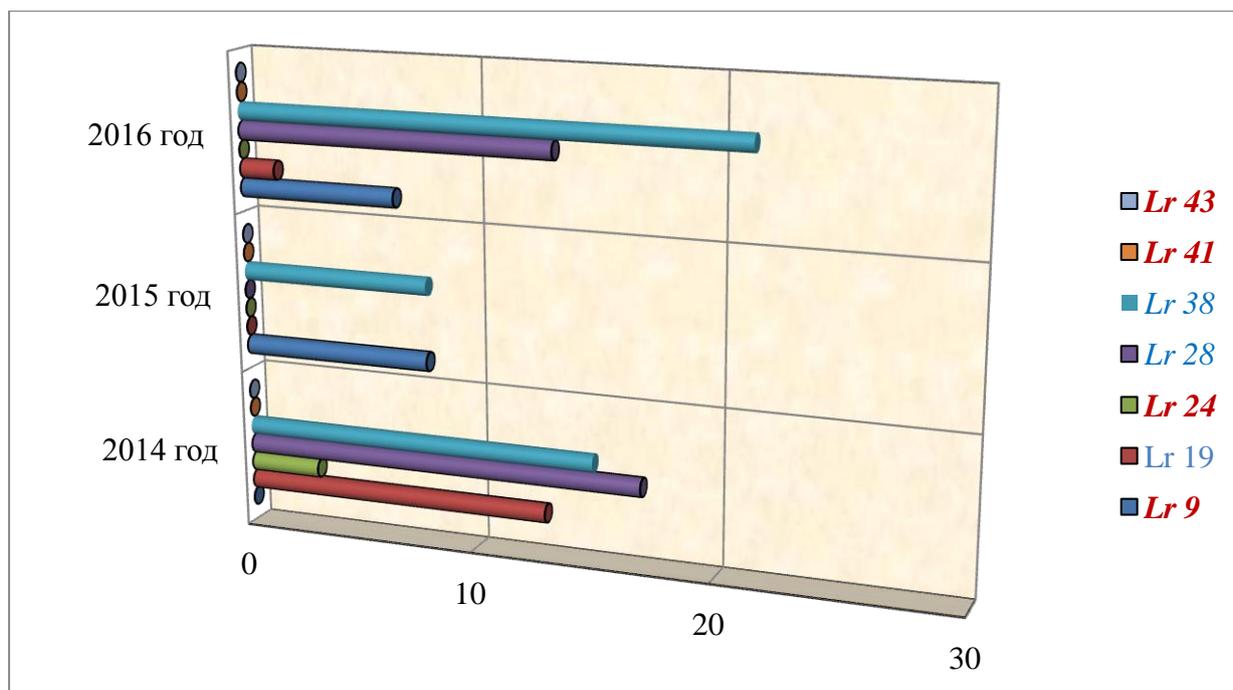


Рисунок 23. Частота встречаемости изолятов, вирулентных к эффективным и частично эффективным *Lr*-генам.

Таким образом, приведённые данные свидетельствуют о высокой гетерогенности и агрессивности популяции *P. triticina* в пшеничном агрофитоценозе ЦЧР.

Наряду с изучением эффективности генов, в фазу проростков проводили оценку поражённости набора моногенных линий в полевых условиях (взрослые растения) (таблица 44).

Таблица 44

Реакция изогенных линий и тест-сортов к бурой ржавчине

№ п/п	<i>Lr</i> -гены	Поражение ржавчиной (балл/%)					
		2011	2012	2013	2014	2015	2016
1	2	3	4	5	6	7	8
1.	<i>Lr1</i>	4/60	4/70	4/70	4/70	4/30	4/50
2.	<i>Lr2a</i>	3/30	3/30	2/30	2/20	2/10	3/30
3.	<i>Lr2b</i>	4/60	4/80	4/70	4/70	4/10	4/80
4.	<i>Lr2c</i>	4/60	4/80	4/80	4/80	4/30	4/80
5.	<i>Lr3a</i>	4/60	4/90	4/80	4/80	3/10	4/60
6.	<i>Lr3ка</i>	4/80	4/90	4/80	4/80	4/20	4/80
7.	<i>Lr3bg</i>	4/90	4/90	4/80	4/80	4/70	4/80
8.	<i>Lr9</i>	0	1/10	1/10	1/10	1/20	0

Окончание таблицы 44							
1	2	3	4	5	6	7	8
9.	<i>Lr10</i>	4/80	4/60	4/70	4/70	3/30	4/60
10.	<i>Lr11</i>	4/70	4/70	4/70	4/70	4/30	4/60
11.	<i>Lr12</i>	3/40	4/60	4/60	4/60	4/20	4/40
12.	<i>Lr13</i>	4/60	4/70	4/60	4/60	3/10	4/60
13.	<i>Lr14a</i>	4/80	4/80	4/80	4/80	3/10	4/80
14.	<i>Lr14b</i>	4/90	4/90	4/80	4/80	4/20	4/60
15.	<i>Lr14aε</i>	2/10	3/10	2/5	4/60	2/10	4/60
16.	<i>Lr15</i>	4/90	4/90	4/80	4/80	2/10	4/60
17.	<i>Lr16</i>	4/100	4/90	4/80	4/80	4/10	4/80
18.	<i>Lr17</i>	4/80	4/80	4/60	1/10	4/80	4/60
19.	<i>Lr18</i>	4/80	4/90	4/80	4/80	3/10	3/30
20.	<i>Lr19</i>	2/10	2/10	2/5	2/5	2/5	1/ед
21.	<i>Lr20</i>	4/60	4/60	4/70	4/70	2/30	3/30
22.	<i>Lr21</i>	4/80	4/90	4/80	4/80	4/40	4/50
23.	<i>Lr22a</i>	4/70	4/80	4/80	4/80	4/30	3/80
24.	<i>Lr22ε</i>	4/80	4/90	4/80	4/80	4/40	4/70
25.	<i>Lr23</i>	3/40	3/30	3/30	3/30	4/5	3/30
26.	<i>Lr24</i>	1/5	2/10	1/5	1/ед	2/5	1/ед
27.	<i>Lr25</i>	1/5	1/10	1/5	1/5	3/5	2/5
28.	<i>Lr26</i>	4/70	4/60	4/60	4/60	3/10	3/60
29.	<i>Lr28</i>	2/20	2/20	2/20	2/20	2/5	2/10
30.	<i>Lr30</i>	2/20	2/20	2/20	4/80	4/30	4/70
31.	<i>Lr31</i>	4/80	4/90	4/80	4/80	3/40	4/60
32.	<i>Lr32</i>	4/80	4/80	4/80	4/80	3/10	4/70
33.	<i>Lr33</i>	4/80	4/80	4/80	4/80	4/10	4/70
34.	<i>Lr35</i>	4/90	4/80	4/80	4/80	2/30	4/40
35.	<i>Lr37</i>	4/80	4/90	4/80	4/50	4/50	4/40
36.	<i>Lr38</i>	1ед.	1/5	1/5	1/5	2/10	1/10
37.	<i>Lr39 (Lr 41)</i>	-	1/ед.	0	0	1/5	1/ед
38.	<i>Lr42</i>	-	0	0	0	0	0
39.	<i>Lr44</i>	4/40	4/40	4/40	2/40	1/5	1/ед
40.	<i>Lr46</i>	4/100	4/100	4/100	4/100	4/30	4/60
41.	<i>Lr47</i>	1/5	2/10	1/5	2/30	2/20	1/10
42.	<i>Lr48</i>	4/40	4/70	4/70	4/70	4/50	4/60
43.	<i>Lr49</i>	-	-	1ед.	1/10	0	1/ед
44.	<i>Lr52(=LrW)</i>	-	0	0	0	0	1/ед

На основании многолетних исследований были получены следующие сведения. Эффективная олигогенная устойчивость пшеницы на территории ЦЧР будет обусловлена наличием в генотипе растений ювенильных генов: *Lr9*, *Lr19*, *Lr19+25*, *Lr24*, *Lr38*, *Lr39 (=Lr41)*, *Lr43*, *Lr42*, *Lr47*, *Lr49*.

Так как в популяции бурой ржавчине выявляются вирулентные изоляты к *Lr9*, *Lr19*, *Lr24*, *Lr38*, для создания сортов с длительной устойчивостью рекомендуется

сочетать в одном сорте эффективные и частично эффективные гены, а также объединять в одном сорте гены с рассонеспецифической устойчивостью.

На яровую пшеницу бурая ржавчина попадает преимущественно с озимых сортов, а также из южных регионов России ближе к концу вегетации растений, о чем свидетельствует появления вирулентных изолятов к линиям с генами *Lr9*, *Lr19* на яровых сортах, тогда как в популяции, обитающей на озимых таких изолятов обнаружено не было. Поэтому, на наш взгляд, главная роль должна принадлежать сортам с неспецифической и возрастной устойчивостью. Использование генов *Lr28*, *Lr44*, *LrW* (= *Lr52*), обеспечивающих защиту на более поздних периодах развития ржавчины, может быть рекомендовано для селекции ржавчиноустойчивых сортов.

Данные рекомендации позволят значительно повысить уровень устойчивости у сортов к бурой ржавчине, продлить срок службы эффективных генов.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ К ЧАСТИ 4.3

Селекция на устойчивость к возбудителям болезней имеет отличительную особенность: в качестве основных компонентов участвуют два живых организма - растение-хозяин и патоген. Эти взаимоотношения определяются в том числе особенностью биологии патогенов: спонтанные процессы полового и соматического воспроизводства с образованием в потомствах рекомбинантов по признаку вирулентности, высокоагрессивных рас и патотипов, обильное спороношение, широкая специализация, способность давать в течение периода вегетации растений несколько генераций и др. Помимо этого, между территориально отдалёнными популяциями одноимённых видов возбудителей эпифитотийно опасных болезней осуществляется обмен генетической информацией путем переноса спор воздушными течениями из сопредельных или отдалённых регионов и континентов.

Так, в работах Е.И. Гульяевой и её коллег [2017] показано, что с использованием SSR-маркёров была подтверждена дифференциация российских изолятов гриба *Puccinia triticina* Erikss по географическому происхождению на азиатские, европейские и северокавказские. Показано, что северокавказские изоляты из Краснодарского и Ставропольского краёв характеризовались меньшими различиями с европейскими популяциями, чем дагестанские.

В научной литературе имеются сведения о занесении инфекционного начала бурой ржавчины на территорию ЦЧР из Краснодарского и Северокавказского регионов [Санин, 2012; Лебедев, 1998]. По нашим наблюдениям, патоген может перезимовывать в южных районах Белгородской и Воронежской областях на озимых сортах пшеницы. Известно, что у возбудителя бурой ржавчины пшеницы половой процесс в жизненном цикле происходит эпизодически.

Полученные нами результаты полевых и лабораторных исследований позволили охарактеризовать структуру популяции бурой ржавчины пшеницы, формирующейся на территории ЦЧР.

Изучение генотипического состава популяции возбудителя бурой ржавчины позволило выявить вирулентность к 24 изогенным линиям пшеницы из 29. В 2014

г. в популяции патогена не обнаружено изолятов, вирулентных к линиям с генами к *Lr9*, *Lr41*, *Lr43*. Изоляты, вирулентные к линиям с генами *Lr24*, *Lr32* имели низкую встречаемости (< 10%). В 2015 г. в популяции бурой ржавчины не выявлены изоляты, вирулентные к линиям с генами *Lr19*, *Lr24*, *Lr28*, *Lr41*, *Lr43*; с низкой частотой (до 10%) отмечены изоляты, вирулентные к линиям с генами *Lr9*, *Lr17*, *Lr36*, *Lr38*, *Lr39*. В 2016г. с низкой частотой - к *Lr9*, *Lr19*, и не обнаружены изоляты, вирулентные к линиям с генами *Lr24*, *Lr41*, *Lr43*. Проведённый мониторинг вирулентности популяций возбудителей свидетельствуют об их высокой гетерогенности, связанной с активными процессами формообразования.

Полученные результаты согласуются с работами сотрудников Всероссийского НИИ биологической защиты растений (Краснодар) [Волкова, 2013], которые проводят ежегодный мониторинг вирулентности популяций бурой ржавчины на юге России.

На основании многолетних лабораторных и полевых исследований были получены следующие сведения. Эффективная олигогенная устойчивость пшеницы на территории ЦЧР будет обусловлена наличием в генотипе растений ювенильных генов: *Lr9*, *Lr19*, *Lr19+25*, *Lr24*, *Lr38*, *Lr39 (=Lr41)*, *Lr43*, *Lr42*, *Lr47*, *Lr49*.

Так как в популяции бурой ржавчины выявляются вирулентные изоляты к *Lr 9*, *19*, *24*, *38*, для создания сортов с длительной устойчивостью рекомендуется сочетать в одном сорте эффективные и частично эффективные гены, а также объединять в одном сорте гены с рассонеспецифической и возрастной устойчивостью *Lr28*, *Lr44*, *LrW (=Lr52)*.

Полученные результаты можно использовать для селекции сортов с длительной устойчивости к патогену.

## ГЛАВА 5. ПУТИ ПРЕДОТВРАЩЕНИЯ ЭПИФИТОТИЙНОГО РАЗВИТИЯ БОЛЕЗНЕЙ ПШЕНИЦЫ В УСЛОВИЯХ ЦЧР

Опыт мировой науки и сельскохозяйственной практики свидетельствуют, что наиболее эффективным, экономически выгодным, экологически и социально оправданным способом защиты растений от болезней и вредителей является селекция и районирование устойчивых сортов. Но приходится констатировать, что для ЦЧР эта проблема пока не решена. В результате селекции сформировался центрально-чернозёмный агроэкотип зерновых колосовых культур, адаптированных к зональным условиям, но восприимчивый к биотическим стрессорам в значительной степени, лимитирующих урожайность и рентабельность производства продукции.

По данным отечественных учёных, среди рекомендованных к районированию сортов озимой и яровой пшеницы устойчивые к септориозу отсутствуют. Доля устойчивых сортов озимой пшеницы к бурой ржавчине составляет 7,6 %, яровой - 9,9 %, к твёрдой головне 3,8 % и 5,0 %, соответственно [Вислобокова, Беляев, Дубинкина, 2015; Чекмарёв и др., 2017; Зеленева, Судникова, Плахотник, 2017; Зеленева, Плахотник, Судникова, 2017].

### *5.1. УСТОЙЧИВОСТЬ РАЙОНИРОВАННЫХ СОРТОВ ПШЕНИЦЫ К ЭПИФИТОТИЙНО ОПАСНЫМ БОЛЕЗНЯМ*

Одним из элементов индустриальной технологии выращивания пшеницы является внедрение сортов интенсивного типа и соответствующих им агротехник. Эти сорта хорошо отзываются на применение высоких доз азотных удобрений и обладают высоким потенциалом урожайности. Особое внимание необходимо уделять выведению и внедрению в практику сортов, обладающих устойчивостью к заболеваниям. Ассортимент сортов должен отвечать требованиям обеспечения благоприятного фитосанитарного состояния агроэкосистем.

На территории ЦЧР районирован и предложен к районированию большой ассортимент сортов пшеницы, которые в различной степени поражаются бурой

ржавчиной, септориозом и другими болезнями. Нами были проведены иммунологические исследования сортов яровой и озимой пшеницы в инфекционных питомниках. В работе Т.И. Фёдоровой и В.В. Шопиной [1974] разграничиваются два понятия - поражённость и поражаемость сортов. Поражённость - это фактическое поражение, которое не всегда отражает истинную природу сорта, в то время как поражаемость сорта обусловлена его генетической природой. Применение искусственного инфекционного фона позволило получить достоверное поражение сортов даже в годы слабого развития болезни в естественных условиях. При этом искусственную популяцию ежегодно корректировали, вводя в её состав вновь выделенные патогенные изоляты возбудителей.

Изучение типа эпидемической устойчивости сортов к септориозу и бурой ржавчине проводили по методике Санина, Стрижекозина, Чуприны [2010], по которой все сорта, находящиеся в испытании, были разделены на 3 класса:

ER I - высокоустойчивые (поражаемость < 15%), интенсивность защиты низкая;

ER II – умеренно устойчивые (поражаемость 15-40%), интенсивность защиты средняя;

ER III - слабоустойчивые (поражаемость > 40%), интенсивность защиты высокая.

Данная классификация позволяет оценивать необходимость проведения защитных мероприятий от заболевания. При градации на сортах (ER I) проводить химическую защиту от заболевания нецелесообразно. При умеренно устойчивом типе эпидемиологической устойчивости (ER II) защита зерновых проводится при благоприятных условиях для развития патогена и прогнозируемой урожайности > 20 ц/га. При слабоустойчивом типе (ER III) защитные мероприятия необходимы и экономически оправданы.

Результаты изучения эпидемиологической устойчивости сортов пшеницы представлены в таблицах 45-47 и приложениях 14-18.

Из 53 изученных сортов озимой мягкой пшеницы 12 являлись умеренно устойчивыми к септориозу и имели тип эпидемической устойчивости ER II (22,6% от изученных). На протяжении всех лет проведённых испытаний данные сорта поражались патогеном в пределах 15-40%. Это такие сорта, как Альмира, Белгородская 16, Бирюза, Богданка, Волжская К, Дон 85, Донская Лира, Латыневка, Московская 70, Одесская 200, Рубин, Селянка.

Остальные сорта озимой мягкой пшеницы (41 сорт или 77,4% от изученных) проявили себя как восприимчивые, их поражаемость превысила 40%. Они отнесены к ER III типу эпидемиологической устойчивости и требуют высокой интенсивности защиты от септориозной пятнистости (приложение 17).

Сорта озимой мягкой пшеницы Антонивка, Безенчукская 380, Белгородская 12, Белгородская 16, Губернатор Дона, Дон 85, Дон 93, Донская Безостая, Донской Сюрприз, Донэко, Звонница, Корочанка, Круиз, Лагуна, Латыневка, Московская 56, Одесская 267, Престиж, Рубин (*Lr24* [Гультяева и др., 2009]), Смуглянка, Тарасовская 24, Тарасовская 29, Тарасовская 97, Чернозёмка 88 проявили умеренную устойчивость (поражаемость 15-40%) к бурой ржавчине (45,3%). Остальные 54,7% сортов, находящихся в испытании, отнесены к ER III типу эпидемиологической устойчивости.

Таким образом, сорта озимой мягкой пшеницы Белгородская 16, Дон 85, Латыневка и Рубин характеризовались умеренной устойчивостью к септориозу и бурой ржавчине.

Список сортов озимой мягкой пшеницы, не превысивших  
эпидемиологическую оценку ER II к септориозу и к бурой ржавчине  
(2008-2017г.г.)

№ п/п	<i>Бурая ржавчина</i>		<i>Септориоз</i>	
	<i>Название сорта</i>	<i>Степень поражения бурой ржавчиной (в %, M±m)</i>	<i>Название сорта</i>	<i>Степень поражения септориозом (в %, M±m)</i>
1.	Тарасовская 97	20,00 ±12,91	Дон 85	31,5±21,33
2.	Звонница	22,56 ±13,37	Донская Ли́ра	35,5±12,4
3.	Донская Безостая	23,50 ±16,84	Альмера	36,67±5,77
4.	Смуглянка	24,38 ±19,17	Латыневка	36,67±12,11
5.	Донской Сюрприз	25 ±16,58	Бирюза	36,88±17,10
6.	Рубин	25 ±16,04	Одесская 200	37,25±15,74
7.	Дон 93	28 ±19,75	Богданка	38±15,16
8.	Латыневка	28,67 ±9,93	Волжская К	39,11±16,97
9.	Дон 85	30 ±21,21	Селянка	39,38±17
10.	Донэко	32 ±10,95	Белгородская 16	39,88±14,31
11.	Корочанка	32,50 ±24,64	Московская 70	40±12,25
12.	Лагуна	33,33 ±25,82	Рубин	40±7,56
13.	Московская 56	33,75 ±20,66		
14.	Престиж	33,89 ±22,33		
15.	Губернатор Дона	34 ±20,66		
16.	Тарасовская 29	34,78 ±25,06		
17.	Чернозёмка 88	35,56 ±21,28		
18.	Белгородская 16	36,25 ±23,26		
19.	Тарасовская 24	36,43 ±22,49		
20.	Круз	37 ±19,96		
21.	Одесская 267	37 ±27,10		
22.	Белгородская 12	39,5 ±31,31		
23.	Антонивка	40 ±23,90		
24.	Безенчукская 380	40 ±17,64		

В испытании находились 33 сорта яровой мягкой пшеницы (приложение 18). Из них 4 сорта: Удача, Тулайковская 5, Фаворит, Волгоуральская - проявили высокую устойчивость к бурой ржавчине. Они были отнесены к ER I типу эпидемической устойчивости (высокоустойчивые). Сорт Удача защищён геном *Lr9*, Волгоуральская - *Lr19* [Гульятеева, Садовая, 2014; Гульятеева и др., 2009]. 5 сортов: Биора, Гранни, Л - 400, Светлана, Тулайковская 10 - были отнесены к ER II типу эпидемической устойчивости сортов по поражаемости бурой ржавчиной и

9 сотров: Анюта, Биора, Л - 400, Л - 503, Обская 14, Тулайковская 10, Тулайковская 5, Удача, Фаворит - отнесены к ER II типу эпидемической устойчивости сортов по поражаемости септориозом. Следует выделить сорта яровой мягкой пшеницы Фаворит, Удача, Тулайковская 10, Л 400. За время проведённых исследования степень поражения септориозом этих сортов было в пределах 25%. Остальные 24 сорта отнесены к ER III типу эпидемической устойчивости (72,7%). Они являются слабоустойчивыми по интенсивности поражения бурой ржавчиной и септориозом (таблица 46).

Сорта яровой мягкой пшеницы: Биора, Л - 400, Тулайковская 10 - имели тип эпидемиологической устойчивости ER II по отношению к интенсивности поражения септориозом и бурой ржавчиной. Сорта Удача и Тулайковская 5, Фаворит, Волгоуральская проявили ER I тип эпидемической устойчивости к бурой ржавчине. Сорта Фаворит, Удача, Тулайковская 10, Л - 400 поразились септориозом в пределах 25%.

Таблица 46

Список сортов яровой мягкой пшеницы, не превысивших эпидемиологическую оценку ER I и ER II к септориозу и бурой ржавчине (2008-2017 г.г.)

№ п/п	Бурая ржавчина		Септориоз	
	Название сорта	Степень поражения бурой ржавчиной (в %, $M \pm m$ )	Название сорта	Степень поражения септориозом (в %, $M \pm m$ )
1.	<b>Удача</b>	<b>1±4</b>	Фаворит	20,89±9,40
2.	<b>Тулайковская 5</b>	<b>2±3</b>	Удача	24,29±15,12
3.	<b>Фаворит</b>	<b>10,83 ±8,01</b>	Тулайковская 10	25,11±15,21
4.	<b>Волгоуральская</b>	<b>15±3,78</b>	Л - 400	25,63±10,84
5.	Л - 400	18,75 ±26,29	Л - 503	28,56±15,37
6.	Тулайковская 10	23,00 ±14,18	Анюта	32,5±7,07
7.	Светлана	23,33 ±14,14	Биора	36,25±10,61
8.	Биора	34,44 ±30,46	Тулайковская 5	37,14±4,88
9.	Гранни	40,00 ±25,07	Обская 14	37,44±15,45

В испытании на изучение эпидемиологической оценки устойчивости находились 15 сортов яровой твёрдой пшеницы. По показателю интенсивности поражения бурой ржавчиной и септориозом было отобрано 13 сортов (86,7% от изученных), имевших ER II тип эпидемической устойчивости (умеренно устойчивые). Сорт Оренбургская 10 имел степень поражения бурой ржавчиной 14% и отнесён к ER I типу эпидемической устойчивости (высокоустойчивые). За время проведённых исследований этот сорт слабо поражался септориозом (16,33%) (таблица 47). Сорт Виза-Виза отнесён к ER III типу эпидемической устойчивости (слабоустойчивый) по отношению к двум возбудителям.

Таблица 47

Список сортов яровой твёрдой пшеницы, не превысивших эпидемиологическую оценку ER I и ER II к септориозу и бурой ржавчине (2008-2017 г.г.)

№ п/п	Бурая ржавчина		Септориоз	
	Название сорта	Степень поражения бурой ржавчиной (в %, $M \pm m$ )	Название сорта	Степень поражения септориозом (в %, $M \pm m$ )
1.	<b>Оренбургская 10</b>	<b>14,44 <math>\pm</math> 11,30</b>	Оренбургская 10	16,33 $\pm$ 8,5
2.	Безенчукская 200	18,13 $\pm$ 16,89	Безенчукская 139	19,11 $\pm$ 10,11
3.	Ник	18,33 $\pm$ 15,00	Памяти Чеховича	19,75 $\pm$ 9,74
4.	Безенчукская 139	18,75 $\pm$ 22,80	Безенчукская 200	20,63 $\pm$ 10,16
5.	Донская Элегия	18,89 $\pm$ 10,54	Харьковская 46	26,67 $\pm$ 16,58
6.	Валентина	19,38 $\pm$ 15,68	Донская Элегия	27,88 $\pm$ 17,7
7.	Памяти Чеховича	19,44 $\pm$ 11,84	Валентина	28 $\pm$ 14,35
8.	Харьковская 46	19,44 $\pm$ 12,86	Степь 3	30 $\pm$ 16,77
9.	Воронежская 7	20,00 $\pm$ 11,95	Безенчукская 182	30,38 $\pm$ 14,28
10.	Степь 3	21,67 $\pm$ 15,41	Харьковская 23	34 $\pm$ 16,28
11.	Воронежская 9	23,75 $\pm$ 26,02	Краснокутка 10	34,11 $\pm$ 14,39
12.	Безенчукская 182	28,33 $\pm$ 26,22	Воронежская 7	35,56 $\pm$ 22,97
13.	Краснокутка 10	30,00 $\pm$ 18,71	Ник	36,67 $\pm$ 22,36
14.	Харьковская 23	32,22 $\pm$ 18,56	Воронежская 9	40 $\pm$ 22,68

Таким образом, из 53 изученных сортов озимой мягкой пшеницы, 12 (22,6%) проявили умеренную устойчивыми к септориозу и имели тип эпидемической

устойчивости ER II. Это такие сорта, как Альмира, Белгородская 16, Бирюза, Богданка, Волжская К и др.; 24 сорта (45% от изученных) проявили умеренную устойчивость к бурой ржавчине: Антонивка, Безенчукская 380, Белгородская 12, Белгородская 16, Губернатор Дона и др. Сорта Белгородская 16, Дон 85, Латыневка и Рубин характеризовались умеренной устойчивостью к септориозу и бурой ржавчине. Остальные сорта, находящихся в испытании, отнесены к ER III типу эпидемиологической устойчивости к патогенам.

Четыре сорта яровой мягкой пшеницы: Удача, Тулайковская 5, Фаворит, Волгоуральская - проявили высокую устойчивость к бурой ржавчине. Они были отнесены к ER I типу эпидемической устойчивости (высокоустойчивые). Сорта Удача и Тулайковская 5 защищены геном *Lr9*, Волгоуральская - *Lr19* [Гультяева, Садовая, 2014; Гультяева и др., 2009]. Пять сортов: Биора, Гранни, Л - 400, Светлана, Тулайковская 10 - были отнесены к ER II типу эпидемической устойчивости сортов по поражаемости бурой ржавчиной и 9 сортов: Анюта, Биора, Л - 400, Л - 503, Обская 14, Тулайковская 10, Тулайковская 5, Удача, Фаворит - отнесены к ER II типу эпидемической устойчивости сортов по поражаемости септориозом. Сорта яровой мягкой пшеницы Фаворит, Удача, Тулайковская 10, Л-400 за время проведённых исследования имели степень поражения септориозом, не превышающую 25%. Таким образом, следует выделить сорта яровой мягкой пшеницы – Фаворит и Удача (*Lr9*), проявившие устойчивость к двум патогенам: септориозу и бурой ржавчине.

Из 15 изученных сортов яровой твёрдой пшеницы только сорт Виза-Виза отнесён к ER III типу эпидемической устойчивости (слабоустойчивый) по отношению к двум возбудителям. Сорт Оренбургская 10 имел степень поражения бурой ржавчиной 14% и отнесён к ER I типу эпидемической устойчивости (высокоустойчивые). За время проведённых исследований этот сорт слабо поражался септориозом (16,33%). Остальные сорта отнесены к ER II типу эпидемической устойчивости (умеренно устойчивые).

На рисунках 24 и 25 показана частота встречаемости трёх типов эпидемической устойчивости сортов к септориозу и бурой ржавчине в зависимости от жизненной формы и вида растения-хозяина.

Среди сортов озимой мягкой пшеницы 22,6% от всех изученных имели ER II тип эпидемической устойчивости к септориозу и 45,3% к бурой ржавчине.

Среди выборки сортов яровой мягкой пшеницы 27,3% имели ER II тип эпидемической устойчивости к септориозу и 15,2% к бурой ржавчине. Среди сортов яровой мягкой пшеницы отмечено 12,1%, характеризующихся как высокоустойчивые по отношению к бурой ржавчине.

Яровая твёрдая пшеница слабее поражалась септориозом и бурой ржавчиной. Это наглядно демонстрируется тем, что среди сортов яровой твёрдой пшеницы, находящихся в испытании, 93% имели ER II тип эпидемической устойчивости к септориозу, 86,7% - к бурой ржавчине. Сорт Оренбургская 10 обладал высокой устойчивостью к бурой ржавчине (6,7% от изученных).

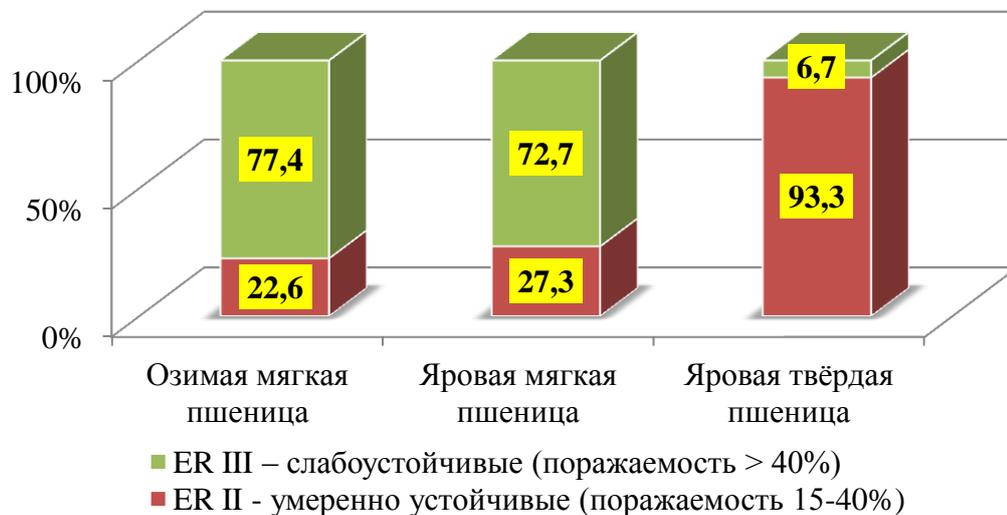


Рисунок 24. Частота встречаемости разных типов эпидемической устойчивости к септориозу среди сортов пшеницы в зависимости от жизненной формы и вида растения-хозяина, %.

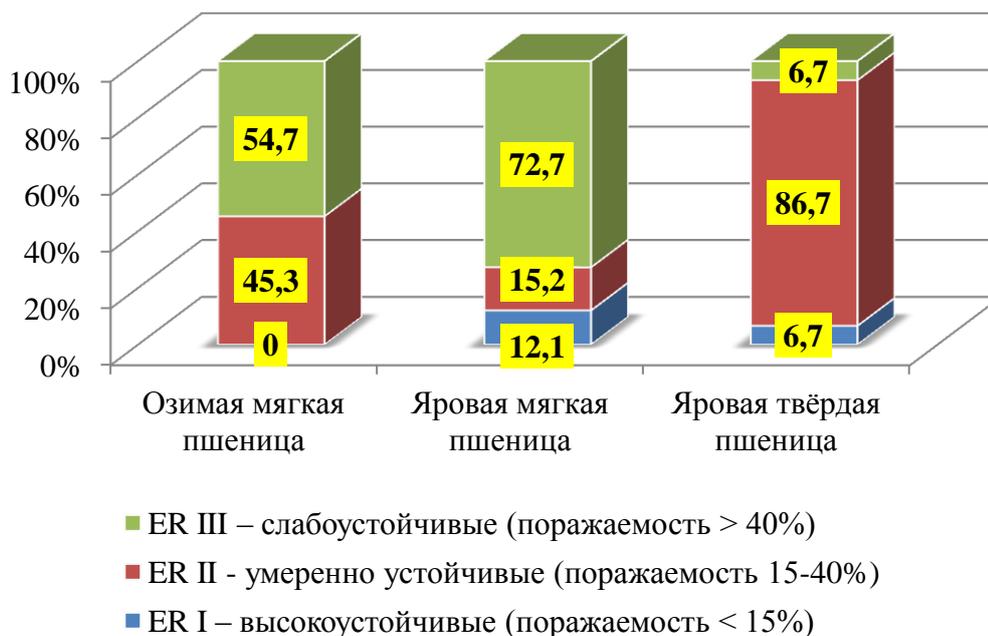


Рисунок 25. Частота встречаемости разных типов эпидемической устойчивости к бурой ржавчине среди сортов пшеницы в зависимости от жизненной формы и вида растения-хозяина, %.

В таблице 48 и приложении 21 приведены показатели корреляции между интенсивностью поражения сортов пшеницы септориозом и бурой ржавчиной, а также многолетними погодными характеристиками.

Отмечается слабая прямая связь между показателями интенсивности поражения сортов пшеницы септориозом и бурой ржавчиной (0,20). Как показывают многолетние наблюдения, развитие септориоза на пшенице имеет прямую зависимость от показателя температуры в мае.

Развитие бурой ржавчины в Центральном Черноземье сильнее подвержено влиянию погодных условий, складывающихся в течение вегетации растений, так как бурая ржавчина является заносной инфекцией, а жизненный цикл грибов, вызывающих септориоз пшеницы, адаптирован к перенесению холодных климатических условий. Имеет место наличие слабой положительной корреляции между интенсивностью развития на пшенице бурой ржавчины и температурным режимом с апреля по июль, средней температурой за 4 месяца, а также средним

показателем влажности за 4 месяца. Отмечается наличие средней прямой корреляции с показателем суммарных осадков, выпадающих в апреле.

Таблица 48

Коэффициенты корреляции между показателями интенсивности поражения сортов пшеницы септориозом, бурой ржавчиной и многолетними погодными характеристиками

(Отмеченные корреляции значимы на уровне  $p \leq 0,05$ )

<u>Сравниваемые показатели</u>	Бурая ржавчина	Септориоз
Септориоз	<b>0,20</b>	-
Сред. температура в апреле	<b>0,19</b>	-0,05
Сред. температура в мае	<b>0,17</b>	<b>-0,27</b>
Сред. температура в июне	<b>0,14</b>	-0,07
Сред. температура в июле	<b>0,13</b>	0,16
Сред. температура за 4 месяца	<b>0,18</b>	-0,10
Влажность в апреле	<b>0,38</b>	0,02
Средний показатель влажности за 4 месяца	<b>0,27</b>	0,02

На рисунке 26 представлены результаты средней интенсивности поражения пшеницы в инфекционных питомниках в период с 2008 по 2017г.г. бурой ржавчиной и в период с 2009 по 2017г.г. септориозом. Следует обратить внимание, что интенсивность поражения септориозом сортов пшеницы в разные годы проведения исследований варьирует в пределах 43,8 до 48,52%. Исключением стал лишь 2010 г., когда складывались экстремальные погодные условия как для развития и роста растения-хозяина, так и для микозной инфекции. Такие показатели могут свидетельствовать о создании хороших инфекционных фонов на протяжении всех лет проводимых испытаний. Интенсивность поражения растений в инфекционном питомнике бурой ржавчиной не отличается подобной выравненностью. Интенсивность поражения в среднем изменялась от 27,92% в 2009 г. до 60,04% в 2015 г., если не брать во внимание показатели 2010 г., когда наблюдалась глубокая депрессия в развитии гриба *Puccinia triticina* на

сортах пшеницы. По-видимому, в данном случае значительную роль играют погодные условия года. Как было показано выше, интенсивность развития бурой ржавчины сильнее подвержена влиянию погодных условий, чем септориоза.

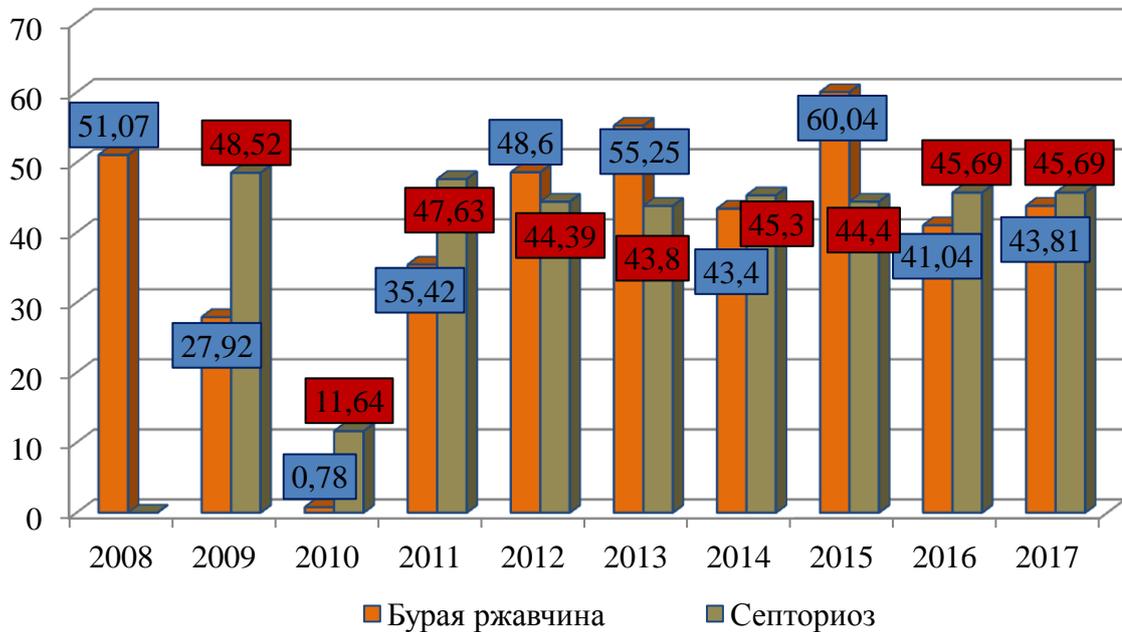


Рисунок 26. Интенсивность поражения септориозом и бурой ржавчиной пшеницы за период с 2008 по 2015г.г. (%).

Анализируя результаты интенсивности поражения септориозом и бурой ржавчиной разных жизненных форм и видов пшеницы (рисунок 27, приложение 20), можно отметить, что яровая твёрдая пшеница в среднем поразила бурой ржавчиной на 23,85%, а септориозом - на 29,29%. Это существенно ниже интенсивности поражения озимой мягкой пшеницы (40,39% и 44,75% соответственно) и яровой мягкой пшеницы (46,92% и 43,78% соответственно). Септориоз в одинаковой степени поражал озимую и яровую мягкую пшеницу (в среднем около 44% соответственно), а бурая ржавчина несколько сильнее поразила яровую мягкую (46,92%), чем озимую мягкую пшеницу (40,39%).

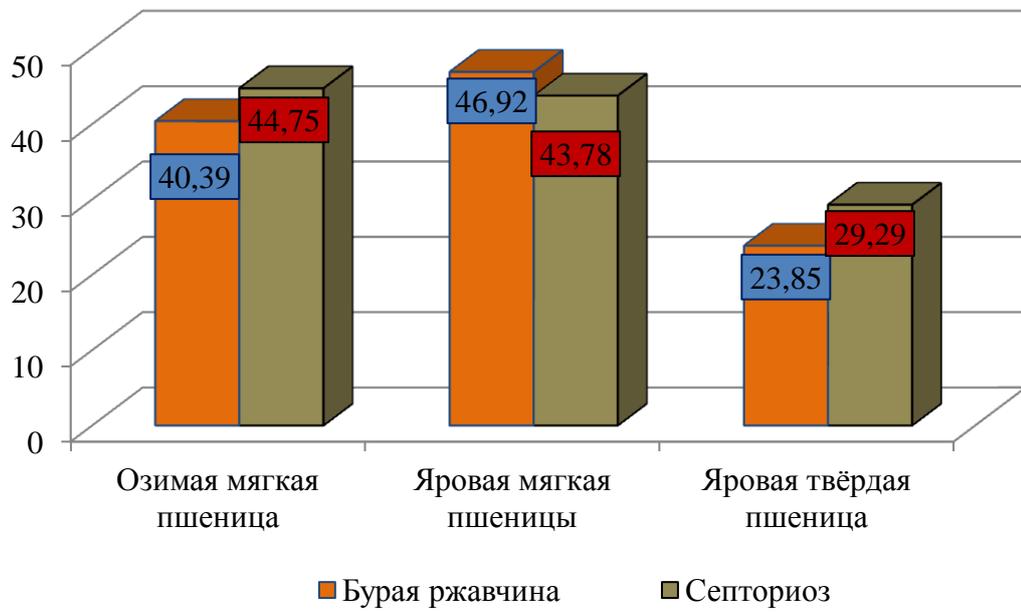


Рисунок 27. Интенсивность поражения септориозом и бурой ржавчиной пшеницы за период 2008-2017г.г., в зависимости от жизненной формы и вида растения (%).

*5.2 СОЗДАНИЕ РЕГИОНАЛЬНОЙ КОЛЛЕКЦИИ ИСТОЧНИКОВ, В ТОМ ЧИСЛЕ И ГРУППОВОЙ УСТОЙЧИВОСТИ, К ЭПИФИТОТИЙНО ОПАСНЫМ БОЛЕЗНЯМ ЯРОВОЙ МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ*

В полевых инфекционных питомниках возбудителей болезней изучено 1604 сортаобразца яровой пшеницы, включающие в себя коммерческие сорта яровой пшеницы, сорта и линии из генофонда Мировой коллекции ВИР, а также оригинальные селекционные линии яровой пшеницы, полученные в филиале от скрещивания современных источников и генетических доноров устойчивости к возбудителям болезней с районированными сортами.

На всех этапах селекционного процесса проводили испытания селекционного материала по устойчивости к стрессовым факторам биотического характера с применением искусственных инфекционных фонов в четырёх инфекционных питомниках (к септориозу, пыльной и твёрдой головне, бурой ржавчине). В качестве контроля брали восприимчивый сорт яровой пшеницы - Прохоровка. В условиях искусственного инфекционного фона сорт-стандарт поражен септориозом не менее, чем на 60%, бурой ржавчиной на 80%, пыльной и твёрдой головней не менее, чем на 70% (таблица 49).

Таблица 49

Интенсивность поражения сорта пшеницы Прохоровка на искусственном и естественном инфекционных фонах

Поражение болезнями на искусственном инфекционном фоне, %				Поражение болезнями на естественном инфекционном фоне, %			
Бурая ржавчина, %	Септориоз, %	Пыльная головня	Твердая головня	Бурая ржавчина, %	Септориоз, %	Пыльная головня	Твердая головня
80	60	70	80	30	40	-	4

По итогам иммунологических оценок и браковки материала по фенотипу среди яровой пшеницы было отобрано 162 источника устойчивости, наиболее

полно отвечающих требованиям, предъявляемым к исходному материалу. Полученные результаты приведены в таблице 50.

Таблица 50

## Источники устойчивости яровой пшеницы к возбудителям болезней

№ каталога	Происхождение, сорт, разновидность	Поражаемость болезнями			
		Бурая ржавчина	Септориоз	Головня	
				пыльная	твёрдая
1	2	3	4	5	6
31684	Россия, Урал, сл. гибрид	R*	M	-	-
34900	Россия, сл. гибрид, hord.	R	M	-	S
54208	Россия, hord.	R	R	-	SS
31684	Грузия, сл. гибрид	R	M	RR	SS
74253	Казахстан, Янтарная, reich.	R	M	-	S
61292	Беларусь, сл. гибрид	R	M	RR	S
32754	Бразилия, BR 23, er.	RR	R	M	-
33403	Бразилия, CPAC 86134, er.	RR	R	-	-
30774	Бразилия, CEP7780. lut	RR	M	RR	SS
30821	Бразилия, Candias, lut.	SS	R	M	-
31942	Бразилия, PF812-30, lut.	S	R	RR	-
31945	Бразилия, PF 82221, lut.	M	R	R	-
32550	Бразилия, сл. гибрид	S	M	-	-
32599	Бразилия сл. гибрид, lut.	RR	M	R	-
32650	Бразилия, BR 16, er.	RR	R	RR	-
33402	Бразилия, CPAC 86133, er.	RR	R	-	S
34211	Бразилия, PF-869179, er.	R	R	R	SS
55892	Германия, сл. гибрид	R	M	-	SS
30575	ICARDA, сл. гибрид, hord.	RR	R	-	S
30579	ICARDA, сл. гибрид	RR	R	RR	S
30637	ICARDA, сл. гибрид	RR	R	RR	S
34453	ICARDA, сл. гибрид	M	M	-	-
33333	Индия, сл. гибрид	R	SS	RR	R
35061	Испания, сл. гибрид, er.	RR	R	-	M
-	Канада, AC Alta	R	R	-	RR
-	Канада, AC Frank	R	R	-	RR
-	Канада, AC Gerta	R	S	-	RR
30011	Канада, сл. гибрид	R	M	RR	S
31641	Канада, Arcola	R	R	R	S

\* RR – высокоустойчивые (степень поражения <5%)  
R – устойчивые (степень поражения в диапазоне 5-15%);  
M – слабвосприимчивые (степень поражения в диапазоне 16-40%);  
S – восприимчивые (степень поражения в диапазоне 41-65%);  
SS – высоковосприимчивые (степень поражения >65%)

Продолжение таблицы 50					
1	2	3	4	5	6
49441	Канада, сл. гибрид, hord.	R	M	RR	RR
31613	Кения, сл. гибрид	RR	M	-	M
31622	Кения, сл. гибрид	RR	M	RR	S
33754	Колумбия, сл. гибрид, er.	M	R	SS	S
33881	Колумбия, МК Yail -504, er.	M	M	R	SS
33907	Колумбия, сл. гибрид	R	M	RR	S
34442	Колумбия, L 123, er.	SS	M	R	S
34459	Колумбия, L 99M1, er.	RR	S	M	SS
34467	Колумбия, L 159 M-4, er.	S	M	M	SS
34859	Мексика, сл. гибрид, er.	R	R	RR	S
290965	Мексика, сл. гибрид, fer.	R	R	M	M
30104	Мексика, KV -2, lut.	R	R	S	R
30124	Мексика, сл. гибрид, er.	R	M	R	-
30287	Мексика, Zassur-2, fer.	M	R	M	SS
31864	Мексика, сл. гибрид	R	M	M	S
31917	Мексика, сл. гибрид, hord.	R	R	RR	SS
32164	Мексика, сл. гибрид, er.	R	M	R	S
32229	Мексика, сл. гибрид, er.	R	M	M	SS
32595	Мексика, Frifon «S», hord.	R	M	R	S
32632-4	Мексика, сл. гибрид	R	M	-	-
32662	Мексика, сл. гибрид, hord.	R	R	S	R
32992	Мексика сл. гибрид	M	R	RR	S
33809	Мексика, Vow «S», er.	R	M	R	S
33814	Мексика, сл. гибрид	M	M	-	M
33815	Мексика, сл. гибрид, er.	R	R	M	SS
33817	Мексика, SPB «S», er.	R	R	M	SS
33821	Мексика, сл. гибрид, er.	R	M	R	S
34646	Мексика, PESA/ SER, er.	R	R	RR	S
34804	Мексика, сл. гибрид, er.	SS	R	RR	M
34911	Мексика, сл. гибрид,	R	M	M	S
34932	Мексика, сл. гибрид, er.	R	M	SS	S
47952	Мексика, сл. гибрид, er.	M	S	RR	M
290350	Мексика, сл. гибрид, er.	R	M	M	SS
326261	Мексика, сл. гибрид, fer.	S	M	-	SS
346388	Мексика, сл. гибрид, fer.	SS	M	RR	S
347071	Мексика, сл. гибрид, er.	SS	M	R	S
349073	Мексика, сл. гибрид, hord.	S	M	M	RR
349115	Мексика, сл. гибрид, lut.	R	S	RR	R
426110	Мексика, сл. гибрид, er.	S	R	R	M
468541	Мексика, сл. гибрид, er.	SS	M	M	M
195	Непал, BL-1407, hord.	R	M	-	SS
33907	Непал, сл. гибрид	R	M	-	S

Продолжение таблицы 50					
1	2	3	4	5	6
34349-4	Непал, сл. гибрид, ег.	R	R	-	S
34349-2	Непал, сл. гибрид	R	M	-	-
34396	Непал, сл. гибрид	R	M	-	SS
34403	Непал, BL-1467, ег.	R	M	-	SS
34984	Перу, сл. гибрид	RR	M	-	SS
34985	Перу, сл. гибрид	RR	M	-	R
34995	Перу, сл. гибрид	RR	R	-	-
35012	Перу, сл. гибрид	RR	R	RR	-
35014	Перу, сл. гибрид	RR	M	-	-
35018	Перу, сл. гибрид	RR	M	-	-
35020	Перу, сл. гибрид	RR	M	R	-
35025	Перу, сл. гибрид	RR	M	RR	S
47066	Перу, сл. гибрид	R	M	RR	R
322441	CIMMYT, сл. гибрид	RR	R	-	-
32279	CIMMYT, сл. гибрид, ег.	RR	R	M	SS
31457	CIMMYT, сл. гибрид, lut.	S	M	RR	SS
31570	CIMMYT, сл. гибрид, ег.	R	R	RR	S
31574	CIMMYT, сл. гибрид, hord.	R	M	RR	RR
31575	CIMMYT, сл. гибрид, hord.	R	M	-	SS
31716	CIMMYT, сл. гибрид	R	M	R	S
31720	CIMMYT, сл. гибрид	R	M	M	SS
31776-2	CIMMYT, сл. гибрид, hord.	R	R	-	M
31819	CIMMYT, сл. гибрид, ег.	S	R	R	S
31820	CIMMYT, сл. гибрид, ег.	R	M	RR	S
31821	CIMMYT, сл. гибрид, ег.	R	M	RR	S
31823	CIMMYT, сл. гибрид, hord.	R	M	RR	M
31859	CIMMYT, сл. гибрид, hord.	R	M	M	S
31865	CIMMYT, сл. гибрид, ег.	S	R	RR	SS
31867	CIMMYT, сл. гибрид, ег.	R	M	R	M
31931	CIMMYT, сл. гибрид, ег.	R	R	RR	M
31940	CIMMYT, сл. гибрид, hord.	M	R	RR	M
31959	CIMMYT, сл. гибрид, ег.	R	M	RR	R
31964	CIMMYT, сл. гибрид, ег.	R	M	R	SS
31985	CIMMYT, сл. гибрид, ег.	R	M	M	R
32031	CIMMYT, сл. гибрид,	R	M	-	SS
32241	CIMMYT, сл. гибрид, ег.	R	R	R	SS
32245	CIMMYT, сл. гибрид, ег.	R	M	RR	SS
32265	CIMMYT, сл. гибрид, ег.	R	R	-	M
32268	CIMMYT, сл. гибрид, ег.	R	R	-	M

Продолжение таблицы 50					
1	2	3	4	5	6
32390	СИММУТ, сл. гибрид, ег.	SS	S	RR	S
32405	СИММУТ, сл. гибрид, ег..	R	M	RR	S
32406	СИММУТ, сл. гибрид,	R	M	M	M
32456	СИММУТ, сл. гибрид,	R	M	RR	S
32457	СИММУТ, сл. гибрид	RR	R	RR	M
32494	СИММУТ, сл. гибрид,	RR	M	M	M
32496	СИММУТ, сл. гибрид,	R	M	-	M
32503	СИММУТ, сл. гибрид	RR	R	RR	RR
32509	СИММУТ, сл. гибрид, ег.	RR	R	RR	SS
32528	СИММУТ, сл. гибрид, ег.	RR	M	M	SS
32532	СИММУТ, сл. гибрид, ег.	R	M	RR	-
32551	СИММУТ, сл. гибрид	R	R	-	-
32562	СИММУТ, сл. гибрид, hord.	RR	R	RR	S
32581	СИММУТ, сл. гибрид, ег.	RR	M	RR	RR
33445	СИММУТ, Veeni 3	R	S	S	R
33830	СИММУТ, Ardan»S»/117558, ег.	M	R	R	M
33832	СИММУТ, Mor «S»/vees, ег.	R	M	M	S
34092	СИММУТ, CNO79*/PRL «S», ег.	R	R	RR	S
34138	СИММУТ, PRL 11	RR	R	RR	M
34212	СИММУТ, сл. гибрид	SS	M	M	SS
38321	СИММУТ, сл. гибрид	R	M	-	S
49270	США, Rolette, hord.	R	R	M	R
37791	США, сл. гибрид, ег.	R	R	-	-
30287	США сл. гибрид	R	M	R	-
31157	США, сл. гибрид	R	M	M	S
31170	США, сл. гибрид	R	S	S	S
31208	США, сл. гибрид, lut.	R	S	RR	SS
31219	США, сл. гибрид	R	S	R	S
31226	США, сл. гибрид	R	M	R	S
31306	США, сл. гибрид, hord.	R	R	M	M
31310-2	США, сл. гибрид, ег.	R	R	-	M
31388-45	США, сл. гибрид, ег.	R	R	-	SS
31349	США, сл. гибрид, hord.	R	R	S	S
31351	США, сл. гибрид, ег.	R	R	S	-
31353	США, сл. гибрид	R	M	M	R
31416	США, сл. гибрид, ег.	R	M	-	SS
31929	США, сл. гибрид	R	M	-	-
31986	США, сл. гибрид, ег.	R	R	RR	M
33708	США, сл. гибрид, ег.	R	M	RR	-
33712	США, сл. гибрид, ег.	R	M	R	M
34267	США, сл. гибрид, ег.	R	R	M	SS
34307	США, сл. гибрид, ег.	R	R	RR	SS
34482	США, сл. гибрид	R	M	R	S
34863	США, сл. гибрид	R	S	RR	-

Окончание таблицы 50					
1	2	3	4	5	6
34922	США, сл. гибрид, ег.	RR	M	M	-
34927	США, сл. гибрид	R	M	M	S
34953	США, сл. гибрид	R	M	M	S
34960	США, сл. гибрид	R	M	-	-
56339	США, сл. гибрид, ег.	R	R	-	-
59417	США, сл. гибрид	RR	S	RR	S
59417	США, сл. гибрид	RR	S	R	S
17729	Франция, сл. гибрид	R	M	RR	S

Испытания, проводимые с 2004 по 2017 гг., подтвердили устойчивость:

к бурой ржавчине у 135 образцов, в их числе сложные гибриды России (31684, 34900, 54208); Бразилии (32754, 33403, 30774); ICARDA (30579, 30637); Перу (34984, 34985, 34995, 35012); СИММУТ (32279, 32457, 32494); США (34922, 59417) и др.;

к септориозу - 62 образца, таких как сложные гибриды, 32754, Бразилия; 54208, Россия; 31942, Бразилия; 35061, Испания и др.;

к пыльной головне - 77, например: 31684, Грузия; 61292, Беларусь; 31942, 34211, Бразилия; 31622, Кения, 34646, 34804; 47952, Мексика и др.

Меньше всего было отобрано образцов, обладающих устойчивостью к твёрдой головне. Устойчивость проявили 18 образцов, в их число вошли: 33333, Индия; 49441, Канада; три образца без номера каталога из Канады: AC Alta, AC Frank, AC Gerta; 30104, 32662, 349073, 349115, Мексика; 34985, 47066, Перу; 31574, 31959, 31985, 32581, 33445, СИММУТ и 49270, 31353, США.

Для селекции на иммунитет особенную ценность будут представлять образцы, обладающие устойчивостью к двум и более патогенам. В таблице 50 приводятся образцы, обладающие устойчивостью как к одному патогену, например: 34459, Колумбия (бурой ржавчине); к двум, например: 33402, Бразилия (бурой ржавчине и септориозу); трём: 30579, ICARDA (септориозу, бурой ржавчине и пыльной головне) или 30104, Мексика (септориозу, бурой ржавчине и твёрдой головне), так и к четырём патогенам: 32503, СИММУТ (септориозу, бурой ржавчине, пыльной и твёрдой головне).

В 2016 г. отмечалась эпифитотия стеблевой ржавчины пшеницы. Интенсивность поражения сильно восприимчивых сортов яровой пшеницы достигала 90%. На этом фоне в инфекционных питомниках возбудителей болезней устойчивость проявили отечественные сортообразцы яровой пшеницы - селекционные линии, созданные в Среднерусском филиале: РЛ 25-2, СФР 135-17-26, СФР 135-17-33, СФР 135-17-36, СФР 135-17-15, СФР 141-32-11-6, СФР 184-3-5-32, СФР 195-12-9-3, Тамбовчанка. Методом ПЦР было установлено, что сорт Тамбовчанка и селекционные линии содержат ген, утративший эффективность к бурой ржавчине - *Lr26*, в этой же транслокации находятся гены устойчивости к мучнистой росе (*Pm8*), жёлтой (*Yr9*) и стеблевой ржавчинам (*Sr31*). Ген *Sr31* является эффективным к российским популяциям стеблевой ржавчины, но потерял эффективность к расе *Ug99*. Следовательно, остро стоит проблема расширения генетического разнообразия устойчивости к стеблевой ржавчине среди селекционного материала Среднерусского филиала ФГБНУ «ФНЦ им. И.В. Мичурина».

Для создания исходного материала для селекции яровой мягкой пшеницы проведено 37 комбинаций скрещиваний с использованием новых высокоэффективных источников и доноров, обладающих значимыми биологическими и агрономическими свойствами. В качестве доноров высокоэффективных *Lr-генов* использовались сорта Эстивум 522, Эстивум 526, Эстивум 1509, Лебёдушка (*Lr19*), Лубнинка (*Lr9*), Лютесценс 516 (*Lr19*), Тулайковская 100 (*Lr38*), Фаворит (*Lr38*), SST-23 (ЮАР) (*Lr24*), а также современные генетические источники и доноры, созданные в филиале в предыдущие годы (Мерцана (*Lr24*), Тамбовчанка (*Lr24*),) и Самарском НИИСХ (Пирамида 2 (*Lr23*), Пирамида3 (*Lr23*)).

В результате изучения иммунологических свойств селекционного материала (более 300 номеров) из питомников предварительного и конкурсного испытаний на искусственном инфекционном фоне выделено восемь номеров мягкой пшеницы с групповой устойчивостью к эпифитотийно опасным болезням

(септориоз, бурая и стеблевая ржавчина, пыльная и твёрдая головня): [43/10/, 1375/08/, 1452/08/, 1487/08/, 1887/08/, 2017/08/, 2034/08/, 2891/09/] (таблица 51).

Таблица 51

Характеристика селекционных линий яровой мягкой пшеницы, созданных в Среднерусском филиале ФГБНУ «ФНЦ им. И.В. Мичурина», выделившихся по иммунологическим свойствам и урожайности

№ п/п	Линия	Поражаемость болезнями				Урожайность	
		Бурая ржавчина, тип/%	Септориоз, %	Пыльная головня, %	Твердая головня, %	ц/га	±St
1	1452/08/	1/10	10	0	10	32,7	+1,4
2	1487/08/	2/5	20	0	10	31,8	+0,5
3	1375/08/	2/10	20	0	10	32,9	+1,6
4	1887/08/	1/5	20	1	0	31,6	+0,3
5	2017/08/	2/20.	10	0	0	33,0	+1,7
6	2034/08/	2/5	30	1	0	32,0	+0,7
7	2891/09/	1/10	20	0	10	32,2	+0,9
8	43/10	1/20	10	0	20	31,4	+0,1
9	Фаворит St	3/20	40	10,0	12,1	31,3	-

Проведена аналитическая работа по оценке исходного материала и сортов яровой мягкой пшеницы, созданных в филиале.

В питомниках предварительного и конкурсного испытаний по иммунологическим свойствам выделено 122 селекционных номера, в том числе устойчивых к бурой ржавчине - 32, септориозу - 32, твёрдой головне - 22, пыльной - 18, скрытостебельным вредителям - 18, с групповой устойчивостью к бурой ржавчине и септориозу - 25. Среди них в качестве потенциальных доноров отобрано 22 номера, не уступившие или превысившие по урожайности сорта-стандарты Прохоровка и Фаворит (таблицы 52 и 53).

Характеристика селекционных линий яровой мягкой пшеницы, выделившихся по иммунологическим свойствам и урожайности (контрольный питомник)

№ п/п	Сорт, линия	Поражение болезнями на искусственном инфекционном фоне					Урожайность в КСИ - 2	
		Бурая ржавчина, балл/%	Септориоз, %	Мучнистая роса, %	Головня		ц/га	Отклонение от St <sub>1</sub>
					пыльная, %	твердая, %		
1	Отбор из попул. 26-2-5-1	1/5	20	30	53	43	44,4	+15,9
2	Отбор из попул. 26-2-5-2	1/5	20	30	52	41	40,5	+12,0
3	РЛ-6-4	2/20	30	10	0	0	35,4	+6,9
4	РЛ-8-1	0	30	5	55	17	30,6	+2,1
5	РЛ-6-8	1/10	20	5	0	0	40,9	+12,4
6	Мерцана	0	15	5	0	4	38,4	+9,9
7	Эстивум 56	1/5	20	20	4	16	28	-0,5
8	Лютесценс 580	2/10	15	10	8	24	27,4	-1,1
9	РЛ-3	1/10	30	0	4	0	43,1	+14,6
10	РЛ-6	1/5	10	5	0	0	41,6	+13,1
11	Эстивум 528	1/5	20	40	28	0	42	+13,5
12	Д-959(16)	0	20	10	0	0	39,1	+10,6
13	Д-568(14)	2/10	15	50	0	0	28,8	+0,3
14	F-10/10(а)	1/5	10	0	0	0	39,2	+10,7
15	F-10/10(б)	2/10	15	0	0	0	39,1	+10,6
16	F-23/02-1	3/30	10	0	0	0	36,7	+8,2
17	Прохоровка (St <sub>1</sub> )	4/80	60	30	0	1	28,5	-

Характеристика выделившихся по иммунологическим свойствам и урожайности селекционных номеров яровой мягкой пшеницы предварительного сортоиспытания

№ п/п	Сорт, линия	Поражение болезнями					Урожайность		
		Бурая ржавчина, балл/%	Септориоз , %	Мучнистая роса, %	Головня		ц/га	Отклонение от St <sub>1</sub>	Отклонение от St <sub>2</sub>
					пыльная, %	твердая, %			
1	Лютеценс 620	3/30	10	5	1	29	32,8	+4,3	+1,5
2	Отбор из попул. 26-7	0	15	5	7	4	41,3	+12,8	+10,0
3	Отбор из попул. 26-2	2/20	10	30	21	12	41,7	+13,2	+10,4
4	20(04)	2/20	20	0	13	19	36,1	+7,6	+4,8
5	Д-506(2)	3/30	20	0	11	14	33,3	+4,8	+2,0
6	Д-949(136)	1/5	20	0	20	41	37,1	+8,6	+5,8
7	Прохоровка (St <sub>1</sub> )	4/80	60	30	0	2	28,5	-	-2,8
8	Фаворит(St <sub>2</sub> )	2/10	20	60	3	28	31,3	+2,8	-

Таким образом, среди селекционного материала яровой пшеницы в результате целенаправленной работы на повышение результативности селекции устойчивых сортов к возбудителям особо вредоносных болезней выделены и отобраны в качестве потенциальных генетических источников и доноров селекционные линии и номера, сочетающие устойчивость к болезням (бурая ржавчина, септориоз, пыльная и твёрдая головня) с комплексом других положительных признаков и свойств, в первую очередь, урожайность и адаптивность к условиям ЦЧР.

В 2014 и 2017г.г. в коллекцию ВИР были переданы 25 сортообразцов мягкой пшеницы, обладающих устойчивостью к септориозу, бурой и стеблевой ржавчинам, мучнистой росе, пыльной и твёрдой головне в условиях ЦЧР (таблицы 54, 55, приложение 25).

Таблица 54

Источники и доноры устойчивости яровой мягкой пшеницы к эпифитотийно и особо опасным болезням, созданные в Среднерусском филиале ФГБНУ «ФНЦ им. И.В. Мичурина» и переданные в коллекцию ВИР в 2014 г. (данные за 2009-2013 гг.)

ГИБРИДНЫЕ ЛИНИИ							
№ п/п	Линия, разновидность	Поражаемость болезнями					Наличие генов устойчивости к болезням
		Бурая ржавчина, балл/%	Септориоз, %	Мучнистая роса, балл	Головня, %		
						пыльная	твёрдая
1	2	3	4	5	6	7	8
1	RL-3 , lutesc.	1/10	30	0	4	0	<i>Lr19,Sr25</i>
2	RL-6, lutesc.	1/5	10	5	0	0	не выявлено
3	RL-27-8, lutesc.	1/5	20	10	13	28	не выявлено
4	RL-6-4, lutesc.	2/20	30	10	0	0	не выявлено
5	RL-6-8, lutesc.	1/10	20	5	0	0	не выявлено
6	СФР 34396-2, lutesc.	1/5	30	10	21	17	<i>Lr10,Lr20</i>
7	СФР 193-12-8-6-1, lutesc.	2/10	20	0	-	-	<i>Lr10,Lr19, Sr25,Lr26, Pm8,Sr31,Yr9</i>

Окончание таблицы 54

1	2	3	4	5	6	7	8
8	СФР 135-17-20-2, lutec.	1/10	20	5	-	-	<i>Lr10, Lr19, Sr25, Lr20, Lr26, Pm8, Sr31, Yr9</i>
9	RL-16, lutec.	1/5	20	30	-	58	<i>Lr19, Sr25, Lr20</i>
10	СФР 32338-1-17-1, lutec.	1/5	20	0	-	-	<i>Lr19, Sr25</i>
11	СФР 33809-7-3, lutec.	2/10	30	0	-	-	<i>Lr19, Sr25</i>
12	СФР 135-17-16-15, lutec.	2/10	20	0	-	-	<i>Lr10</i>

Таблица 55

Генетические источники устойчивости яровой мягкой пшеницы к эпифитотийно и особо опасным болезням, созданные в Среднерусском филиале ФГБНУ «ФНЦ им. И.В. Мичурина и переданные в коллекцию ВИР в 2017 г. (данные за 2009-2017 гг.)

№ п/п	Сорт, линия	Поражение болезнями				
		Бурая ржавчина, тип/степень	Септориоз, %	Головня		Наличие генов устойчивости к болезням
				пыльная, %	твердая, %	
1	Д-869(7), lutec.	2/10	20	2	5	<i>Lr9</i>
2	St.3/09-1, lutec.	2/10	10	4	32	не выявлено
3	St.3/09-2, eritr	2/10	10	4	32	не выявлено
4	St. 1/10, lutec.	2/10	10	-	-	не выявлено
5	St.10/10, lutec..	2/10	10	0	8	не выявлено
6	St.18/10-68/4, lutec.	1-2/10	15	-	-	не выявлено
7	RL 1443(08), lutec	2/10	20	0	4	не выявлено
8	RL2034(08), lutec.	2/10	20	0	2	<i>Lr19, Sr25</i>
9	RL2198(06), lutec.	1/5	10	10	35	<i>Lr19, Sr25</i>
10	RL7917, eritr.	1/5	10	-	55	не выявлено
11	RL8494, lutec.	2/30	20	0	58	<i>Lr19, Sr25</i>
12	RL8498(a), lutec.	2/10	20	24	8	<i>Lr19, Sr25</i>
13	RL 8498(б), lutec.	2/20	20	16	15	<i>Lr19, Sr25</i>

### *5.3 СОЗДАНИЕ КОЛЛЕКЦИИ СОРТОВ И ОБРАЗЦОВ ПШЕНИЦЫ С РАЗЛИЧНЫМ ТИПОМ УСТОЙЧИВОСТИ К БУРОЙ РЖАВЧИНЕ*

Селекция на иммунитет к вредоносным патогенам базируется на использовании различных типов устойчивости. Многолетняя практика показывает, что сорта с вертикальной устойчивостью быстро теряют защитные свойства в связи с появлением и адаптацией на них новых, более вирулентных форм патогена. Поэтому в последнее время всё большее внимание уделяется вопросу создания сортов с частичной устойчивостью неспецифического типа (неспецифической устойчивостью), которая выражается в замедленном развитии заболевания при восприимчивом типе реакции и может сохраняться в течение длительного периода времени.

Выявление сортообразцов, обладающих неспецифической устойчивостью, представляет собой довольно сложную задачу. В полевых экспериментах необходимо убедиться, что заболевание развивается замедленно. Затем нужно выяснить причины замедленного развития болезни или факторы неспецифической устойчивости, к которым относится доля проявившихся пустул или пятен, в зависимости от количества нанесённой инфекции, продолжительность латентного периода, спорообразующая способность пустул или инфекционного пятна, количество и размер инфекционных пятен.

В качестве фитопатологических методов определения неспецифической устойчивости у растения-хозяина используют различные критерии, отображающие реакцию сорта на внедрение патогена. Анализ литературных источников показывает, что наиболее достоверными методами определения неспецифической устойчивости является динамика нарастания инфекции в период вегетации растений, которая выражается площадью под кривой развития болезни (ПКРБ), продолжительностью инкубационного периода и споруляцией патогена, количеством инфекции на единицу площади листа. Все эти факторы оказывают различное влияние на развитие болезни, и большое значение имеет выделение из них главных. Изучение критериев расонеспецифической

устойчивости к бурой ржавчине осуществляли в полевых условиях по следующей схеме:

- на фоне искусственного заражения популяцией гриба проводили отбор сортов с низкой по сравнению с восприимчивым сортом ПКРБ;

- дальнейшее изучение образцов на фоне искусственного заражения для определения уровня неспецифической устойчивости за период вегетации растений.

Объектом исследований являлись сорта и гибриды яровой пшеницы отечественного и зарубежного происхождения. Инфекционный материал был подобран с максимальным учётом генов вирулентности, характерных для популяции бурой ржавчины ЦЧР.

В 2012 г. в полевом опыте изучали 270 образцов яровой пшеницы на фоне искусственного заражения популяцией бурой ржавчины. На первом этапе из коллекции отбирали образцы, уровень поражённости которых не превышал контроль при типе реакции 3-4 балла. Учёт проводили однократный при достижении степени поражения контрольного восприимчивого сорта Саратовская 42 на 70-80%. Из дальнейшей работы были исключены сорта, степень поражения которых была на уровне или выше контрольного восприимчивого сорта, а также сорта, полностью устойчивые к патогену, так как они обладали явно выраженным типом расоспецифической устойчивости или, по-видимому, комбинацией генов, контролирующих расоспецифическую и неспецифическую устойчивость (таблица 56). Как видно из таблицы, определённые нами у этих образцов *Lr-гены* не могут обеспечить такой уровень защиты от болезни. Например, известно, что ген *Lr34* контролирует неполную устойчивость по типу «медленной ржавчины» [McIntosh et al, 1995], а гены *Lr1*, *Lr10* и *Lr26* являются неэффективными в условиях ЦЧР [Зеленева, Гульятеева, Плахотник, 2013; Зеленева, Плахотник, Судникова, 2017]. По-видимому, у данных образцов устойчивость детерминирована другими генами.

Практически все отечественные сорта яровой мягкой пшеницы, находящиеся в полевом опыте, проявляли восприимчивость к бурой ржавчине.

Перечень сортов, обладающих расоспецифической устойчивостью к бурой  
ржавчине

№ п/п	№ каталога СНИФС	Происхождение	Конечный уровень поражения бурой ржавчиной, степень/балл			Гены устойчивости
			2012	2013	2014	
1	31388	США	единичные пустулы/1	0	единичные пустулы /1	<i>Lr1</i>
2	31684	США	5/1	5/1	единичные пустулы /1	Не выявлены
3	34985	США	5/1	5/1	5/1	Не выявлены
4	31776-2	СИММУТ	единичные пустулы/1	единичные пустулы/1	единичные пустулы/1	<i>Lr10, Lr34<sup>4</sup>, Pm38, Yr18, Ltn1</i>
5	31823	СИММУТ	единичные пустулы/1	единичные пустулы/1	единичные пустулы/1	<i>Lr26, Pm 8, Yr9<sup>5</sup>, Lr34, Pm38, Yr18, Ltn1</i>
6	31959	СИММУТ	единичные пустулы/1	единичные пустулы/1	единичные пустулы/1	<i>Lr34, Pm38, Yr18, Ltn1</i>
7	32632-4	Мексика	5/1	единичные пустулы/1	5/1	<i>Lr34, Pm38, Yr18, Ltn1</i>
8	34646	Мексика	5/1	5/1	5/1	<i>Lr10</i>
9	34211	Бразилия	единичные пустулы/1	единичные пустулы/1	единичные пустулы/1	<i>Lr10</i>

При первичном испытании из 270 образцов яровой пшеницы был отобран 21, уровень поражённости которых был ниже, чем у восприимчивого сорта. Эти образцы можно классифицировать в группу с проявлением неспецифической формы устойчивости, тип реакции 3-4 балла, замедленное развитие инфекции, и как результат этого - низкое значение ПКРБ (таблица 57).

<sup>4</sup>Lr 34 относится к группе генов, обеспечивающих количественную устойчивость.

<sup>5</sup> Дополнительно 1ВLтранслокация несёт гены, повышающие урожайность и качество зерна, а также засухоустойчивость, обеспечивающую за счёт увеличения массы корней [Kim et al., 2004].

Результаты полевой оценки, выделившихся по устойчивости сортов и образцов яровой мягкой пшеницы к популяции бурой ржавчины (Искусственный инфекционный фон, 2012-2014 гг.)

№ п/п	№ каталога СНИФС	Сорт	Происхождение	Год проведения исследований	Конечный уровень поражения, степень/балл	ПКРБ		Латентный период. Среднее значение, сутки	Индекс устойчивости	
						в условных единицах	% от контроля		в условных единицах	Среднее значение за три года (φ)
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<b>Восприимчивый сорт φ&gt;0,9</b>										
1.	422	Саратовская 42 (контроль)	Россия (Саратовский НИИСХ)	2012	100/4	908	100	8,5	1	1
				2013	100/4	865	100	8,5	1	
				2014	100/4	987	100	9,0	1	
2.	192	Thatcher (контроль)	США	2012	100/4	927	103,1	10,0	1,02	1,06
				2013	100/4	955	110,4	10,0	1,1	
				2014	100/4	1050	106,0	9,5	1,06	
<b>Высокая расонеспецифическая устойчивость, φ: [0,1-0,4]</b>										
3.	34659	Сложный гибрид	Бразилия	2012	16/3	168	19,8	21,0	0,19	0,18
				2013	20/4	50	5,0	18,0	0,06	
				2014	40/4	275	27,8	18,0	0,28	
4.	31865	Сложный гибрид ( <i>Lr34, Pm38, Yr18</i> )	СИММУТ	2012	39/4	246	28,9	12,0	0,27	0,19
				2013	15/4	112	11,1	10,5	0,13	
				2014	25/4	162	16,4	11,0	0,16	
5.	30288	Сложный гибрид ( <i>Lr34, Pm38, Yr18</i> )	Мексика	2012	30/4	296	32,9	15,0	0,33	0,24
				2013	15/3	100	11,6	13,0	0,12	
				2014	50/4	257	26,0	11,0	0,26	

Продолжение таблицы 57

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
6.	СФР 184-3-5- 76	Сложный гибрид ( <i>Lr10</i> , <i>Lr20</i> , <i>Lr 26</i> , <i>Pm8</i> , <i>Sr31</i> , <i>Yr9</i> )	Россия (Среднерусский филиал ФГБНУ «ФНЦ им. И.В. Мичурина»)	2012	40/4	321	35,4	10,0	0,35	0,24
				2013	30/4	170	19,6	14,0	0,20	
				2014	40/4	177	18,0	12,0	0,18	
7.	34707	Сложный гибрид ( <i>Lr1</i> , <i>Lr34</i> , <i>Pm38</i> , <i>Yr18</i> )	Мексика	2012	37/3-4	405	45,0	11,5	0,45	0,26
				2013	15/3	97	11,2	14,5	0,11	
				2014	40/4	227	23,0	13,5	0,23	
8.	32406	Сложный гибрид ( <i>Lr10</i> , <i>Lr34</i> , <i>Lr 26</i> , <i>Pm8</i> , <i>Pm38</i> , <i>Sr31</i> , <i>Yr9</i> , <i>Yr18</i> )	СИММУТ	2012	32/4	297	33,0	14,0	0,33	0,26
				2013	30/3-4	154	18,1	11,0	0,18	
				2014	40/4	275	31,3	10,5	0,28	
9.	34595	Сложный гибрид	ICARDA	2012	10/3	82	9,5	13,5	0,09	0,26
				2013	35/3	165	19,4	15,0	0,19	
				2014	45/4	482	49,0	18,5	0,49	
10.	33832	Сложный гибрид ( <i>Lr</i> <i>26</i> , <i>Pm8</i> , <i>Sr31</i> , <i>Yr9</i> )	СИММУТ	2012	15/4	38	4,2	12,5	0,04	0,28
				2013	45/4	500	59,0	10,5	0,58	
				2014	30/4	225	23,0	11,0	0,23	
11.	64262	BuckPalengne	Аргентина	2012	5/2-3	13	1,4	10,5	0,01	0,28
				2013	50/4	446	47,5	10,5	0,52	
				2014	40/4	302	30,0	13,5	0,31	
12.	34646	Сложный гибрид ( <i>Lr34</i> , <i>Pm38</i> , <i>Yr18</i> )	Мексика	2012	43/3-4	388	43,0	12,5	0,43	0,35
				2013	15/3	121	14,0	13,0	0,14	
				2014	51/4	459	46,5	12,0	0,47	

Продолжение таблицы 57

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
13.	34349-4	Сложный гибрид ( <i>Lr</i> <i>26, Pm8,</i> <i>Sr31, Yr9</i> )	Непал	2012	47/4	525	61,8	12,5	0,58	0,35
				2013	20/3-4	111	11,8	14,0	0,13	
				2014	40/4	325	33,0	10,0	0,33	
14.	30272	Сложный гибрид	США	2012	50/4	430	47,3	10,5	0,47	0,37
				2013	50/4	280	31,4	12,0	0,32	
				2014	40/4	330	37,4	13,5	0,33	
15.	64652	Эстивум С-6	Россия (СамарскийНИИСХ)	2012	40/4	327	35,7	10,0	0,36	0,38
				2013	42/4	373	43,1	10,0	0,43	
				2014	40/4	358	40,5	10,0	0,36	
16.	СФР 135-17- 36	Сложный гибрид ( <i>Lr10,</i> <i>Lr 26, Pm8,</i> <i>Sr31, Yr9</i> )	Россия (Среднерусский филиал ФГБНУ «ФНЦ им. И.В. Мичурина»)	2012	45/4	433	48,2	11,0	0,48	0,38
				2013	15/3-4	173	20,0	11,0	0,2	
				2014	50/4	456	51,6	12,0	0,46	
17.	34396	Сложный гибрид ( <i>Lr10,</i> <i>Lr34, Pm38,</i> <i>Yr18</i> )	Непал	2012	40/4	230	25,8	12,0	0,25	0,38
				2013	40/4	430	42,6	11,0	0,50	
				2014	40/4	377	38,2	11,0	0,38	
<b>Умеренная расонеспецифическая устойчивость, φ: [0,4-0,7]</b>										
18.	31168	Сложный гибрид	США	2012	50/4	432	47,6	14,5	0,48	0,41
				2013	50/4	330	37,0	11,5	0,38	
				2014	40,4	362	41,0	12,0	0,37	
19.	34641	Сложный гибрид ( <i>Lr34,</i> <i>Pm38, Yr18</i> )	Мексика	2012	50/4	516	57,4	12,5	0,57	0,42
				2013	36/4	224	25,9	14,0	0,26	
				2014	50/4	437	44,0	11,5	0,44	

Окончание таблицы 57

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
20.	31228	Сложный гибрид	США	2012	40/4	275	30,3	13,0	0,30	0,42
				2013	40/4	155	17,4	12,5	0,18	
				2014	50/4	762	77,2	11,5	0,77	
21.	64650	Эстивум V- 33	Россия (Самарский НИИСХ)	2012	40/4	397	44,2	10,5	0,44	0,43
				2013	45/4	363	40,7	10,5	0,42	
				2014	40/4	412	42,0	13,5	0,42	
22.	65084	Hubara	Сирия	2012	50/4	517	56,9	14,0	0,57	0,49
				2013	40/4	407	45,7	14,0	0,47	
				2014	50/4	432	48,9	11,0	0,44	
23.	61080	Soben	Швеция	2012	40/4	302	34,0	10,0	0,33	0,6
				2013	50/4	437	43,3	10,0	0,51	
				2014	50/4	417	42,0	10,5	0,96	

Показатель индекса устойчивости варьировал, в зависимости от степени поражения сорта и типа реакции, на образцах с замедленным развитием ржавчины и был ниже у всех сортов по сравнению с контрольным сортом Саратовская 42.

В результате иммунологической оценки на устойчивость к возбудителю бурой ржавчины сортообразцов и гибридов яровой мягкой пшеницы определено, что 15 (или 71,4 % из числа изученных) из них обладали высоким уровнем расонеспецифической устойчивости. Это такие образцы, как 34659, Бразилия; 31865, СИММУТ; 30288, Мексика; СФР 184-3-5-76, Россия и др. Эти образцы имели самые низкие показатели ПКРБ за три года проведённых исследований. Шесть гибридных линий (28,6 %) проявили умеренный уровень расонеспецифической устойчивости, например: 31168, США; 34641, Мексика; 64650, Россия и др.

У шести гибридных линий методом ПЦР идентифицировано наличие гена *Lr34*. Этот ген относится к группе генов, обеспечивающих устойчивость как качественного, так и количественного проявления (т.е. частичную устойчивость или, иначе, устойчивость по типу медленного развития - *slow rusting*). Данный тип устойчивости характеризуется более длительным латентным периодом, уменьшением числа пустул на единицу поверхности листа, их размера и количества спор в пустуле. Ген *Lr34* сцеплен с генами устойчивости к мучнистой росе (*Pm38*), жёлтой ржавчине (*Yr18*), а также с геном некроза верхушек листьев (*Ltn1*). Ген *Lr34* идентифицирован или один, или в комбинации с генами, утратившими свою эффективность, в генотипах следующих гибридных линий: 31865, СИММУТ (Сложный гибрид (*Lr34*, *Pm 38*, *Yr18*)); 30288, Мексика (Сложный гибрид (*Lr34*, *Pm38*, *Yr18*)); 34707, Мексика (Сложный гибрид (*Lr1*, *Lr34*, *Pm38*, *Yr18*)); 34646, Мексика (Сложный гибрид (*Lr34*, *Pm38*, *Yr18*)); 34396, Непал (Сложный гибрид (*Lr10*, *Lr34*, *Pm38*, *Yr18*)); 34641, Мексика (Сложный гибрид (*Lr34*, *Pm38*, *Yr18*)).

На основании многолетних данных был рассчитан коэффициент парных корреляций между полевыми показателями неспецифической устойчивости: площадь под кривой развития болезни, индексом устойчивости (таблица 58).

Таблица 58

Коэффициент парной корреляции между полевыми показателями ( $R = 0,95$ ) неспецифической устойчивости пшеницы к бурой ржавчине

<u>Сравнимые</u> <u>показатели</u>	<b>Индекс</b> <b>устойчивости</b>	<b>Латентный</b> <b>период</b>
<b>ПКРБ</b>	<b>0,944</b>	<b>0,74</b>
<b>Индекс</b> <b>устойчивости</b>	-	<b>0,73</b>

Высокая корреляция отмечена между ПКРБ и индексом устойчивости, скоростью инфекции (= латентным периодом). Показатель индекса устойчивости хорошо коррелирует со скоростью инфекции.

Анализ результатов полевых опытов показывает, что такие показатели, как ПКРБ и индекс устойчивости, являются надёжными критериями определения неспецифического типа устойчивости. Однако оба критерия имеют и свои недостатки. Для расчёта ПКРБ необходимо провести не менее трёх-четырёх учётов уровня поражённости, что сделать технически трудно при изучении большого количества селекционного материала.

Метод определения индекса устойчивости прост, производителен, хорошо коррелирует с ПКРБ, но не содержит элементов, учитывающих медленное развитие ржавчины. Определение уровня развития болезни на различных по восприимчивости сортах искусственно ограничивается интенсивностью поражения контрольного сорта 70-80%. При этом выпадает из поля зрения практическая сторона вопроса, интересующая селекционера, - конечная степень поражения, которая для сортов разных групп спелости при одинаковом уровне

устойчивости может оказаться разной. Так, например, конечный уровень поражения бурой ржавчиной сложного образца 30288, Мексика в 2014 г. составил 50%, что определяет образец как восприимчивый, однако его индекс устойчивости составил 0,26 единиц, характерный для высокой расонеспецифической устойчивости. Оба критерия можно использовать, исходя из конкретных целей и задач исследования.

Медленное развитие ржавчины может определяться показателем продолжительности латентного периода, который определяли на сортах в полевых условиях (= скорость развития инфекции). Анализ полученных данных представлен в таблице 56 и показывает, что продолжительность латентного периода на восприимчивых и устойчивых образцах, неодинакова: на восприимчивых он значительно короче, чем на устойчивых, средняя продолжительность латентного периода за ряд лет наблюдений у восприимчивых сортов составляла 8,5-10 дней, в то время как у образцов с замедленным развитием инфекции он колебался в пределах 10-19 дней. Самый длинный латентный период отмечен у линии 34659, Бразилия, в среднем за три года испытаний он составил 19 дней. У линии 34595, ICARDA латентный период в 2014 году - 18,5 дней. В целом, у образцов с неспецифической устойчивостью продолжительность латентного периода в среднем составила 12,4 дня.

В 2012 году у 5 образцов: СФР 184-3-5-76; 64262, Аргентина; 30272, США; 64652, Россия (Эстивум С-6); 64650, Россия (Эстивум V-33); 61080, Швеция; в 2013 году у 6: 31865, СИММУТ; 33832, СИММУТ; 64262, Аргентина; 64652, Россия (Эстивум С-6); 64650, Россия (Эстивум V-33); 61080, Швеция; и в 2014 году у 4: 32406, СИММУТ; 34349-4, Непал; 64652, Россия (Эстивум С-6); 61080, Швеция - латентный период оказался на уровне восприимчивых сортов и изменялся в диапазоне 10,0 - 10,5 дней. При этом показатель индекса устойчивости был существенно ниже восприимчивого сорта за счёт меньшей степени поражения растения патогеном.

Обращает на себя внимание сумма эффективных температур, необходимых для прохождения латентного периода на восприимчивых и устойчивых образцах: в течение трёх лет наблюдений она составила 85,9-96,0°C.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ К ГЛАВЕ 5

Насыщенность агрофитоценоза восприимчивыми генотипами создаёт благоприятные условия для возникновения эпифитотийных ситуаций. Результативность селекции во многом зависит от наличия в распоряжении селекционера высокоэффективных источников и доноров.

Практика показала, что прямое включение в селекционный процесс генов инорайонных доноров зачастую не даёт желаемого результата в основном вследствие слабой адаптивности потомств.

В целях повышения результативности селекции на устойчивость особую актуальность представляет создание адаптированных к зональным условиям современных источников и генетических доноров центрально-чернозёмного агроэкоотипа, сочетающих групповую и (или) комплексную устойчивость к стрессорным факторам среды, с высокой урожайностью и технологическими качествами зерна.

По итогам иммунологических оценок и браковки материала по фенотипу среди яровой пшеницы было отобрано 162 источника устойчивости, наиболее полно отвечающих требованиям, предъявляемым к исходному материалу.

Испытания, проводимые с 2004 по 2017 гг., подтвердили устойчивость к бурой ржавчине у 135 образцов, в их числе сложные гибриды России (31684, 34900, 54208), Бразилии (32754, 33403, 30774), ICARDA (30579, 30637), Перу (34984, 34985, 34995, 35012), CIMMYT (32279, 32457, 32494), США (34922, 59417) и др.

К септориозу отобрано 62 образца, такие как сложные гибриды, 32754, Бразилия; 54208, Россия; 31942, Бразилия; 35061, Испания и др.

К пыльной головне - 77, например: 31684, Грузия; 61292, Беларусь; 31942, 34211, Бразилия; 31622, Кения; 34646, 34804, 47952, Мексика и др.

Меньше всего было отобрано образцов, обладающих устойчивостью к твёрдой головне. Устойчивость проявили 18 образцов, в их число вошли: 33333, Индия; 49441, Канада; три образца без номера каталога из Канады: AC Alta, AC Frank, AC

Gerta; 30104, 32662, 349073, 349115, Мексика; 34985, 47066, Перу; 31574, 31959, 31985, 32581, 33445, СИММУТ и 49270, 31353, США.

Отобраны образцы, обладающие устойчивостью как к одному патогену, например, 34459, Колумбия (бурой ржавчине), к двум, например: 33402, Бразилия (бурой ржавчине и септориозу), трём: 30579, ICARDA (септориозу, бурой ржавчине и пыльной головне) или 30104, Мексика (септориозу, бурой ржавчине и твёрдой головне), так и к четырём патогенам: 32503, СИММУТ (септориозу, бурой ржавчине, пыльной и твёрдой головне).

В 2016 г. отмечалась эпифитотия стеблевой ржавчины пшеницы. Интенсивность поражения сильно восприимчивых сортов яровой пшеницы достигала 90%. На этом фоне в инфекционных питомниках возбудителей болезней устойчивость проявили отечественные сортообразцы яровой пшеницы - селекционные линии, созданные в Среднерусском филиале: РЛ 25-2, СФР 135-17-26, СФР 135-17-33, СФР 135-17-36, СФР 135-17-15, СФР 141-32-11-6, СФР 184-3-5-32, СФР 195-12-9-3, Тамбовчанка. Методом ПЦР было установлено, что сорт Тамбовчанка и селекционные линии содержат ген, утративший эффективность к бурой ржавчине - *Lr26*, в этой же транслокации находятся гены устойчивости к мучнистой росе (*Pm8*), жёлтой (*Yr9*) и стеблевой ржавчинам (*Sr31*). Ген *Sr31* является эффективным к российским популяциям стеблевой ржавчины, но потерял эффективность к расе *Ug99*.

В результате изучения иммунологических свойств селекционного материала (более 300 номеров) из питомников предварительного и конкурсного испытаний на искусственном инфекционном фоне выделено восемь номеров мягкой пшеницы с групповой устойчивостью к эпифитотийно опасным болезням (септориоз, бурая и стеблевая ржавчина, пыльная и твёрдая головня): [43/10/, 1375/08/, 1452/08/, 1487/08/, 1887/08/, 2017/08/, 2034/08/, 2891/09/].

В питомниках предварительного и конкурсного испытаний по иммунологическим свойствам выделено 122 селекционных номера, среди них в качестве потенциальных доноров отобрано 22 номера, не уступившие или превысившие по урожайности сорта-стандарты Прохоровка и Фаворит: Отбор из

попул. 26-2-5-1; Отбор из попул. 26-2-5-2; РЛ-6-4; РЛ-8-1; РЛ-6-8; Д-959(16); Д-568(14); F-10/10(а); F-10/10(б); F-23/02-1 и др.

Методом традиционной селекции созданы новые высокоэффективные источники и доноры яровой пшеницы, не уступающие по основным хозяйственно-ценным признакам и свойствам районированным в регионе сортам или превосходящие их.

Отобранные линии регулярно передаются селекционерам ЦЧР и Поволжья для включения их в селекционные программы (приложения 25, 27, 28, 29).

В 2014 и 2017 г.г. в коллекцию ВИР были переданы 25 сортообразцов мягкой пшеницы, обладающих устойчивостью к септориозу, бурой и стеблевой ржавчинам, мучнистой росе, пыльной и твёрдой головне в условиях ЦЧР.

Селекция сортов с моногенной устойчивостью опасна тем, что они быстро теряют невосприимчивость к патогену, а паразиту предоставляется возможность поэтапного преодоления всех используемых генов устойчивости. В современную практику активно внедряются методы селекции толерантных и горизонтально устойчивых сортов, способных противостоять эпифитотийным болезням.

Изучение генетики горизонтальной устойчивости показало, что они наследуются как количественные признаки. Трудность создания таких сортов заключается в отсутствии надёжных и быстрых тестов выявления факторов неспецифической устойчивости.

Проведённая нами работа по созданию коллекции сортообразцов пшеницы с различным типом устойчивости к бурой ржавчине позволила разработать методологию по упрощению выявления линий с неспецифической устойчивостью.

Изученные образцы, в зависимости от поражаемости патотипами и популяцией, классифицировали на

- восприимчивые - с высоким типом реакции и интенсивностью поражения свыше 50%;
- с расоспецифической устойчивостью (0,1-2 балла);

- с предполагаемой неспецифической устойчивостью - тип реакции 3 или 4 балла, интенсивность поражения бурой ржавчиной не выше 50%.

Сортообразцы: 31388, 31684, 34985 США; 31776-2, 31823, 31959 СИММУТ; 32632-4, 34646 Мексика; 34211 Бразилия - характеризовались устойчивостью к бурой ржавчине, что дало основание полагать наличие у них признака расоспецифической устойчивости.

Отобран 21 номер, уровень поражённости которых был ниже, чем у восприимчивого сорта. Это такие образцы, как 34659, Бразилия; 31865, СИММУТ; 30288, Мексика; СФР 184-3-5-76, Россия и др., которые можно классифицировать в группу с проявлением неспецифическим типом устойчивости, тип реакции 3-4 балла, замедленное развитие инфекции, и как результат этого - низкое значение ПКРБ.

Тип реакции 3-4 балла указывает на способность патогена преодолевать иммунологические барьеры сорта, но в то же время отмечается замедленное нарастание инфекции в процессе вегетации растений. При группировке образцов, помимо фенотипического проявления инфекции, учитывали также некоторые критерии определения типа устойчивости, главным образом, латентный период, площадь под кривой развития болезни, индекс устойчивости.

Показатель площади под кривой развития болезни колебался по годам в пределах 13-837 условных единиц, в то время как у восприимчивых сортов Саратовская 29, Тетчер он составлял 927-1050 единиц.

В результате иммунологической оценки на устойчивость к возбудителю бурой ржавчины сортообразцов и гибридов яровой мягкой пшеницы определено, что 15 (или 71,6 % из числа изученных) сортообразцов обладали высоким уровнем расоспецифической устойчивости, 6 гибридных линий (28,6%) проявили умеренный уровень расоспецифической устойчивости.

У шести гибридных линий методом ПЦР идентифицировано наличие гена *Lr34*. Это ген относится к группе генов, обеспечивающих устойчивость как качественного, так и количественного проявления. Ген *Lr34* присутствует в генотипе следующих гибридных линий: 31865, СИММУТ (Сложный гибрид (*Lr34*,

*Pm 38, Yr18*)); 30288, Мексика (Сложный гибрид (*Lr34, Pm38, Yr18*)); 34707, Мексика (Сложный гибрид (*Lr1, Lr34, Pm38, Yr18*)); 34646, Мексика (Сложный гибрид (*Lr34, Pm38, Yr18*)); 34396, Непал (Сложный гибрид (*Lr10, Lr34, Pm38, Yr18*)); 34641, Мексика (Сложный гибрид (*Lr34, Pm38, Yr18*)).

Продолжительность латентного периода у восприимчивых и устойчивых генотипов неодинакова. В группе сортов с расонеспецифическим типом устойчивости продолжительность латентного периода в среднем составила 12,4 дня с широким диапазоном варьирования: 10 - 21 дней.

У восприимчивых сортов средняя продолжительность латентного периода составила 9,3 дня с варьированием этого показателя от 8,5 до 10 дней.

В 2012 году у 5 образцов: СФР 184-3-5-76; 64262, Аргентина; 30272, США; 64652, Россия (Эстивум С-6); 64650, Россия (Эстивум V-33); 61080, Швеция; в 2013 году у 6: 31865, СИММУТ; 33832, СИММУТ; 64262, Аргентина; 64652, Россия (Эстивум С-6); 64650, Россия (Эстивум V-33); 61080, Швеция; и в 2014 году у 4: 32406, СИММУТ; 34349-4, Непал; 64652, Россия (Эстивум С-6); 61080, Швеция - латентный период оказался на уровне восприимчивых сортов и изменялся в диапазоне 10,0 - 10,5 дней. Показатель индекса устойчивости был существенно ниже восприимчивого сорта за счёт меньшей степени поражения растения патогеном.

Анализ многолетних полевых исследований даёт основание полагать, что интегрирующим показателем неспецифической устойчивости пшеницы к бурой ржавчине может служить площадь под кривой развития болезни, индекс устойчивости и продолжительность латентного периода. Вычленение одного из показателей может привести к ошибочной интерпретации данных. Так, например, у сорта 61080 Soben, Швеция латентный период в среднем за три года изучения составил 10,2, на два дня превысив показатель сорта-стандарта Саратовская 42 - 8,7 дней. Однако показатель ПКРБ у сорта 61080 Soben, Швеция изменялся от 302 в 2012 г., 437 в 2013 г. и 417 в 2014 г. с конечной степенью поражения 40-50%. Контрольный сорт Саратовская 42 в тех же условиях поразился бурой ржавчиной

на 100%. Его показатель ПКРБ изменялся от 908 в 2012г, 865 в 2013 г и 987 в 2014 г.

Таким образом, нами создана признаковая коллекция современных источников и генетических доноров устойчивости, а также новый исходный материал, адаптированный к зональным условиям (селекционные линии и сорта) для селекции яровой пшеницы на групповую и комплексную устойчивость к септориозу, бурой ржавчине, пыльной и твёрдой головне.

В результате исследований созданы оригинальные селекционные линии яровой мягкой пшеницы для центрально-чернозёмного агроэкоотипа, обладающие комплексной устойчивостью к стрессовым факторам среды.

Обращает на себя особое внимание коллекция сортов и гибридных линий с высоким уровнем расонеспецифической устойчивости, обладающих замедленным типом поражения. Эти образцы представляют большую ценность при создании новых сортов в качестве исходного материала на устойчивость к бурой ржавчине. Использование сортов с расонеспецифической устойчивостью позволяет снизить селективное давление на патоген, уменьшить риск эпифитотий.

Полученные сведения имеют практическую значимость для реализации программ по селекции мягкой яровой пшеницы на устойчивость к бурой ржавчине, септориозу, пыльной и твёрдой головне в условиях ЦЧР.

## ГЛАВА 6 ГЕНЕТИКА УСТОЙЧИВОСТИ СОРТОВ ЯРОВОЙ ПШЕНИЦЫ К ЭПИФИТОТИЙНО ОПАСНЫМ БОЛЕЗНЯМ

### 6.1 ИЗУЧЕНИЕ НАСЛЕДОВАНИЯ ПРИЗНИКА РЕЗИСТЕНТНОСТИ К БОЛЕЗНЯМ У ИСТОЧНИКОВ УСТОЙЧИВОСТИ

В растениеводстве приобретает всё большее значение использование сортов, обладающих групповой и комплексной устойчивостью к вредным организмам. Эффективность селекции на комплексную устойчивость зависит от характера корреляций между селекционируемыми признаками растений.

Результаты проведённого скрининга коллекций яровой и озимой пшеницы показали, что устойчивые образцы пшеницы к септориозу и к бурой ржавчине встречаются относительно редко.

Для успешной селекции пшеницы на иммунитет необходимо использовать генетически охарактеризованные источники устойчивости.

Изучали генетический контроль устойчивости у сортообразцов яровой пшеницы к наиболее распространённым на территории ЦЧР болезням: к септориозу *Septoria tritici* и к возбудителю бурой ржавчины *Puccinia triticina*.

Образцы пшеницы, отобранные для гибридологического анализа, были испытаны на устойчивость к возбудителю септориоза и бурой ржавчине на протяжении нескольких лет в условиях искусственного инфекционного фона (таблица 59).

Результаты экспериментов показали, что выделенные сортообразцы яровой пшеницы проявили устойчивость к септориозу и бурой ржавчине и могут быть использованы в качестве доноров устойчивости к данным патогенам.

Для выявления высокоэффективных генов устойчивости, возможного присутствия генов взрослой устойчивости растений, а также для обнаружения малоэффективных генов, которые могут быть использованы в стратегии пирамидирования при создании сортов с неспецифической устойчивостью, проведена идентификация *Lr-генов* с использованием ДНК-маркёров. Работа

выполнена нами на экспериментальной базе ВИЗР совместно с к.б.н., ведущим научным сотрудником Е.И. Гулятьевой.

Таблица 59

## Иммунологическая характеристика родительских форм

№ п/п	Сортообразец	Наличие Lr-гена	Поражение болезнями	
			Бурая ржавчина	Септориоз
1	2	3	4	5
<b><i>Родительские компоненты, высокоустойчивые к септориозу и бурой ржавчине</i></b>				
1.	Терция	<i>Lr9</i>	0	5
2.	54049, Тг/55p6628, Австралия	-	1/5	5
3.	Лубнинка	-	1/5	5
<b><i>Родительские компоненты, высокоустойчивые к бурой ржавчине и устойчивые к септориозу</i></b>				
4.	Лютесценс 558	<i>Lr19, Sr25</i>	0	10
5.	Лютесценс 620	<i>Lr9</i>	1/ед.	10
6.	RL-9-1-2	-	1/5	10
7.	Отбор из популяции СНИФС	<i>Lr10</i>	1/5	10
8.	Эстивум 56	-	1/5	10
9.	Эстивум 61	<i>Lr19, Sr25</i>	1/5	10
10.	30304, СИММИТ	-	1/5	10
11.	Гп-6	-	1/5	10
12.	Лютесценс 599	-	0	15
13.	Новосибирская 44	<i>Lr9, Lr10</i>	1/ед.	15
14.	Эстивум 520	-	1/5	15
15.	Тулайковская 10	-	1/5	15
<b><i>Устойчивый образец к бурой ржавчине и к септориозу</i></b>				
16.	30306, США	<i>Lr10</i>	1/10	10
<b><i>Родительские компоненты, высокоустойчивые к бурой ржавчине и слабовосприимчивые к септориозу</i></b>				
17.	Гибридная линия (Новосибирская 15×Л 144)	<i>Lr9, Lr10</i>	1/ед.	20
18.	Линия с <i>Lr 9</i>	<i>Lr9</i>	0	20
19.	Эстивум 614	-	0	20
20.	Лютесценс 537	<i>Lr19, Sr25</i>	1/5	20
21.	Лютесценс 579	-	1/5	20
22.	Мерцана (= Гп-3)	<i>Lr19, Sr25</i>	1/5	20
23.	Лютесценс 580	-	2/5	20
24.	Удача	<i>Lr9</i>	1/ед.	20
25.	Эстивум 529	-	1/5	20
26.	31310-2, США	<i>Lr26, Lr34, Pm8, Sr31, Yr9</i>	1/5	20
27.	34267-3-15, США	<i>Lr 9, Lr19, Lr26, Lr34, Sr25</i>	0	20

Окончание таблицы 59				
1	2	3	4	5
28.	33809-7-13, Мексика	-	2/5	30
29.	33907-1-2, Колумбия	-	2/5	30
<b>Родительские компоненты, устойчивые к бурой ржавчине и слабовосприимчивые к септориозу</b>				
30.	Эстивум 59	-	1/10	20
31.	Эстивум 476	<i>Lr19, Sr25</i>	2/10	30
<b>Родительские формы, слабовосприимчивые к бурой ржавчине и к септориозу</b>				
32.	Сибирская 155	-	3/20	20
33.	СФР 27-8-1	<i>Lr10</i>	1/20	40
34.	33809-7-6, Мексика	<i>Lr 19, Sr25</i>	2/20	40
<b>Родительские формы, восприимчивые к септориозу и бурой ржавчине</b>				
35.	Прохоровка	<i>Lr 10, Lr 26, Pm8, Sr31, Yr9</i>	4/70	80
36.	Воронежская 6	-	4/60	50
37.	Воронежская 12	<i>Lr10</i>	4/60	40
38.	Черноземноуральская 2	-	3/40	50

Изучение генетического контроля устойчивости ряда образцов и селекционных линий яровой пшеницы по отношению к популяции возбудителя бурой ржавчины, обитающей на территории ЦЧР, показало, что некоторые из них содержат неидентифицированные эффективные гены устойчивости.

У многих коллекционных образцов были обнаружены гены *Lr9*, *Lr19*, *Lr26* и *Lr34*.

Ген *Lr9* перенесён в мягкую пшеницу от *Aegilops umbelulata* в 1961г. [Schachermayr et al., 1994]. Этот ген локализован в длинном плече хромосомы 6В. В популяции возбудителя бурой ржавчины на территории ЦЧР вирулентность к линиям с геном *Lr9* отсутствует или встречается очень редко. Агрессивных к нему рас и биотипов нет, ген является высокоэффективным. В целом в России он характеризуется как ген с частичной эффективностью [Гультяева, 2012]. Ген *Lr9* зарегистрирован у сортов Терция, Удача, Новосибирская 44, Лютесценс 620, гибридной линии (Новосибирская15×Л 144) и сортообразца 34267-3-15, США.

Источником гена *Lr19* являлся пырей *Agropyron elongatum* (*Thinopyrum elongatum*). Очень редко появляющиеся вирулентные патотипы пока агрессивностью не обладают и угрозы для носителей этого гена не представляют [Groenewald et al., 2001]. Ген *Lr19* присутствует в генотипе сорта Мерцана,

сортообразцов Лютесценс 558, Эстивум 61, Лютесценс 537, Эстивум 476, гибридных линиях 34267-3-15 (США), 33809-7-6 (Мексика).

Изоляты *P. triticina*, вирулентные к линиям и сортам с геном *Lr19*, чаще отмечаются в образцах популяций из Поволжья, Урала, Западной и Восточной Сибири [Гультяева, 2012]. Ген *Lr19* находится в той же транслокации, что и *Sr25*, обеспечивающий высокую эффективность против стеблевой ржавчины [McIntosh et al., 2007].

Источником гена *Lr26* является рожь *Secale cereale* [Mago et al., 2002]. Ген *Lr26* интрогрессирован в длинное плечо хромосомы 1В. В этой транслокации также находятся гены устойчивости к мучнистой росе (*Pm8*), стеблевой (*Sr31*) и жёлтой ржавчинам (*Yr9*) [McIntosh et al., 2007]. Данный ген утратил эффективность, однако его сочетание с *Lr19* способствует значительному повышению уровня устойчивости [Сибикеев и др., 2011]. Подобный эффект демонстрирует гибридная линия 34267-3-15, США, в генотипе которой содержатся гены *Lr9*, *Lr19*, *Lr26*, *Lr34*, *Sr25*. В генотипе линии 31310-2, США присутствуют гены *Lr26*, *Lr34*, *Pm8*, *Sr31*, *Yr9*. Обе линии обладают высокой устойчивостью к поражению бурой ржавчиной. Сорт Прохоровка содержит комбинацию неэффективных генов *Lr10* и *Lr26*, а также гены *Pm8*, *Sr31*, *Yr9*. Интенсивность поражения сорта бурой ржавчиной достигает 70%.

Ген устойчивости к бурой ржавчине *Lr34* известен как «slow rusting genes» [Lagudah et al., 2006]. Он обеспечивает длительную и неспецифическую устойчивость взрослых растений. Ген *Lr34* расположен на коротком плече хромосомы 7D, ближайшим маркером является локус Xgwm295. *Lr34* тесно связан с локусом некроза листьев (LTN), также возможно, что фенотип LTN может являться плейотропным эффектом самого *Lr34* [Lagudah et al., 2006].

Среди малоэффективных генов у отобранных сортообразцов яровой мягкой пшеницы отмечается высокое распространение гена *Lr10*. Согласно R.A. McIntosh с соавторами [1995], ген эффективен в сочетании с другими генами. A. Serfing с коллегами [Serfing et al., 2011] показали, что сорта, несущие сочетание генов *Lr10* и *Lr13*, меньше поражались по сравнению с восприимчивым сортом и сохраняли

этот уровень устойчивости более длительный период по сравнению с сортами, несущими эти гены по отдельности. Среди наших селекционных номеров ген *Lr10* присутствует в гибридных линиях отбора из популяции СНИФС; 30306, США; (Новосибирская15×Л144); в генотипе сортов Новосибирская 44, Воронежская 12, Прохоровка.

Районированные сорта: Прохоровка, Воронежская 6, Воронежская 12, Черноземноуральская 2 - восприимчивы к болезням, но обладают хорошими биолого-хозяйственными свойствами. Они были выбраны как родительские компоненты для проведения гибридологического анализа.

Программа гибридизации включала в себя два этапа:

- скрещивание устойчивых образцов с восприимчивыми сортами для определения числа генов, детерминирующих устойчивость; характер наследования (доминантность, рецессивность); взаимодействия неаллельных генов;
- скрещивание устойчивых образцов между собой по диаллельной схеме для определения аллельных отношений генов у различных образцов.

Вид *Septoria tritici* является одним из самых опасных возбудителей болезней листьев. Применение фунгицидов в борьбе с заболеванием привело к появлению высокого процента штаммов, обладающих резистентностью [Cools, Fraaije 2008; Torriani et al., 2009]. Таким образом, селекция на устойчивость к пятнистости, вызванной видом *Septoria tritici*, является наиболее эффективным и экологически безопасным методом контроля развития и распространения возбудителя болезни пшеницы.

Из литературных источников известно, что сорта пшеницы, выведенные в европейских странах, имеют широкую генетическую основу устойчивости к *Septoria tritici*. В списке сортов немецкого Федерального управления по разведению растений [BSL: Descriptive list of cultivars ..., 2012] приводятся протоколы оценки селекционных образцов и сортов пшеницы к виду *S. tritici*:

пшеница поражалась от 3 до 8 баллов (по девятибалльной шкале оценки; 1 - полностью устойчивые).

Отмечалась резистентность, специфичная к изоляту, основанная на одном *Stb*-гене (*Stb1-18*) (моногенная устойчивость) [Goodwin, 2007; Ghaffary et al., 2011; Ghaffary et al., 2012; Kelm et al., 2012]. Тогда как в других случаях устойчивость растений к патогену обусловлена присутствием нескольких генов. Последнее основано на взаимодействии нескольких локусов малых генов (QTL) с небольшими или умеренными эффектами [Eriksen, Vorum, Jahoor, 2003; Chartrain et al., 2004].

Устойчивость пшеницы к септориозу подвержена сильному влиянию факторов среды [Schilly et al., 2011]. Многие европейские сорта пшеницы сочетают в себе оба типа устойчивости, о чём свидетельствует широкий спектр оценок *Septoria tritici* в сортах с отдельными *Stb*-генами, из которых некоторые потеряли свою эффективность [Arraiano, Brown., 2006]. Анализ QTL с использованием четырех родительских популяций показал в общей сложности 26 QTL для резистентности пшеницы к *Septoria tritici*, при этом фенотипическая дисперсия объяснялась индивидуальным QTL в пределах от 3 до 21% [Risser, 2010].

Наша работа заключалась в том, чтобы изучить генетический потенциал отобранных сортообразцов и селекционных линий яровой пшеницы, обладающих устойчивостью к септориозу в условиях ЦЧР, для использования в селекционных программах. Полученные результаты представлены в таблицах 60-61.

Анализ первого поколения гибридов показал, что устойчивость к септориозу носит доминантный, рецессивный и промежуточный характер наследования.

При инокуляции гибридов первого поколения, где за устойчивые формы к *S. tritici* взяты селекционные линии (Новосибирская 15 × Л 144) и Эстивум 476, наблюдали преобладание типа реакции соответствующего слабовосприимчивой форме (20%). Расщепление по признаку устойчивости во втором поколении соответствовало 3R:1S. Это позволяет предположить моногенное наследование по типу полного доминирования.

При скрещивании высокоустойчивого сорта Лубнинка с восприимчивым сортом Воронежская 6 в первом поколении наблюдали степень поражения 20%, что характеризует полученные гибриды как слабовосприимчивые. Во втором поколении по признаку устойчивости произошло расщепление в соотношении 3R:1S. Полученные результаты свидетельствуют о моногенном наследовании признака с неполным доминированием.

Таблица 60

## Наследование устойчивости к септориозу гибридами яровой пшеницы

Комбинация скрещивания	Степень поражения растений, %			Всего изучено растений в F <sub>2</sub>	Соотношение R:S		X <sup>2*</sup>
	♀	♂	F <sub>1</sub>		Фактическое	Теоретически ожидаемое	
1	2	3	4	5	6	7	8
<b>Моногенное наследование по типу полного доминирования</b>							
(Новосибирская 15 × Л 144) × Прохоровка	20	80	20	70	50:20	3:1	0,48
Эстивум 476 × Черноземноуральская 2	30	50	20	70	50:20	3:1	0,48
<b>Моногенное наследование по типу неполного доминирования</b>							
Лубнинка × Воронежская 6	5	50	20	102	80:22	3:1	0,64
<b>Комплементарное взаимодействие неаллельных генов</b>							
54049, Тг/55p6628, Австралия × Воронежская 6	5	50	30	100	60:40	9:7	0,57
54049, Тг/55p6628, Австралия × Прохоровка	5	80	20	176	103:73	9:7	0,37
Лютесценс 558 × Черноземноуральская 2	10	50	20	70	40:30	9:7	0,02
<b>Дигенное наследование: 1 доминантный и 1 рецессивный гены</b>							
Удача × Воронежская 6	20	50	20	100	85:15	13:3	0,92
Удача × 33809-7-6, Мексика	20	40	20	102	87:15	13:3	1,10
Удача × 33907-1-2, Колумбия	20	30	5	200	160:40	13:3	0,21
Лютесценс 620 × Черноземноуральская 2	10	50	15	60	50:10	13:3	0,17
Эстивум 59 × Черноземноуральская 2	20	50	20	45	40:5	13:3	1,72

\*P<sub>0,05</sub>=3,84

Окончание таблицы 60							
1	2	3	4	5	6	7	8
<b>Дигенное наследование по типу полного доминирования</b>							
Терция × Воронежская 6	5	50	5	109	99:10	15:1	1,59
Сибирская 155 × Прохоровка	20	80	5	98	96:2	15:1	2,96
Тулайковская 10 × Воронежская 6	15	50	5	104	100:4	15:1	1,03
Тулайковская 10 × Воронежская 12	15	40	5	60	56:4	15:1	0,02
Эстивум 529 × Черноземноуральская 2	20	50	15	50	45:5	15:1	1,2
Новосибирская 44 × 33809-7-6, Мексика	15	40	10	120	110:10	15:1	0,89
Новосибирская 44 × Воронежская 6	15	50	5	85	82:3	15:1	1,07
<b>Рецессивный характер наследования признака устойчивости к септориозу</b>							
Лютесценс 599 × Черноземноуральская 2	15	50	30	40	10:30	1:3	0
30306, США × Прохоровка	10	80	60	100	20:80	3:13	0,10
31310-2, США × Прохоровка	20	80	80	45	5:40	3:13	1,72
Эстивум 614 × Черноземноуральская 2	20	50	60	40	3:37	1:15	0,11

Во втором поколении исходных устойчивых родительских форм: (54049, Tr/55p6628), Австралия; Лютесценс 558 с восприимчивыми сортами - наблюдается расщепление по признаку устойчивости к септориозу 9R:7R. Это позволяет отметить, что устойчивость к септориозу обусловлена наличием двух доминантных генов, а также указывает на комплементарный характер наследования этого признака.

У сортообразцов Удача, Лютесценс 620, Эстивум 59 признак устойчивости к септориозу передаётся по типу дигенного наследования: один доминантный и один рецессивный гены. Все гибриды F<sub>1</sub> обладали слабой восприимчивостью к септориозу. Интенсивность поражения не превысила 20%.

У пяти линий: Терция, Сибирская 155, Тулайковская 10, Эстивум 529, Новосибирская 44 - выявлено дигенное наследование по типу полного доминирования. Все гибриды F<sub>1</sub> обладали устойчивостью к септориозу при интенсивности поражения не более 15%.

Рецессивный характер наследования признака устойчивости к септориозу был обнаружен у четырёх образцов: Лютесценс 599; 30306, США; 31310-2, США; Эстивум 614.

Таблица 61

Наследование устойчивости в скрещиваниях устойчивых с устойчивыми или устойчивых со слабовосприимчивыми к септориозу родительских форм

Комбинация скрещивания	Степень поражения растений, %			Всего изучено растений в F <sub>2</sub>	Соотношение R:S		X <sup>2*</sup>
	♀	♂	F <sub>1</sub>		Фактическое	Теоретически ожидаемое	
<b>Моногенное наследование по типу полного доминирования</b>							
RL-9-1-2 × Лютесценс 579	10	20	10	50	40:10	3:1	0,67
<b>Дигенное наследование по типу полного доминирования</b>							
RL-9-1-2 × Эстивум 520	10	15	10	50	45:5	15:1	1,2
<b>Дигенное наследование: 1 доминантный и 1 рецессивный гены</b>							
Мерцана × Эстивум56	20	10	15	70	60:10	13:3	0,92
<b>Аддитивное взаимодействие неаллельных генов</b>							
Удача × 34267-3-15, США	20	20	5	170	148:22	-	-
Новосибирская 44 × 33809-7-13, Мексика	15	30	5	102	92:11	-	-
Новосибирская 44 × 33907-1-2, Колумбия	15	30	5	114	100:14	-	-
<b>Супрессия устойчивости</b>							
Гп-6 × Эстивум 61	10	10	80	110	21:89	3:13	0,01
Гп-6 × Эстивум520	10	15	60	60	7:53	3:13	1,98
RL-9-1-2 × Лютесценс 537	10	20	40	60	33:27	9:7	0,03
(Новосибирская 15 × Л 144) × 33907-1-2, Колумбия	20	30	40	98	73:25	3:1	0,01

При изучении характера наследования устойчивости пшеницы к септориозу влияние генотипа восприимчивого родительского компонента не установлено. В скрещиваниях устойчивых родительских форм с устойчивыми (таблица 61): P<sub>1</sub>:

\*P<sub>0,05</sub>=3,84

RL-9-1-2 (10%) × Лютесценс 537 (20%) - степень поражения гибридов F<sub>1</sub> септориозом составила 40%; P<sub>1</sub>: Гп-6 (10%) × Эстивум520 (15%), F<sub>1</sub> - 60%; P<sub>1</sub>:Гп-6 (10%)× Эстивум 61 (10%), F<sub>1</sub> - 80%; P<sub>1</sub>: (Новосибирская 15 × Л 144) (20%) × 33907-1-2, Колумбия (30%), F<sub>1</sub> - 40%. Таким образом, наблюдали ингибирование экспрессии генов устойчивости: дигетерозиготы менее устойчивы к септориозу, чем исходные линии.

При скрещивании устойчивых к септориозу образцов: Удача × 34267-3-15, США; Новосибирская 44 × 33809-7-13, Мексика; Новосибирская 44 × 33907-1-2, Колумбия - проявилось аддитивное взаимодействие генов. Гибриды первого поколения проявили высокую устойчивость к септориозу (степень поражения не превысила 5%), что лучше показателя родительских форм - слабая восприимчивость (15-30%) (таблица 61). Во втором поколении гибриды характеризовались преимущественно устойчивостью, в меньшем количестве - восприимчивостью. Их соотношение не подчинялось менделеевскому расщеплению. Гибриды, имеющие хорошие показатели, между собой отличались по степени поражения септориозом (от 5% до 20-30%). Полученные результаты позволяют предположить, что восприимчивость к септориозу возрастала по мере уменьшения количества доминантных генов в генотипе (0, 2, 3, 3, 4). Кроме того, не исключена роль малых генов (QTL), предопределяющих устойчивость у данных образцов.

Таким образом, проведённый гибридологический анализ по установлению закономерности наследования признака устойчивости пшеницы к септориозу, включающий 23 комбинации скрещиваний устойчивых (или слабовосприимчивых) форм с восприимчивыми (или высоковосприимчивыми) и 9 устойчивых (или слабовосприимчивых) с устойчивыми (или слабовосприимчивыми), позволяет установить, что устойчивость к патогену носит доминантный, рецессивный и промежуточный характер наследования. Расщепление по устойчивости соответствует преимущественно моногенному и дигенному наследованию.

У двух линий в наследовании признака устойчивости к септориозу предположено комплементарное взаимодействие генов: (54049, Tg/55p6628), Австралия; Лютесценс 558. У трёх образцов: Удача; Лютесценс 620; Эстивум 59 - дигенное наследование: 1 доминантный и 1 рецессивный гены. Пять выделенных сортообразцов: Терция, Сибирская 155, Тулайковская 10, Эстивум 529, Новосибирская 44 - имеют дигенное наследование признака по типу полного доминирования.

Наблюдали ингибирование экспрессии гена устойчивости к септориозу в скрещиваниях: P<sub>1</sub>: RL-9-1-2 (10%) × Лютесценс 537 (20%) (степень поражения гибридов F<sub>1</sub> септориозом составила 40%); P<sub>1</sub>: Гп-6 (10%) × Эстивум520 (15%), (F<sub>1</sub> - 60%); P<sub>1</sub>:Гп-6 (10%)× Эстивум 61 (10%), (F<sub>1</sub> - 80%); P<sub>1</sub>: (Новосибирская 15 × Л 144) (20%) × 33907-1-2, Колумбия (30%), (F<sub>1</sub> - 40%) В данном случае дигетерозиготы менее устойчивы к септориозу, чем исходные линии.

При скрещивании между собой устойчивых образцов: Удача и 34267-3-15, США; Новосибирская 44 × 33809-7-13, Мексика; Новосибирская 44 × 33907-1-2, Колумбия - присутствовало аддитивное взаимодействие генов. Гибриды первого поколения проявили высокую устойчивость к септориозу (степень поражения не превысила 5%), что превзошло показатели родительских форм (20%). На основании этого можно предположить, что устойчивость обусловлена сложными взаимодействиями генов. Нельзя исключать возможное влияние малых генов на степень выраженности признака.

В фитопатогенном комплексе пшеницы на территории Центрально-Чернозёмного региона бурая ржавчина пшеницы является наиболее распространённой и вредоносной болезнью.

Изучение отобранных коллекционных образцов и гибридных линий по признаку наследования устойчивости к бурой ржавчине показало: признак может быть обусловлен как доминантными, так и рецессивными генами (таблица 61). Анализируемые образцы содержали как один олигоцен, так и несколько. Наследование у 6 сортообразцов: Новосибирская 44 (*Lr9*, *Lr10*); Удача (*Lr9*);

54049, Tr/55p6628, Австралия; Лубнинка; Лютесценс 599; Эстивум 529 - носит моногибридный характер с полным доминированием признака. Экспериментально подтверждено, что закономерность наследования гена *Lr 9* подчиняется закону полного доминирования. Однако следует учитывать, что на проявление генов устойчивости влияют генотипы родительских форм.

Комплементарное взаимодействие генов устойчивости к патогену выявлено у сорта Сибирская 155.

Дигенное наследование по типу 1 доминантный и 1 рецессивный гены предположено у сортов Тулайковская 10, Терция (*Lr9*) (в скрещивании с сортом Прохоровка (*Lr 10, Lr 26, Pm8, Sr31, Yr9*)), гибридных линий (Новосибирская 15 × Л 144), Лютесценс 620 (*Lr9*), Эстивум 59 и Эстивум 476 (*Lr19, Sr25*).

Дигенное наследование по типу полного доминирования предположено у четырёх образцов: Лютесценс 558 (*Lr19, Sr25*); Эстивум 614; 34267-3-15, США (*Lr 9, Lr19, Lr26, Lr34, Sr25*) и сорта Терция (*Lr9*) при скрещивании с восприимчивым сортом Воронежская 6.

Рецессивный характер наследования устойчивости к бурой ржавчине имели три гибридные линии: 30304, SIMMIT; 30306, США (*Lr10*); 31310-2, США (*Lr26, Lr34, Pm8, Sr31, Yr9*). Следует отметить, что расщепление по признаку устойчивости в данных случаях связано с наличием других детерминант, отличных от перечисленных.

В литературе имеются сведения о влиянии генотипа восприимчивого родителя на характер передачи признака устойчивости пшеницы к бурой ржавчине [Лесовой, Пантелеев, 1975].

Изучение характера наследования устойчивости к бурой ржавчине выявило влияние восприимчивого родителя при использовании одного и того же инфекционного фона и источника устойчивости. При скрещивании сортов пшеницы Терция (*Lr9*) × Воронежская 6 и Терция (*Lr9*) × Прохоровка (*Lr 10, Lr 26, Pm8, Sr31, Yr9*) в первом случае расщепление у гибридов F<sub>2</sub> наблюдалось в соотношении 15R:1S, что говорит о дигенном наследовании по типу полного

доминирования; во втором случае: 13R:3S - дигенное наследование: 1 доминантный и 1 рецессивный гены (таблица 62).

При анализе гибридов F<sub>2</sub> скрещиваний Новосибирская 44 (*Lr9, Lr10*) × Прохоровка (*Lr 10, Lr 26, Pm8, Sr31, Yr9*); Новосибирская 44 (*Lr9, Lr10*) × Воронежская 6 подобного влияния выявлено не было. У гибридов F<sub>2</sub> наблюдалось расщепление 3R:1S (моногибридное наследование с полным доминированием).

Таблица 62

Наследование устойчивости к бурой ржавчине у гибридов яровой пшеницы

Комбинация скрещивания	Степень поражения растений, тип / %			Всего изучено растений в F <sub>2</sub>	Соотношение R:S		X <sup>2*</sup>
	♀	♂	F <sub>1</sub>		Фактическое	Теоретически ожидаемое	
1	2	3	4	5	6	7	8
<b>Моногенное наследование по типу полного доминирования</b>							
Новосибирская 44 ( <i>Lr9, Lr10</i> ) × Прохоровка ( <i>Lr 10, Lr 26, Pm8, Sr31, Yr9</i> )	1/ед.	4/70	1/5	50	40:10	3:1	0,67
Новосибирская 44 ( <i>Lr9, Lr10</i> ) × Воронежская 6	1/ед.	4/60	1/10	99	71:28	3:1	0,57
Удача ( <i>Lr9</i> ) × Прохоровка ( <i>Lr 10, Lr 26, Pm8, Sr31, Yr9</i> )	1/ед.	4/70	0	135	105:30	3:1	0,56
Линия Thatherc <i>Lr 9</i> × Прохоровка ( <i>Lr 10, Lr 26, Pm8, Sr31, Yr9</i> )	0	4/70	1/10	200	145:55	3:1	0,67
54049, Tr/55p6628, Австралия × Прохоровка ( <i>Lr 10, Lr 26, Pm8, Sr31, Yr9</i> )	1/5	4/70	1/10	119	86:33	3:1	0,47
Лубнинка × Воронежская 6	1/5	4/60	1/5	112	85:27	3:1	0,05
Лютесценс 599 × Черноземноуральская 2	0	3/40	1/5	40	32:8	3:1	0,53
Эстивум 529 × Черноземноуральская 2	1/5	3/40	0	50	40:10	3:1	0,67

\*P<sub>0,05</sub>=3,84

Окончание таблицы 62							
1	2	3	4	5	6	7	8
<b>Комплементарное взаимодействие неаллельных генов</b>							
Сибирская 155 × Прохоровка ( <i>Lr 10, Lr 26,</i> <i>Pm8, Sr31, Yr9</i> )	3/20	4/70	1/5	116	73:43	9:7	2,01
<b>Дигенное наследование: 1 доминантный и 1 рецессивный гены</b>							
Терция ( <i>Lr9</i> ) × Прохоровка ( <i>Lr 10, Lr 26,</i> <i>Pm8, Sr31, Yr9</i> )	0	4/70	1/5	150	120:30	13:3	0,15
(Новосибирская 15 × Л 144) ( <i>Lr9, Lr10</i> ) × Прохоровка ( <i>Lr 10, Lr 26,</i> <i>Pm8, Sr31, Yr9</i> )	1/5	4/70	1/5	70	60:10	13:3	0,92
Тулайковская 10 × Воронежская 6	2/20	4/60	1/5	102	89:13	13:3	2,41
Лютесценс 620 ( <i>Lr9</i> ) × Черноземноуральская 2	1/ед.	3/40	1/10	60	52:8	13:3	1,16
Эстивум 59 × Черноземноуральская 2	1/5	3/40	0	45	40:5	13:3	1,72
Эстивум 476 ( <i>Lr19, Sr25</i> ) × Черноземноуральская 2	2/10	3/40	0	70	60:10	13:3	0,92
<b>Дигенное наследование по типу полного доминирования</b>							
Лютесценс 558 ( <i>Lr19,</i> <i>Sr25</i> ) × Черноземноуральская 2	0	3/40	1/5	70	65:5	15:1	0,1
Эстивум 614 × Черноземноуральская 2	0	3/40	0	40	38:2	15:1	0,11
34267-3-15, США ( <i>Lr 9,</i> <i>Lr19, Lr26, Lr34, Sr25</i> ) × Прохоровка ( <i>Lr 10, Lr 26,</i> <i>Pm8, Sr31, Yr9</i> )	0	4/70	0	117	108:9	15:1	
Терция ( <i>Lr9</i> ) × Воронежская 6	0	4/60	1/10	132	123:9	15:1	0,07
<b>Рецессивный характер наследования признака устойчивости к бурой ржавчине</b>							
30304, СИММТ × Прохоровка ( <i>Lr 10, Lr 26,</i> <i>Pm8, Sr31, Yr9</i> )	1/5	4/70	4/40	80	10:70	3:13	2,05
30306, США ( <i>Lr10</i> ) × Прохоровка ( <i>Lr 10, Lr 26,</i> <i>Pm8, Sr31, Yr9</i> )	1/10	4/70	4/30	120	20:100	3:13	0,34
31310-2, США ( <i>Lr26,</i> <i>Lr34, Pm8, Sr31, Yr9</i> ) × Прохоровка ( <i>Lr 10, Lr 26,</i> <i>Pm8, Sr31, Yr9</i> )	1/5	4/70	3/30	45	20:25	7:9	0,01

Анализ гибридов F<sub>2</sub> от диаллельных скрещиваний даёт возможность определить: одни и те же гены или разные контролируют устойчивость у

скрещенных образцов (таблица 63). В большинстве рассмотренных вариантов во втором поколении идёт расщепление по признаку устойчивости. У гибридов второго поколения скрещивания Удача (*Lr9*) × 34267-3-15, США (*Lr 9, Lr19, Lr26, Lr34, Sr25*) зарегистрировано единообразие потомства по признаку устойчивости к бурой ржавчине, обусловленное сочетанием эффективного гена *Lr 9* с комбинацией *Lr19+26* и геном, определяющим длительную неспецифическую устойчивость *Lr34*.

Как видно из таблицы 62, гены устойчивости могут взаимодействовать. Комбинация двух эффективных генов способна обуславливать более высокую устойчивость, чем один из них (аддитивное взаимодействие). Этот эффект наблюдался при оценке гибридов первого поколения следующих скрещиваний: P<sub>1</sub>: RL-9-1-2 × Эстивум 520; P<sub>1</sub>: RL-9-1-2 × Лютесценс 537 (*Lr19, Sr25*); P<sub>1</sub>: Мерцана (*Lr19, Sr25*) × Эстивум 56; P<sub>1</sub>: RL-9-1-2 × Лютесценс 579; P<sub>1</sub>: СФР 27-8-1 (*Lr10*) × Лютесценс 579. Полученные гибриды обладали иммунитетом, тогда как родители были высокоустойчивыми по отношению к поражению бурой ржавчиной. Проявление аддитивного эффекта можно объяснить наличием присутствия в генотипе дигетерозиготы двух доминантных генов в гетерозиготном состоянии (эффект гетерозиса), а также влиянием малых генов (QTL), предопределяющих устойчивость у данных образцов.

Обратный эффект (ингибирование экспрессии гена устойчивости) можно наблюдать при оценке гибридов F<sub>1</sub> скрещивания P<sub>1</sub>: Новосибирская 44 (*Lr9, Lr10*) × 33809-7-13, Мексика. Родители поражались патогеном в пределах 1-2 /5%, тогда как гибриды - на 2/20%.

Наследование устойчивости в скрещиваниях устойчивых с устойчивыми или устойчивых со слабовосприимчивыми к бурой ржавчине родительских форм

Комбинация скрещивания	Степень поражения растений, тип / %			Всего изучено растений в F <sub>2</sub>	Соотношение R:S		X <sup>2*</sup> ♂
	♀	♂	F <sub>1</sub>		Фактическое	♀	
1	2	3	4	5	1	2	3
<b>Моногенное наследование по типу полного доминирования</b>							
Новосибирская 44 ( <i>Lr9</i> , <i>Lr10</i> ) × 33809-7-13, Мексика	1/ед.	2/5	2/20	115	89:35	3:1	1,45
Новосибирская 44 ( <i>Lr9</i> , <i>Lr10</i> ) × 33907-1-2, Колумбия	1/ед.	2/5	1/5	116	79:37	3:1	2,94
Удача ( <i>Lr9</i> ) × 33809-7-6, Мексика	1/ед.	2/20	1/10	107	72:31	3:1	1,52
Гп-6 × Эстивум 520	1/5	1/5	1/5	60	40:20	3:1	2,22
RL-9-1-2 × Эстивум 61 ( <i>Lr19</i> , <i>Sr25</i> )	1/5	1/5	1/5	30	20:10	3:1	1,11
Отбор из попул. СНИИФС ( <i>Lr10</i> ) × Лютесценс 580	1/5	2/5	1/5	60	45:15	3:1	0
<b>Комплементарное взаимодействие неаллельных генов</b>							
RL-9-1-2 × Эстивум 520	1/5	1/5	0	50	28:22	9:7	0,00 1
RL-9-1-2 × Лютесценс 537 ( <i>Lr19</i> , <i>Sr25</i> )	1/5	1/5	0	60	34:26	9:7	0,00 4
<b>Дигенное наследование: 1 доминантный и 1 рецессивный гены</b>							
Гп-6 × Эстивум 61 ( <i>Lr19</i> , <i>Sr25</i> )	1/5	1/5	1/5	110	90:20	13:3	0,02
Мерцана ( <i>Lr19</i> , <i>Sr25</i> ) × Эстивум 56	1/10	1/5	0	70	60:10	13:3	0,92
RL-9-1-2 × Лютесценс 579	1/5	1/5	0	60	40:10	13:3	1,71
СФР 27-8-1 ( <i>Lr10</i> ) × Лютесценс 579	1/20	1/5	0	60	50:10	13:3	2,21

\*P<sub>0,05</sub>=3,84

Окончание таблицы 63

1	2	3	4	5	6	7	8
<b>Дигенное наследование по типу полного доминирования</b>							
Новосибирская 44 ( <i>Lr9</i> , <i>Lr10</i> ) × 33809-7-6, Мексика	1/ед.	2/20	1/20	120	110:10	15:1	0,89
Удача ( <i>Lr9</i> ) × 34267-3-15, США ( <i>Lr 9</i> , <i>Lr19</i> , <i>Lr26</i> , <i>Lr34</i> , <i>Sr25</i> )	1/ед.	0	0	170	170:0	-	-
(Новосибирская 15 × Л 144) ( <i>Lr9</i> , <i>Lr10</i> ) × 33907-1-2, Колумбия	1/5	2/5	1/5	110	105:5	15:1	2,22

Проведённый гибридологический анализ по установлению закономерности наследования признака устойчивости пшеницы к бурой ржавчине 22 комбинаций скрещиваний устойчивых (или слабовосприимчивых) и восприимчивых и 15 комбинаций скрещиваний устойчивых и устойчивых к патогену сортообразцов пшеницы позволяет установить, что устойчивость к бурой ржавчине носит доминантный и рецессивный характер наследования. Расщепление по устойчивости соответствует преимущественно моногенному и дигенному наследованию. У 6 сортообразцов: Новосибирская 44 (*Lr9*, *Lr10*); Удача (*Lr9*); 54049, Tr/55p6628, Австралия; Лубнинка; Лютесценс 599; Эстивум 529 - предположено моногибридное наследованием с полным доминированием. У сорта Сибирская 155 - комплементарное взаимодействие генов. У двух сортов: Тулайковская 10, Терция (*Lr9*) (при скрещивании с сортом Прохоровка) и четырёх гибридных линий: (Новосибирская 15 × Л 144); Лютесценс 620 (*Lr9*); Эстивум 59 и Эстивум 476 (*Lr19*, *Sr25*) - дигенное наследование: 1 доминантный и 1 рецессивный гены. Дигенное наследование по типу полного доминирования предположено у трёх образцов: Лютесценс 558 (*Lr19*, *Sr25*); Эстивум 614; 34267-3-15, США (*Lr 9*, *Lr19*, *Lr26*, *Lr34*, *Sr25*) и сорта Терция (*Lr9*) (при скрещивании с сортом Воронежская 6). Рецессивный характер наследования устойчивости к бурой ржавчине имели три гибридные линии: 30304, SIMMIT; 30306, США (*Lr10*); 31310-2, США (*Lr26*, *Lr34*, *Pm8*, *Sr31*, *Yr9*).

Наблюдалось аддитивное взаимодействие генов при пяти скрещиваниях: RL-9-1-2 × Эстивум 520; RL-9-1-2 × Лютесценс 537 (*Lr19*, *Sr25*); Мерцана (*Lr19*, *Sr25*)

× Эстивум 56; RL-9-1-2 × Лютесценс 579; СФР 27-8-1 (*Lr10*) × Лютесценс 579. У гибридов первого поколения скрещивания Новосибирская 44 (*Lr9*, *Lr10*) × 33809-7-13, Мексика отмечено ингибирование экспрессии генов устойчивости.

Таким образом, проведён гибридологический анализ по установлению закономерности наследования признака устойчивости пшеницы к септориозу, включающий 23 комбинации скрещиваний устойчивых (или слабовосприимчивых) форм с восприимчивыми (или высоковосприимчивыми) и 9 устойчивых (или слабовосприимчивых) с устойчивыми (или слабовосприимчивыми) сортообразцами пшеницы. Установлены закономерности наследования признака устойчивости пшеницы к бурой ржавчине: 22 комбинаций скрещиваний устойчивых (или слабовосприимчивых) и восприимчивых и 15 комбинаций скрещиваний устойчивых с устойчивыми.

Для создания линий, обладающих высокой устойчивостью к септориозу, целесообразно использовать гибридные линии (Новосибирская 15 × Л 144) и Эстивум 476 для проведения отборов с учётом полного доминирования признака, а к бурой ржавчине - Новосибирская 44 (*Lr9*, *Lr10*); Удача (*Lr9*); 54049, Tr/55p6628, Австралия; Лубнинка; Лютесценс 599; Эстивум 529.

При включении в селекционные программы линий, обладающих комплементарным взаимодействием генов при передаче устойчивости к бурой ржавчине (Сибирская 155) и к септориозу (54049, Tr/55p6628, Австралия; Лютесценс 558), селекционеру легче отбирать устойчивые гибриды, так как они будут нести два гена устойчивости.

В случае с дигенным наследованием по типу полного доминирования (15R:1S) передача признака потомству будет проходить несколько сложнее. В данном случае рекомендуется проводить контроль наличия двух генов устойчивости с помощью ПЦР. Такой тип наследования устойчивости к септориозу обнаружен у сортообразцов: Терция, Сибирская 155, Тулайковская 10, Эстивум 529, Новосибирская 44; к бурой ржавчине: Лютесценс 558 (*Lr19*, *Sr25*); Эстивум 614; 34267-3-15, США (*Lr 9*, *Lr19*, *Lr26*, *Lr34*, *Sr25*); Терция (*Lr9*).

Нецелесообразно использовать в селекции комбинации скрещиваний, в которых отмечается супрессия устойчивости одного из родителей. Так, например, у гибридов первого поколения скрещивания  $P_1$ : Новосибирская 44 (*Lr9*, *Lr10*) × 33809-7-13, Мексика - отмечено ингибирование экспрессии генов устойчивости к бурой ржавчине;  $P_1$ : RL-9-1-2 × Лютесценс 537;  $P_1$ : Гп-6 × Эстивум520, (F1 - 60%);  $P_1$ : Гп-6 (10%) × Эстивум 61;  $P_1$ : (Новосибирская 15 × Л 144) × 33907-1-2, Колумбия - к септориозу.

## 6.2 ИДЕНТИФИКАЦИЯ ГЕНОВ УСТОЙЧИВОСТИ К БУРОЙ, СТЕБЛЕВОЙ РЖАВЧИНАМ И МУЧНИСТОЙ РОСЕ У ОБРАЗЦОВ ИЗ СОЗДАННОЙ КОЛЛЕКЦИИ С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ ДНК-МАРКЁРОВ

Для идентифицирования генов устойчивости к бурой ржавчине у коллекционных образцов яровой пшеницы использовали молекулярные маркёры 15 *Lr*-генов: *Lr1* [Qiu et al., 2007]; *Lr9* [Gupta et al., 2005], *Lr10* [Chelkowski et al., 2003]. *Lr19* [Prins et al., 1997; Gupta et al., 2006], *Lr20* [Neu et al., 2002], *Lr21* [Fritz <http://maswheat.ucdavis.edu>], *Lr24* [Mago et al., 2005; Gupta et al., 2006], *Lr26* [Mago et al., 2002], *Lr28* [Cherukuri et al., 2005], *Lr29* [Procunier et al., 1997], *Lr34* [Lagudah et al., 2006], *Lr 35* [Mago et al., 2009], *Lr37* [Helguera et al., 2003], *Lr39(=Lr41)* [Pestsova et al., 2000; Brown-Guedira, Singh <http://maswheat.ucdavis.edu>], *Lr47* [Helguera et al., 2000].

ДНК выделяли из 5-7-дневных проростков пшеницы по методике Д.Б.Дорохова и Э. Клоке [1997]. Амплификацию ДНК проводили в реакционной смеси по предложенным авторами протоколам и при необходимости модифицировали.

Идентификация *Lr*-генов с использованием ДНК-маркёров выполнена нами на экспериментальной базе ВИЗР совместно с к.б.н., ведущим научным сотрудником Е.И. Гультяевой.

Для идентификации *Lr*-генов отобраны коллекционные сорта и оригинальные селекционные линии, сочетающие устойчивость к бурой ржавчине с комплексом других положительных признаков и свойств. В результате молекулярного скрининга у изучаемого материала (79 образцов) выявлены как единичные *Lr*-гены, так и их сочетания в одном генотипе.

С использованием SCAR-маркёров ген *Lr9* выявлен у 7 образцов пшеницы: 30124 (Мексика), 33402 (Бразилия), 34482 (США), Эстивум 604, Лютесценс 620, Лютесценс 623, (Россия) и 34270 (СИММУТ) (рисунок 28). Результаты молекулярного тестирования сочетаются с фитопатологическими: выделенные образцы характеризовались высоким уровнем устойчивости в фазе проростков и

взрослых растений. По полевым оценкам они также относятся к группе устойчивых.

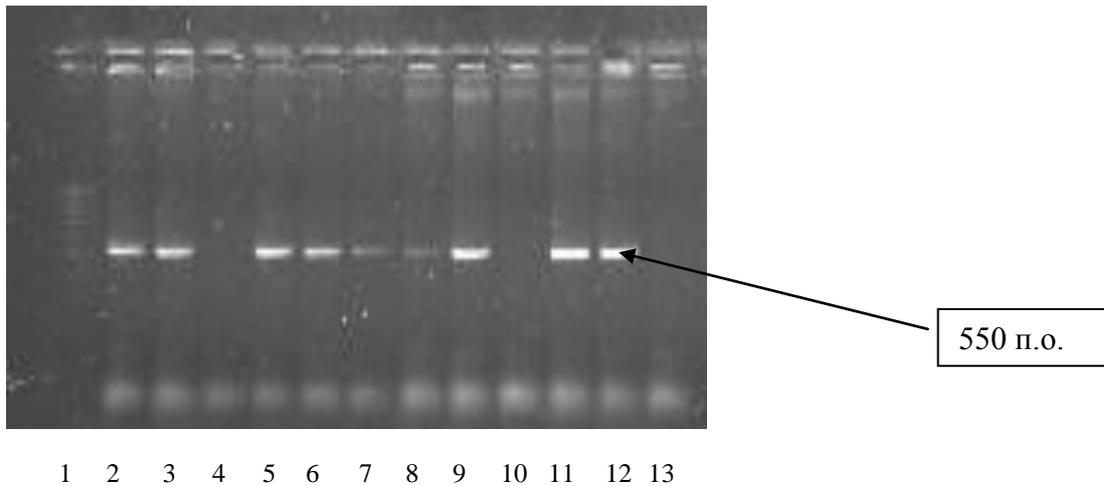


Рисунок 28. Продукты амплификации с использованием праймеров SCS5F к STS локусу, сцепленному с геном устойчивости *Lr9*. 2 дорожка - 30124 (Мексика), 3 - 33402 (Бразилия), 5 - 34482 (США), 6 - Эстивум 604, 7 - Лютесценс 620, 8 - Лютесценс 623, 9 - 34270 (СИММУТ), 11, 12 - контроль.

В результате молекулярного скрининга ген *Lr19* выявлен у 12 селекционных линий, созданных в Среднерусском филиале (Рл 9, Рл 11, Рл 16, Рл 3, Рл 8-1, СФР 135-17-16-2, СФР 135-17-20-2, СФР 142-32-11-6, СФР 184-3-5-7, СФР 193-12-8-6-1, СФР 88-1, СФР 135-17-16-15), Л348/5-2-2, и 5 линий других оригинаторов (Ауреум 548; Лютесценс 516; Лютесценс 558; Эстивум 476) (рисунок 29).

При инокуляции в фазе проростков изолятами, авирулентными к линии с геном *Lr19*, данные линии имели также тип реакции 0; в полевых условиях интенсивность их поражения колебалась от 5 до 20% при типе реакции 1-2 балла. Ген *Lr19* в условиях ЦЧР до 1999 г. характеризовался как высокоэффективный ген (тип реакции 0 или единичные пустулы с баллом 1).

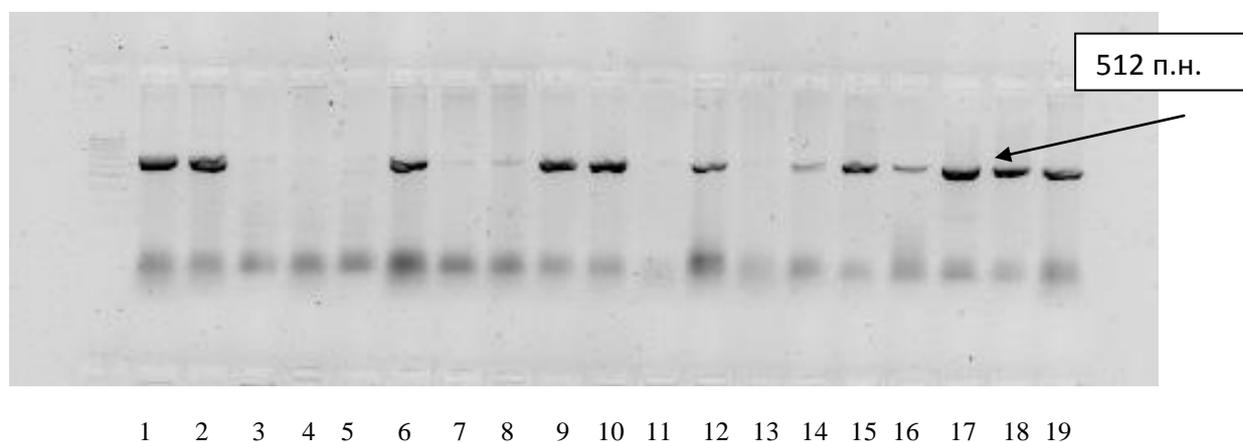


Рисунок 29. Идентификация гена *Lr19* с использованием маркера SCS 253. Стрелкой выделен фрагмент амплификации 512 п.н. 1 дорожка - Рл 9, 2 - Рл 11, 6 - Рл 16, 9 - Рл 3, 10 - Рл 8-1, 12 - СФР 135-17-16-2, 14 - СФР 135-17-20-2, 15 - СФР 142-32-11-6, 16 - СФР 184-3-5-7, 17 - СФР 193-12-8-6-1, 18 - СФР 88-1, 19 СФР 135-17-16-15.

С 2001 г. наметился сдвиг в сторону повышения фенотипа устойчивости: преобладающими стали типы реакции 1-2 балла, интенсивность поражения до 10%. Таким образом, *Lr19* начинает терять эффективность, но в настоящее время эффективно защищает пшеницу от бурой ржавчины. Транслокация с геном *Lr19* передана мягкой пшенице от *Agropiron elongatum*. В данной транслокации находится также ген устойчивости к стеблевой ржавчине *Sr25* [McIntosh et al., 1995], эффективный против наиболее агрессивной в настоящий период расы стеблевой ржавчины *Ug99*.

Для идентификации гена *Lr24* использовали маркеры Sr24/12 и SCS73 [Mago et al., 2005]. Наличие гена *Lr24* выявлено у 5 коллекционных образцов: 34349-4 (Непал), 34336 (СИММУТ), 31226, 31351, 33712 (США) (рисунок 30).

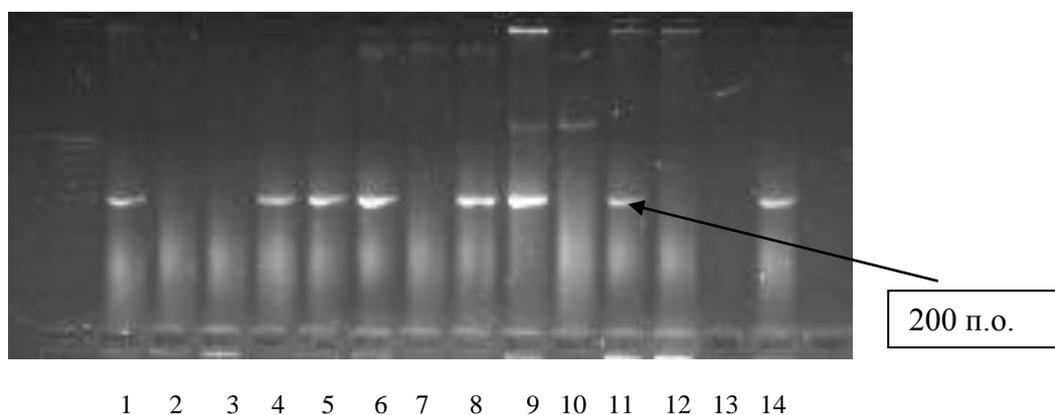


Рисунок 30. Продукты амплификации с использованием праймеров Sr24#50F к STS локусу, сцепленным с геном устойчивости *Lr24*. Стрелкой выделен фрагмент амплификации 200 п.н. 1 дорожка - 34349-4 (Непал), 4 - 34336 (СИММУТ), 5 - 31226 (США), 6 - 31351 (США), 11 - 33712 (США), 14 - контроль.

В результате полевой оценки устойчивости у образцов 34336; 31226, 31351, 33712 выявлено наличие единичных пустул возбудителя (интенсивность <1%), при этом поражённость образца 34349-4 достигала 5%. Изогенная линия *Lr24* по полевым оценкам стабильно проявляла высокий уровень устойчивости в течение двадцати лет (тип реакции 0 или 0; или наличие единичных пустул с баллом 1).

Вышеописанные идентифицированные *Lr-гены* относятся к группе «ювенильных», действие которых проявляется во всех фазах онтогенеза пшеницы, начиная с первого листа. К другой группе относятся гены устойчивости взрослых растений (adult plant resistance genes), эффективные на более поздних фазах онтогенеза, например, после выхода в трубку. Согласно «Каталогу генных символов...» [McIntosh et al., 2013], к данной группе относятся гены: *Lr12, Lr13, Lr22a, Lr22b, Lr34, Lr35, Lr37, Lr46, Lr48, Lr67* и *LrTb, LrW (Lr50)*.

При использовании маркёров генов возрастной устойчивости *Lr35, Lr37* продукт амплификации отсутствовал у изучаемого материала. Не был обнаружен ген *Lr21*.

Ген *Lr34* локализован в коротком плече хромосомы 7D и тесно сцеплен с генами устойчивости к мучнистой росе (*Pm38*) и жёлтой ржавчине (*Yr18*), а также с геном некроза верхушек листьев (*Ltn1*). *Lr34* относится к группе генов,

обеспечивающих количественную устойчивость или иначе устойчивость по типу медленного развития - *slow rusting*. Наличие данного гена показали образцы 30637 (ICARDA); 31219, 31310-2, 31351, 33290, 33708, 34863, 34927, 506339 (США); 34984 (Перу); 33815, 33821, 34881 (Мексика); 31684 (Россия); 31720, 31776-2, 31823, 32390, 33445, 38321 (СИММУТ); 32164 (Мексика); Рл 4.

Гены расоспецифической устойчивости, эффективность которых была преодолена из-за массового распространения сортов - их носителей, в настоящее время нашли широкое применение в селекционных программах зарубежных стран и России при создании сортов с неспецифической устойчивостью. Несмотря на то что частота изолятов с вирулентностью ко многим *Lr-генам* достигает 80-100%, по данным многих исследователей пирамидирование их в одном сорте может быть эффективным способом селекции устойчивых сортов [Samborski, Dusk, 1982; Сибикеев и др., 2011; Serfing et al., 2011; Гультяева, 2012; Гультяева, Садовая, Шайдаюк, 2014].

С использованием молекулярных маркёров проведена идентификация 4 генов, утративших эффективность в России (*Lr1*, *Lr10*, *Lr20* и *Lr26*).

Ген *Lr1* выявлен у 10 коллекционных образцов пшеницы: 30124, 32632-4, 347071 (Мексика); 31157, 31310-2, 31388-97-1, 31416, (США), 31570, 31823 (СИММУТ), 33881 (Колумбия)).

Ген *Lr10* - у 24 коллекционных образцов: 31170, 31226, 31306, 31351, 31416, 33708, 34267, 34482, 506295 (США), 32405, 31720, 31570, 31776-2, 31755, 31757-2-2 (СИММУТ), 34396, 34396-2 (Непал), 34646, 34881, 347071 (Мексика), 34900 (б. СССР), 31684 (Россия), 33907 (Колумбия), 58849 (Мексика) и 10 селекционных линий (СФР 88-1, СФР 142-32-11-6, Рл11, СФР 193-12-8-6-1, СФР 184-3-5-7, СФР 135-17-20-2, СФР 135-17-16-2, СФР 135-17-16-15, СФР-202-7, отбор из популяции СНИФС 3-4-2-6-1-3-15).

С помощью маркёра STS 638 ген *Lr20* идентифицирован у 2 коллекционных образцов (34482 (США), 57725 (Швеция)) и 6 селекционных линий (Рл9, Рл11, отбор из популяции СНИФС, 34815-2-2 (США), СФР 184-3-5-7, СФР-184-3-5-32, Рл8-1, Рл16). Ген *Lr20* имеет распространение в австралийских, западно-

европейских и северо-американских сортах [McIntosh et al., 1995]. По результатам молекулярного скрининга российских сортов выявлено два яровых сорта его носителя (Дарья и Тризо) [Гультяева, 2012].

У пшеницы мягкой зарегистрировано 68 чужих транслокаций, несущих гены устойчивости к болезням и вредителям и других ценных адаптивных признаков [Рыбалкин, 2001]. Одним из успешных путей обогащения геноплазмы пшеницы чужими генетическими компонентами через межродовую гибридизацию стало получение пшенично-ржаных транслокаций (ПРТ) или замещений. В последние годы получают распространение сорта с ПРТ, которые характеризуются повышенным адаптивным потенциалом [Беспалова и др., 2001], а потому пользуются спросом в производстве и используются в селекции как исходный материал. Наибольшее распространение в мире получила ПРТ 1BL/1RS, значительно меньше - 1AL/ARS [Rabinovich, 1998].

Транслокация 1BL.1RS с геном *Lr26* перенесена в мягкую пшеницу от сорта ржи *Petkus* и локализована в длинном плече 3В хромосомы. В этой транслокации также находятся гены устойчивости к мучнистой росе (*Pm8*), стеблевой (*Sr31*) и жёлтой (*Yr9*) ржавчинам [McIntosh et al., 2013]. R. Mago с соавторами [2005] показали, что гены устойчивости к трём видам ржавчины являются независимыми, но тесно сцепленными друг с другом. Дополнительно 1BL транслокация несёт гены, повышающие урожайность и качество зерна, а также засухоустойчивость, обеспечиваемую за счёт увеличения массы корней [Kim et al., 2004]. В результате ПЦР с праймерами SCM9 фрагмент амплификации, характерный для 1BL.1RS транслокации, выявлен у 14 коллекционных образцов пшеницы: 3518 (Аргентина); 33402 (Бразилия); 30637 (ICARDA); 33881 (Колумбия); 30124 (Мексика); 34349-4, 34394-4 (Непал), 31823, 32390, 32405 (СИММУТ); 31157, 31310-2, 33290, 34267, 34482 (США) и 3 селекционных линии СФР 135-17-20-2; СФР 184-3-5-7; СФР 193-12-8-6-1.

Сорта с 1AL.1RS транслокацией, привнесённой в пшеницу из ржи американского сорта *Amigo*, обладают устойчивостью к тле *Schizaphis graminum* (ген *Gb2*, биотипов А, В, С) [Sebesta et al., 1995], к бурой (*Lr24*) и стеблевой

ржавчинам (*Sr24*) [Рабинович и др., 2001], к мучнистой росе (*Pm17*) [Власенко и др., 2012].

У трёх сортов из Канады: Alta, Gerta, Frank - при использовании маркера SCM9 отмечена транслокация 1AL.1RS.

Таким образом, с использованием молекулярных маркеров проведена идентификация *Lr-генов* у 65 образцов из коллекции ВИР и 14 селекционных линий пшеницы, созданных в Среднерусском филиале ФГБНУ ФНЦ им. И.В.Мичурина. Данные сортообразцы сочетают устойчивость к бурой ржавчине с комплексом других положительных признаков. В результате скрининга у изучаемых образцов выявлено наличие генов *Lr9*, *Lr19*, *Lr24*, *Lr 34*, *Lr1*, *Lr10*, *Lr20*, *Lr26* и отсутствие *Lr21*, *Lr25*, *Lr28*, *Lr29*, *Lr37*, *Lr41*, *Lr47* и *Lr50*. Среди селекционного материала Среднерусского филиала выявлено преобладание линий с геном *Lr19* в сочетании с малоэффективными генами *Lr10*, *Lr20* и *Lr26*.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ К ГЛАВЕ 6

Проблема взаимоотношений популяций патогена и растения-хозяина является ключевой при разработке защиты пшеницы от грибных болезней. Главной задачей селекции является создание устойчивых к болезням сортов пшеницы и обеспечение длительного сохранения устойчивости. В связи с этим фитопатологи должны вести непрерывный поиск доноров устойчивости взамен утратившим эффективность, поиск механизмов сдерживания изменчивости популяций патогена по признакам вирулентности.

Контроль развития болезней в пределах эпидемиологической зоны может быть действенным лишь при условии научно-обоснованного использования генов устойчивости. Разнообразие сортов по данному признаку позволяет стабилизировать состояние популяции гриба. Одним из способов его создания является территориальная мозаика генов устойчивости, выращивание сортов с различными генами устойчивости. Также является перспективным использование сочетания частично эффективных генов, обеспечивающих достаточно высокую устойчивость [Samborski, Dusk, 1982; Сибикеев и др., 2011; Serfing et al., 2011; Гультаева, 2012; Гультаева, Садовая, Шайдаюк, 2014; Садовая и др., 2014]. Важным условием для поддержания генетического разнообразия по признакам качественной и количественной устойчивости является максимально обширные коллекции доноров, используемых в селекции, а также единая координация и кооперация между российскими селекционерами при их использовании.

Принципиально новые возможности появились с конца 1980-х годов с созданием ДНК-маркёров селекционно-ценных признаков. Потенциальные преимущества использования маркёров связаны с использованием генов, детерминирующих хозяйственно-ценные признаки, в том числе и устойчивость к болезням, в селекционных программах. Представилась возможность перехода от селекции по фенотипу к выбору генотипа использовать маркёры для выявления ассоциаций с интересующими признаками (MAS-селекция).

В маркёр-вспомогательной селекции наибольшее распространение получили маркёры, выявляемые методом полимеразной цепной реакции (ПЦР),

привлекательные качества которых - быстрота и относительная дешевизна их идентификации. Молекулярный маркер является индикатором части искомого гена либо сцепленного с ним фрагмента ДНК. Эффективность маркера определяется степенью его сцепления с локусом идентифицируемого гена и высокой воспроизводимостью в различных генотипах.

Септориоз пшеницы, вызванный *Mycosphaerella graminicola* (анаморфа *Septoria tritici*), является одним из экономически значимых листовых заболеваний пшеницы (*Triticum aestivum* L.) в Европейской части России и в регионах выращивания пшеницы во всем мире. Широкое применение фунгицидов, содержащих стробилуринины и хиноновые наружные ингибиторы (QoI), в европейских странах привело к возникновению мутаций у *M. graminicola* и, как следствие, развитие резистентных форм микроорганизмов к ранее эффективным фунгицидам [Fraaije et al., 2005]. Этот пример наглядно демонстрирует значимость селекции на иммунитет как важнейшей составляющей в борьбе с болезнями пшеницы.

В течение последних лет ряд основных *Stb*-генов устойчивости был сопоставлен в различных популяциях двунаправленного картирования [Goodwin, 2007]. Помимо отчетов о картировании одиночных *Stb*-генов [Arraiano et al., 2001; Arraiano et al., 2007; Adhikari, Anderson, Goodwin, 2003; Adhikari et al., 2004. Adhikari, Wallwork, Goodwin, 2004; Brading et al., 2002; Chartrain et al., 2009; McCartney et al., 2003; Ghaffary et al., 2012; Gowda et al., 2014], в литературе имеются сообщения об устойчивости пшеницы к STB, определяемой количественными локусами признаков (QTL) в популяциях двунаправленного картирования [Chartrain et al., 2009; Simón et al., 2007; Risser et al., 2011; Kelm et al., 2012; Miedaner et al., 2012; Zhao, et al., 2014].

Анализ QTL также показал, что устойчивость пшеницы к виду *S. tritici* отрицательно коррелировала с ростом растения. Как следствие, было обнаружено значительное влияние гена *Rht-D1*, контролирующего рост растений, на устойчивость пшеницы к септориозу [Miedaner et al., 2012]. Отрицательные ассоциации между резистентностью пшеницы к *Septoria tritici* и высотой растения

также обнаружены в популяциях, где Rht-D1 не выделялся [Miedaner, Korzun, 2012]. Таким образом, высокие и позднеспелые пшеничные генотипы в целом менее подвержены инфекции *Septoria tritici*, чем короткостебельные и раннеспелые. Наследование устойчивости пшеницы к виду *Septoria tritici* в европейской пшенице также подтвердилось в исследовании, где сообщалось о 27 QTL, обнаруженных в семи гибридных популяциях пшеницы, полученных от скрещивания двух различных родительских форм (Goudemand, pers.Commun.) [Miedaner, Korzun, 2012]. В качестве альтернативной концепции предложен метод ассоциативного картирования путем полногеномного секвенирования (GWAS) [Meuwissen, Hayes, Goddard, 2001]. При геномном отборе признаки оцениваются для многих маркёров на основе больших популяций, генотипированных с использованием панелей маркёров высокой плотности. Первые экспериментальные результаты по устойчивости к фузариозу колоса пшеницы показали, что GWAS очень перспективен для использования в селекции на иммунитет [Rutkoski et al., 2012].

Проведённый гибридологический анализ по установлению закономерности наследования признака устойчивости пшеницы к септориозу, включающий 23 комбинации скрещиваний устойчивых (или слабовосприимчивых) форм с восприимчивыми (или высоковосприимчивыми) и 9 – устойчивых (слабовосприимчивых) с устойчивыми (слабовосприимчивыми) сортообразцов пшеницы позволяет установить, что устойчивость к патогену носит доминантный, рецессивный и промежуточный характер наследования. Расщепление по устойчивости соответствует преимущественно моногенному и дигенному наследованию.

В литературе имеются сведения, что в патосистеме пшеница - *S. tritici* устойчивость может быть как количественной (горизонтальной), так и изолят-специфичной (вертикальной), причём оба эти взаимодействия важны для патосистемы [Пахолкова и др., 2016]. С.А. Wilkinson с коллегами [1990] сообщают о роли цитоплазматической наследственности при передаче устойчивости последующим поколениям. Это было подтверждено в работе Ю.В.

Зеленовой [2008]. Кроме того, на примерах показано, что наследование устойчивости к *S. tritici* носит преимущественно доминантный характер и редко рецессивный; устойчивость может контролироваться одним или несколькими генами и передаваться по правилам неаллельного взаимодействия генов, комплементарности, эпистаза, полимерии.

У двух линий в наследовании признака устойчивости к септориозу предположено комплементарное взаимодействие генов: 54049, Tr/55p6628, Австралия; Лютесценс 558. У трёх образцов: Удача; Лютесценс 620; Эстивум 59 - доминантное эпистатическое взаимодействие генов. Пять выделенных сортообразцов: Терция, Сибирская 155, Тулайковская 10, Эстивум 529, Новосибирская 44 - в наследовании признака устойчивости к септориозу характеризуются некомулятивным взаимодействием генов.

Наблюдали ингибирование экспрессии гена устойчивости к септориозу в скрещиваниях: P<sub>1</sub>: RL-9-1-2 (10%) × Лютесценс 537 (20%) (степень поражения гибридов F<sub>1</sub> септориозом составила 40%); P<sub>1</sub>: Гп-6 (10%) × Эстивум520 (15%), (F<sub>1</sub> - 60%); P<sub>1</sub>:Гп-6 (10%)× Эстивум 61 (10%), (F<sub>1</sub> - 80%). В данном случае дигетерозиготы менее устойчивы к септориозу, чем исходные линии.

М.А. Camacho-Casas с коллегами [1995] указывали как на аддитивное, так и неаддитивное действие генов, обуславливающих проявление устойчивости к *S. tritici* с эффектом доминирования и эпистаза. Исследованиями X. Zhang, S.D. Haley, Y. Jin [2001] также было обнаружено не только аддитивное, но и неаддитивное действие генов устойчивости к *S. tritici*. На аддитивное действие генов при наследовании устойчивости к септориозу пшеницы указывают и другие исследователи [Nelson, 1980; Nelson, Gates, 1982; Wilson, 1985].

При скрещивании между собой устойчивых образцов Удача и 34267-3-15, США присутствовало аддитивное взаимодействие генов. Гибриды первого поколения проявили высокую устойчивость к септориозу (степень поражения не превысила 5%), что превзошло показатели родительских форм (20%).

Проведённый гибридологический анализ по установлению закономерности наследования признака устойчивости пшеницы к бурой ржавчине 22 комбинаций скрещиваний устойчивых (или слабовосприимчивых) и восприимчивых и 15 комбинаций скрещиваний устойчивых и устойчивых к патогену сортообразцов пшеницы позволяет установить, что устойчивость к бурой ржавчине носит доминантный и рецессивный характер наследования.

Расщепление по устойчивости соответствует преимущественно моногенному и дигенному наследованию. У 6 сортообразцов: Новосибирская 44 (*Lr9*, *Lr10*); Удача (*Lr9*); 54049, Тг/55р6628, Австралия; Лубнинка; Лютесценс 599; Эстивум 529 - предположено моногибридное наследование с полным доминированием. У сорта Сибирская 155 - комплементарное взаимодействие генов. У двух сортов: Тулайковская 10, Терция (*Lr9*) и четырёх гибридных линий: (Новосибирская 15 × Л 144); Лютесценс 620 (*Lr9*); Эстивум 59 и Эстивум 476 (*Lr19*, *Sr25*) - наследование по типу доминантного эпистаза. Некумулятивное взаимодействие неаллельных генов предположено у трёх образцов: Лютесценс 558 (*Lr19*, *Sr25*); Эстивум 614; 34267-3-15, США (*Lr9*, *Lr19*, *Lr26*, *Lr34*, *Sr25*). Рецессивный характер наследования устойчивости к бурой ржавчине имели три гибридные линии: 30304, СИММУТ; 30306, США (*Lr10*); 31310-2, США (*Lr26*, *Lr34*, *Pm8*, *Sr31*, *Yr9*).

Наблюдался аддитивное взаимодействие генов при следующих скрещиваниях: Отбор из попул. СНИИФС (*Lr10*) × Лютесценс 580; RL-9-1-2 × Эстивум 520; RL-9-1-2 × Лютесценс 537 (*Lr19*, *Sr25*); Мерцана (*Lr19*, *Sr25*) × Эстивум 56; RL-9-1-2 × Лютесценс 579; СФР 27-8-1 (*Lr10*) × Лютесценс 579. У гибридов F<sub>1</sub> скрещивания Новосибирская 44 (*Lr9*, *Lr10*) × 33809-7-13, Мексика отмечено ингибирование экспрессии генов устойчивости.

С использованием молекулярных маркёров проведена идентификация *Lr*-генов у 79 сортообразцов и гибридных линий пшеницы, сочетающих устойчивость к бурой ржавчине с комплексом других положительных признаков (устойчивость к скрытостебельным вредителям, засухоустойчивость, высокая урожайность и технологические качества зерна). В результате молекулярного анализа изучаемого

материала идентифицированы как единичные *Lr*-гены, так и сочетания в одном генотипе нескольких генов различной эффективности. Среди изученного материала были выявлены гены *Lr9*, *Lr10*, *Lr19*, *Lr20*, *Lr24*, *Lr26*, *Lr34*. Преобладали линии с геном *Lr19* в сочетании в одном генотипе с *Lr10*, *Lr20* и *Lr26*.

Ген *Lr9* выявлен у 7 образцов пшеницы: 30124 (Мексика), 33402 (Бразилия), 34482 (США), Эстивум 604, Лютесценс 620, Лютесценс 623, (Россия) и 34270 (СИММУТ).

Ген *Lr19* обнаружен у 12 селекционных линий, созданных в Среднерусском филиале (Рл 9, Рл 11, Рл 16, Рл 3, Рл 8-1, СФР 135-17-16-2, СФР 135-17-20-2, СФР 142-32-11-6, СФР 184-3-5-7, СФР 193-12-8-6-1, СФР 88-1, СФР 135-17-16-15), ЛЗ48/5-2-2, и 5 линий других оригинаторов (Ауреум 548; Лютесценс 516; Лютесценс 558; Эстивум 476)

Наличие гена *Lr24* выявлено у 5 коллекционных образцов: 34349-4 (Непал), 34336 (СИММУТ), 31226, 31351, 33712 (США)

Ген *Lr34* присутствует у 22 образцов: 30637 (ICARDA); 31219, 31310-2, 31351, 33290, 33708, 34863, 34927, 506339 (США); 34984 (Перу); 33815, 33821, 34881 (Мексика); 31684 (Россия); 31720, 31776-2, 31823, 32390, 33445, 38321 (СИММУТ); 32164 (Мексика); Рл 4.

С использованием молекулярных маркёров проведена идентификация 4 генов, утративших эффективность в России (*Lr1*, *Lr10*, *Lr20* и *Lr26*).

Ген *Lr1* выявлен у 10 коллекционных образцов пшеницы: 30124, 32632-4, 347071 (Мексика); 31157, 31310-2, 31388-97-1, 31416, (США), 31570, 31823 (СИММУТ), 33881 (Колумбия)).

Ген *Lr10* - у 24 коллекционных образцов: 31170, 31226, 31306, 31351, 31416, 33708, 34267, 34482, 506295 (США), 32405, 31720, 31570, 31776-2, 31755, 31757-2-2 (СИММУТ), 34396, 34396-2 (Непал), 34646, 34881, 347071 (Мексика), 34900 (б. СССР), 31684 (Россия), 33907 (Колумбия), 58849 (Мексика) и 10 селекционных линий (СФР 88-1, СФР 142-32-11-6, Рл11, СФР 193-12-8-6-1, СФР 184-3-5-7, СФР

135-17-20-2, СФР 135-17-16-2, СФР 135-17-16-15, СФР-202-7, отбор из популяции СНИФС 3-4-2-6-1-3-15).

Ген *Lr20* идентифицирован у 2 коллекционных образцов (34482 (США), 57725 (Швеция)) и 6 селекционных линий (Рл9, Рл11, отбор из популяции СНИФС 34815-2-2 (США), СФР 184-3-5-7, СФР-184-3-5-32, Рл8-1, Рл16).

Ржаная транслокация 1BL.1RS с геном *Lr26* выявлена у 14 коллекционных образцов пшеницы: 3518 (Аргентина); 33402 (Бразилия); 30637 (ICARDA); 33881 (Колумбия); 30124 (Мексика); 34349-4, 34394-4 (Непал), 31823, 32390, 32405 (СИММУТ); 31157, 31310-2, 33290, 34267, 34482 (США) и 3 селекционных линий: СФР 135-17-20-2; СФР 184-3-5-7; СФР 193-12-8-6-1. У трёх сортов из Канады: Alta, Gerta, Frank - при использовании маркера SCM9 отмечена транслокация 1AL.1RS.

Использование генетической устойчивости у пшеницы к опасным грибным паразитам является перспективным выбором эффективного управления инфекционным процессом. Грамотная реализация генетического потенциала отобранных коллекционных образцов позволит сократить сроки селекционного процесса, защитить посевы пшеничных полей на ближайшие десятилетия.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Возбудителями септориоза озимой и яровой пшеницы в условиях Центрально-Чернозёмного региона РФ являются три вида: *Septoria tritici* Rob. et. Desm., *Stagonospora avenae* f. sp. triticea Jons. и *Stagonospora nodorum* [Berk.] Castellani & E.G. Germano. Частота встречаемости доминирующего вида *S. tritici* составляла 72-90%, *S. nodorum* - 10 - 22%, *S. avenae* - 1-7%, в зависимости от сорта-хозяина.

Выявлено влияние вида и сорта-хозяина, а так же природно-климатических условий возделывания растений на частоту встречаемости видов септориоза.

Проведённые исследования позволили выделить группу сортов **озимой мягкой пшеницы**, сильно поражающихся видом *S. tritici*, для которых установлено превышение порога вредоносности 40% за период исследований 2011-2017 гг. Это такие сорта, как Мироновская 808 (48,3%) и Синтетик (44%). Сорта Скипетр (41,1%), Губернатор Дона (40%), Поволжская 86 (40,2%), Северодонецкая Юбилейная (40,8%) и Московская 39 (39,4%) имели степень поражения видом *S. tritici* в пределах 40%. Отдельно следует выделить группу сортов Московская 56 (34%), Волжская К (33,9), Бирюза (32,9%), Донская Лира (28,9%), которые имели на протяжении всех лет испытаний степень поражения видом *S. tritici* ниже 40%.

Два сорта **яровой мягкой пшеницы** Воронежская 12 (41,6%) и Дарья (44,9%) имели степень поражения видом *S. tritici* более 40%. Сорт Гранни за период проведённых исследований имел следнюю степень поражения патогеном 33%. Сорта Фаворит (18,4%), Л 503 (23,5%), Тулайковская 10 (24,4%) поразились видом *S. tritici* меньше 25%. Эти три сорта можно классифицировать как слабовосприимчивые к септориозу (степень поражения тремя видами в пределах 23,6% - 29,3%). Так как частота встречаемости вида *S. tritici* на этих сортах была выше по сравнению с другими (78% - 84%), то можно констатировать определённый уровень неспецифической устойчивости к этому виду.

Сорта **яровой твёрдой пшеницы** проявляют большую устойчивость к септориозу, в том числе и к виду *S. tritici*. Сорт Краснокутка 10 имел среднюю

степень поражения видом *S. tritici* 30,3%. Сорты Валентина - 24,5%, Донская Элегия - 25,5%, Безенчукская 182 - 26,3%. Сорт Оренбургская 10 имел среднюю степень поражения патогеном 12,7% - это лучший показатель из всех районированных сортов.

Данные дисперсионного анализа показателей частоты встречаемости видов септориоза на сортах пшеницы Центрально-Чернозёмного региона в зависимости от условий года, складывающихся в процессе вегетации растений (2010-2017г.г.) свидетельствуют о влиянии агроклиматических условий на частоту встречаемости всех трёх видов септориоза, при этом сохраняется стабильное соотношение видов *S. tritici*, *S. nodorum*, *S. avena*, с доминированием вида *S. tritici* на протяжении всех лет проведённых исследований.

Центрально-чернозёмная популяция *S. tritici* представлена десятью морфотипами с преобладанием дрожжеподобных быстрорастущих среднеспорулирующих колоний. Выявлены корреляционные зависимости доминирования в популяции определённого морфотипа от жизненной формы сорта-хозяина, температуры и влажности в период вегетации растений. Доминирующими фенотипами являются быстрорастущие, среднеспорулирующие колонии гриба. По-видимому, повышенная конкурентоспособность обеспечивается в большей степени быстрым ростом колонии. Хорошая спорулирующая способность изолятов в условиях чистой культуры, вероятно, не соответствует таковой в условиях естественного заражения.

Впервые в Центрально-Чернозёмном регионе выявлена гетерогенность популяции *S. tritici* по признаку вирулентности на наборе из шести моногенных линий пшеницы. Определено 12 фенотипов вирулентности, доминирующими являлись фенотипы 13 и 10. По числу вирулентных изолятов изученные линии с *Stb*-генами (*Stb1-5* и *Stb7*) были охарактеризованы как среднеэффективные: тип реакции сортов-носителей этих генов не превышал 2 балла при инокуляции 63,6% моноконидиальными изолятами. Наибольшей эффективностью обладали гены *Stb1*, *Stb7* и *Stb5*, так как более 70 % изолятов гриба были авирулентны к линиям с этими генами.

В 2014-2016 гг. изучен генотипический состав популяции возбудителя бурой ржавчины на территории ЦЧР с использованием 84 монопустульных изолятов и 29 изогенных линий пшеницы (*Lr*-гены: 1, 2a, 2b, 2c, 3ka, 3bg, 9, 10, 11, 14a, 14b, 15, 16, 17, 18, 19, 20, 21, 23, 24, 25, 26, 28, 29, 32, 36, 38, 41<sup>6</sup>, 43<sup>7</sup>). Выявлены вирулентные изоляты к 24 из них.

За период проведённых исследований не выявлено вирулентных изолятов к линиям с генами *Lr41*, *Lr43*. Наблюдалось увеличение частоты изолятов *P. triticina*, вирулентных к линии с *Lr32*. В 2014 году имели низкую встречаемость (< 10%) изоляты, вирулентные к линии с геном *Lr24*, в 2015 и 2016 г.г. к линии с геном *Lr9*, в 2016 году к линии с геном *Lr19*. Отмечено варьирование частоты встречаемости изолятов, вирулентных к линиям с генами *Lr17*, *Lr28*, *Lr36*, *Lr38*.

Таким образом, при инокуляции местной популяцией проростков пшеницы изогенных линий пшеницы возбудителем бурой ржавчины и при полевой оценке на искусственном инфекционном фоне в условиях ЦЧР оказались устойчивыми линиями с генами, обуславливающими ювенильную устойчивость пшеницы: *Lr9*, *Lr19*, *Lr19+25*, *Lr24*, *Lr38*, *Lr39 (=Lr41)*, *Lr43*, *Lr42*, *Lr47*, *Lr49*.

На яровую пшеницу бурая ржавчина попадает преимущественно с озимых сортов, а также из южных регионов России ближе к концу вегетации растений, о чем свидетельствует появления вирулентных изолятов к линиям с генами *Lr9*, *Lr19* на яровых сортах, тогда как в популяции, обитающей на озимых таких изолятов обнаружено не было.

Поэтому, на наш взгляд, главная роль должна принадлежать сортам с неспецифической и возрастной устойчивостью. Использование генов *Lr28*, *Lr44*, *LrW (=Lr52)*, обеспечивающих защиту на более поздних периодах развития ржавчины, может быть рекомендовано для селекции ржавчиноустойчивых сортов.

Среди сортов озимой (53 сорта) и яровой (48 сортов) пшеницы, находящихся в испытании с 2008 по 2017 гг. отсутствовали сорта, обладающие высокой устойчивостью к септориозу и бурой ржавчине. В среднем, сорта яровой твёрдой

<sup>6</sup>Сортообразец, несущий *Lr41*

<sup>7</sup>Сортообразец, несущий *Lr43*

пшеницы слабее поражались возбудителями этих болезней (29,3% и 23,9% - септориоз и бурая ржавчина, соответственно) по сравнению с сортами яровой мягкой (43,8% и 46,9% соответственно) и озимой мягкой пшеницы (44,8% и 40,4% соответственно).

В полевых инфекционных питомниках возбудителей болезней (септориоз, бурая ржавчина, пыльная и твёрдая головня пшеницы) проведён скрининг 1604 сортообразцов яровой пшеницы зарубежной и отечественной селекции и образцов из Мировой коллекции ВИР. Отобраны 162 источника устойчивости, из них 135 - к бурой ржавчине, 62 - к септориозу, 77 - к пыльной головне, 18 - к твёрдой головне. Особой ценностью обладают образцы с групповой устойчивостью к двум и более патогенам. К бурой ржавчине и септориозу проявили устойчивость 26 образцов; к бурой ржавчине и пыльной головне - 37; к септориозу и пыльной головне - 10; к бурой ржавчине и твёрдой головне - 5; к септориозу, бурой ржавчине и пыльной головне - 18; к септориозу, бурой ржавчине и твёрдой головне - 5; к бурой ржавчине, пыльной и твёрдой головне - 7. Один образец - 32503, СИММУТ обладал групповой устойчивостью к септориозу, бурой ржавчине, пыльной и твёрдой головне.

Выявлены 79 сортов и образцов пшеницы (65 образцов из коллекции ВИР и 14 селекционных линий пшеницы, созданных в Среднерусском филиале ФГБНУ ФНЦ им. И.В. Мичурина), отличающихся групповой устойчивостью к болезням и хозяйственно полезными свойствами. В результате скрининга с использованием молекулярных маркеров у изучаемых образцов выявлено наличие генов *Lr9*, *Lr19*, *Lr24*, *Lr34*, *Lr1*, *Lr10*, *Lr20*, *Lr26* и отсутствие *Lr21*, *Lr25*, *Lr28*, *Lr29*, *Lr37*, *Lr41*, *Lr47* и *Lr50*. Среди селекционного материала Среднерусского филиала выявлено преобладание линий с геном *Lr19* в сочетании с малоэффективными генами *Lr10*, *Lr20* и *Lr26*.

Использование высокоэффективных источников и доноров устойчивости в качестве родительских компонентов скрещиваний позволило создать продуктивные линии с устойчивостью к одной или группе эпифитотийно опасных болезней. Из питомников предварительного и конкурсного испытаний на

искусственном инфекционном фоне выделено восемь линий мягкой пшеницы с групповой устойчивостью к септориозу, бурой и стеблевой ржавчине, пыльной и твёрдой головне: 43/10/, 1375/08/, 1452/08/, 1487/08/, 1887/08/, 2017/08/, 2034/08/, 2891/09/. Урожайность линий превышала контроль - сорт Фаворит до 1,7 ц/га.

На основании показателей площади под кривой развития болезни, индекса устойчивости, продолжительности латентного периода из 270 образцов яровой пшеницы на фоне искусственного заражения популяцией бурой ржавчины был выявлен 21 сортообразец мягкой пшеницы, обладающий неспецифической устойчивостью к болезни и 9 образцов, обладающих вертикальной устойчивостью. По результатам молекулярного скрининга неспецифическая устойчивость у образцов 31865, СИММУТ; 34646, 30288, 34641, Мексика была детерминирована геном *Lr34*, обнаружены комбинации малоэффективных *Lr*-генов в том числе с *Lr34*: 34707 (*Lr1*, *Lr34*), Мексика; 32406 (*Lr10*, *Lr34*), СИММУТ; 34396 (*Lr10*, *Lr34*), Непал; СФР 135-17-36 (*Lr10*, *Lr26*), СФР 184-3-5-76 (*Lr10*, *Lr20*, *Lr26*), Россия (Среднерусский филиал); 33832 (*Lr26*), СИММУТ; 34349-4 (*Lr26*), Непал.

Показатель площади под кривой развития болезни у сортов с неспецифической устойчивостью колебался по годам в пределах 13-837 условных единиц, в то время как у восприимчивых сортов Саратовская 29, Тетчер он составлял 927-1050 единиц.

В группе сортов с расонеспецифическим типом устойчивости продолжительность латентного периода в среднем составила 12,4 дня с широким диапазоном варьирования: 10- 21дней. У восприимчивых сортов средняя продолжительность латентного периода составила 9,3 дня с варьированием этого показателя от 8,5 до 10дней.

Таким образом, анализ многолетних полевых исследований даёт основание полагать, что интегрирующим показателем неспецифической устойчивости пшеницы к бурой ржавчине может служить площадь под кривой развития болезни, индекс устойчивости и продолжительность латентного периода.

Вычленение одного из показателей может привести к ошибочной интерпретации данных.

В коллекцию ВИР в 2014 и 2017 годах были переданы 25 линий яровой мягкой пшеницы, обладающих устойчивостью к септориозу, бурой и стеблевой ржавчинам, мучнистой росе, пыльной и твёрдой головне в условиях ЦЧР: RL-3; RL-6; RL-27-8; RL-6-4; RL-6-8; СФР 34396-2; СФР 193-12-8-6-1; СФР 135-17-20-2; RL-16; СФР 32338-1-17-1; СФР 33809-7-3; СФР 135-17-16-15, Д-869(7), St.3/09-1, St.3/09-2, St. 1/10, St.10/10, St.18/10-68/4, RL 1443(08), RL2034(08), RL2198(06), RL7917, RL8494, RL8498a, RL 8498б.

На основании анализа 23 комбинаций скрещиваний устойчивых (или слабовосприимчивых) форм к септориозу с восприимчивыми (или высоковосприимчивыми), установлено, что устойчивость к болезни носит доминантный характер наследования у сортов и линий Новосибирская 15, Эстивум 476, рецессивный - у четырёх линий (Лютесценс 599; 30306, США и др.); у двух линий в наследовании признака устойчивости к септориозу предположено комплементарное взаимодействие генов: 54049, Австралия; Лютесценс 558. У трёх образцов: Удача; Лютесценс 620; Эстивум 59 - дигенное наследование: 1 доминантный и 1 рецессивный гены. Пять выделенных сортообразцов: Терция, Сибирская 155, Тулайковская 10, Эстивум 529, Новосибирская 44 - имеют дигенное наследование признака по типу полного доминирования; сорт Лубника - моногенное наследование признака по типу неполного доминирования.

При скрещивании 9 устойчивых (или слабовосприимчивых) с устойчивыми (или слабовосприимчивыми) к септориозу сортообразцами пшеницы, отмечено, что у гибридов, полученных в результате скрещиваний Р: Удача × 34267-3-15, США; Р: Новосибирская 44 × 33809-7-13, Мексика; Р: Новосибирская 44 × 33907-1-2, Колумбия - присутствовало аддитивное взаимодействие генов.

Проведённый гибридологический анализ по установлению закономерности наследования признака устойчивости пшеницы к бурой ржавчине: 22 комбинаций скрещиваний устойчивых (или слабовосприимчивых) и восприимчивых образцов пшеницы, позволяет предположить у 6 сортообразцов моногибридное

наследованием с полным доминированием (Новосибирская 44 (*Lr9*, *Lr10*), Удача (*Lr9*), 54049, Австралия и др). У сорта Сибирская 155 - комплементарное взаимодействие генов. У двух сортов: Тулайковская 10, Терция (*Lr9*) (при скрещивании с сортом Прохоровка) и четырёх гибридных линий: (Новосибирская 15 × Л 144); Лютесценс 620 (*Lr9*); Эстивум 59 и Эстивум 476 (*Lr19*, *Sr25*) - дигенное наследование: 1 доминантный и 1 рецессивный гены. Дигенное наследование по типу полного доминирования предположено у трёх образцов: Лютесценс 558 (*Lr19*, *Sr25*); Эстивум 614; 34267-3-15, США (*Lr 9*, *Lr19*, *Lr26*, *Lr34*, *Sr25*) и сорта Терция (*Lr9*) (при скрещивании с сортом Воронежская 6).

Рецессивный характер наследования устойчивости к бурой ржавчине имели три гибридные линии: 30304, СИММИТ; 30306, США (*Lr10*); 31310-2, США (*Lr26*, *Lr34*, *Pm8*, *Sr31*, *Yr9*). Следует отметить, что расщепление по признаку устойчивости в данных случаях связано с наличием других детерминант, отличных от перечисленных.

Гибридологический анализ по результатам 15 комбинаций скрещиваний устойчивых образцов к бурой ржавчине с устойчивыми позволил выявить аддитивное взаимодействие генов при пяти скрещиваниях (P:RL-9-1-2 × Эстивум 520; P: Мерцана (*Lr19*, *Sr25*) × Эстивум 56; и др.). У гибридов первого поколения скрещивания P: Новосибирская 44 (*Lr9*, *Lr10*) × 33809-7-13, Мексика отмечено ингибирование экспрессии генов устойчивости.

## ПРАКТИЧЕСКИЕ ПРЕДЛОЖЕНИЯ

В условиях ЦЧР при составлении и реализации селекционных программ следует использовать в качестве источников и доноров:

1. Созданную нами признаковую коллекцию современных источников и доноров: сортообразцы яровой мягкой пшеницы, обладающие неспецифической устойчивостью к бурой ржавчине - 21 сортообразц (34659, Бразилия; 31865, СИММУТ; 30288, Мексика; СФР 184-3-5-76, Россия и другие), 9 образцов с вертикальной устойчивостью, в том числе с генами устойчивости *Lr10*, *Lr34*, *Pm38*, *Yr18*, *Ltn1* (31776-2, СИММУТ); *Lr1* (31388, США); 31684, США; 34985, США; *Lr26*, *Pm 8*, *Yr9*, *Lr34*, *Pm38*, *Yr18*, *Ltn1* (31823, СИММУТ); *Lr34*, *Pm38*, *Yr18*, *Ltn1* (31959, СИММУТ); *Lr34*, *Pm38*, *Yr18*, *Ltn1* (32632-4, Мексика); *Lr10* (34646, Мексика); *Lr10* (34211, Бразилия).

2. 162 селекционных образца, отличающихся устойчивостью к основным грибным патогенам: 135 - к бурой ржавчине, 62 - к септориозу, 77 - к пыльной головне, 18 - к твёрдой головне. С групповой устойчивостью к бурой ржавчине и септориозу - 26 образцов (33402, Бразилия; 290965, Мексика; 33815, Мексика и другие). К бурой ржавчине и пыльной головне - 37 (31684, Грузия; 61292, Беларусь; 30774, Бразилия и другие); к септориозу и пыльной головне - 10 (32992, Мексика; 31945; 31942, Бразилия и другие); к бурой ржавчине и твёрдой головне - 5 (31353, США; 33445, СИММУТ; 31985, СИММУТ; 34985, Перу и другие); к септориозу, бурой ржавчине и пыльной головне - 18 (30579, ИКАРДА; 34211, Бразилия; 32650, Бразилия и другие); к септориозу, бурой ржавчине и твёрдой головне - 5 (32662, Мексика; 30104, Мексика; 49270, США и другие); к бурой ржавчине, пыльной и твёрдой головне - 7 (32581, СИММУТ; 31959, СИММУТ; 31574, СИММУТ; 47066, Перу; 349115, Мексика; 49441, Канада; 33333, Индия). Один образец - 32503, СИММУТ с групповой устойчивостью к септориозу, бурой ржавчине, пыльной и твёрдой головне.

3. Новый, созданный нами, исходный материал, адаптированный к зональным условиям (селекционные линии) для селекции яровой пшеницы на групповую и

комплексную устойчивость к биотическим стрессам: 43/10/, 1375/08/, 1452/08/, 1487/08/, 1887/08/, 2017/08/, 2034/08/, 2891/09/.

4. Источники и доноры устойчивости переданы в ВИР: RL-3 (*Lr19, Sr25*); RL-6; RL-27-8; RL-6-4; RL-6-8; СФР 34396-2 (*Lr10, Lr20*); СФР 193-12-8-6-1 (*Lr10, Lr19, Sr25, Lr26, Pm8, Sr31, Yr9*); СФР 135-17-20-2 (*Lr10, Lr19, Sr25, Lr20, Lr26, Pm8, Sr31, Yr9*); RL-16 (*Lr19, Sr25, Lr20*); СФР 32338-1-17-1 (*Lr19, Sr25*); СФР 33809-7-3 (*Lr19, Sr25*); СФР 135-17-16-15 (*Lr10*), Д-869(7) (*Lr9*), St.3/09-1, St.3/09-2, St.1/10, St.10/10, St.18/10-68/4, RL 1443(08), RL2034(08) (*Lr19, Sr25*), RL2198(06) (*Lr19, Sr25*), RL7917, RL8494 (*Lr19, Sr25*), RL8498a (*Lr19, Sr25*), RL 8498б (*Lr19, Sr25*). Они предлагаются для широкого экологического испытания, использования в селекции в других агроклиматических зонах РФ.

## **ПЕРСПЕКТИВЫ ДАЛЬНЕЙШЕЙ РАЗРАБОТКИ ТЕМЫ ДИССЕРТАЦИИ**

1. Продолжение работ по оценке адаптивного потенциала коллекционных и созданных гибридов и линий пшеницы, выделение наиболее устойчивых генотипов при подборе родительских пар.
2. Использование выделенных и созданных источников и доноров устойчивости к экономически значимым фитопатогенам в качестве исходного материала в селекции пшеницы на устойчивость к биотическим стрессам.
3. Расширение генетико-селекционных исследований по частной генетике признаков устойчивости к биотическим стрессорам, выявлению закономерностей наследования ценных признаков в гибридном потомстве.
4. С использованием МАС-селекции продолжить поиск и выявление генов устойчивости в исходном материале, в том числе у доноров с расонеспецифической устойчивостью.
5. Разработка селекционных программ на устойчивость к экономически значимым болезням в условиях ЦЧР для защиты посевов пшеницы от болезней.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Абеленцев, В.И. Бензимидазолы / В.И. Абеленцев, Л.С. Зишина // Защита и карантин растений. - 2004. - №3. - С. 34-35.
2. Аблова, И.Б. Селекция пшеницы на устойчивость к болезням / И.Б. Аблова [и др.] // Земледелие. - 2014. - № 3. - С. 19-22.
3. Аблова, И.Б. Селекция сортов озимой пшеницы на устойчивость к твёрдой головне: состояние и перспективы / И.Б. Аблова [и др.] // Биол. защита растений как основа экол. земледелия и фитосан. стабилизац. агроэкосистем: материалы докл. 6-й Междунар. науч.-практ. конф. (21-24 сентября 2010г.). - Краснодар, 2010. - С.627-629.
4. Азбукина, З.М. Ржавчинные грибы / З.М. Азбукина. - Владивосток: Дальнаука, 2005. - Т.5. - 616 с.
5. Алексеева, Т.П. Влияние неспецифической устойчивости сорта Безостая 1 на проявление патогенных свойств гриба *Puccinia triticina* Eriks. / Т.П. Алексеева, Л.А. Смирнова // Микология и фитопатология. - 1978. - Т. 12, вып. 4. - С. 301-305.
6. Андреев, Л.Н. Ржавчина пшеницы / Л.Н. Андреев, Ю.М. Плотникова // Цитология и физиология. - 1989. - С. 120-248.
7. Андрейченко, Л.М. Использование критерия «площадь под кривой развития болезни» для определения устойчивости пшеницы к бурой ржавчине / Л.М. Андрейченко, Л.А. Смирнова, В.И. Терехова // Сел.-хоз. биология. - 1988. - Т. 17, № 4. - С. 478-481.
8. Анисимова, А.В. Характеристика новых российских сортов мягкой пшеницы по устойчивости к бурой ржавчине и идентификация у них *Lr*-генов / А.В. Анисимова [и др.] // Технология создания и использования сортов и гибридов с групповой и комплексной устойчивостью к вредным организмам в защите растений. - СПб, 2010. - С. 139-152.
9. Анпилогова, Л.К. Источники групповой устойчивости к вредоносным заболеваниям для использования в селекции озимой пшеницы на Северном

- Кавказе / Л.К. Анпилогова [и др.] // Производство экологически безопасной продукции растениеводства. - Пушкино, 1995. - Вып. 1. - С. 139-149.
- 10.Бабаянц, Л.Г. Методы селекции и оценки устойчивости пшеницы и ячменя к болезням в странах-членах СЭВ / Л.Г. Бабаянц [и др.] - Прага: Координационный центр, 1988. - 321 с.
- 11.Бабаянц, Л.Г. Пути изучения типов устойчивости пшеницы к ржавчине / Л.Г. Бабаянц, А.Н. Слюсаренко // Сел.-хоз. биология. - 1983. - № 3. - С. 116-119.
- 12.Баженова, Н.М. О селекции мягкой яровой пшеницы на устойчивость к пыльной головне / Н.М. Баженова // Селекция и семеноводство. - 1953. - № 5. - С. 27-30.
- 13.Барановская, В.А. Видовой и патотипный состав возбудителей твёрдой головни пшеницы на Украине и эффективность *Vt-генов* / В.А. Барановская, Л.А. Дубинина, Л.Т. Бабаянц // Первая Всерос. конф. по иммунитету растений к болезням и вредителям: науч. материалы. - СПб, 2002. - С.67-68.
- 14.Батыгина, Т.Б. Хлебное зерно: атлас / Т.Б. Батыгина. - Л.: Наука, 1987. - 103с.
- 15.Бахарева, Ж.А. Генетический контроль устойчивости яровой пшеницы к пыльной головне / Ж.А. Бахарева // Проблемы селекции сел.-хоз. растений. - Новосибирск, 1983. - С. 84-90.
- 16.Бахарева, Ж.А. Устойчивость зерновых культур к головнёвым болезням в Западной Сибири: дис. ... канд. сел.-хоз. наук / Ж.А. Бахарева. - Новосибирск, 1981. - 135 с.
- 17.Белан, И.А. Иммунологическая оценка материала «КАСИБ» в условиях южной лесостепи Западной Сибири / И.А. Белан // Вестник Алтайского гос. аграр. ун-та. - 2012. - №10(96). - С. 39-43.
- 18.Беспалова, Л.А. Достижения отдела селекции и семеноводства пшеницы и тритикале к 100-летию академика П.П. Лукьяненко / Л.А. Беспалова [и др.] // Пшеница и тритикале: материалы науч.- практ. конф. «Зелёная революция П.П. Лукьяненко». - Краснодар: Сов. Кубань, 2001. - С. 13-27.

19. Беспалова, Л.А. Селекционно-иммунологические аспекты устойчивости пшеницы и тритикале к септориозу / Л.А. Беспалова, Л.М. Мохова, И.Б. Аблова, Ю.Г. Левченко // Современные проблемы иммунитета растений к вредным организмам: материалы Второй Всерос. конф. (29 сент.-2 окт. 2008 г.). - СПб, 2008. - С. 113-114.
20. Бондарцев, А.С. Шкала цветов / А.С. Бондарцев // Л.: АН СССР, 1954. - 27с.
21. Борзионова, Т.И. Видовой состав возбудителей септориоза территории Казахстана, Западной Сибири, Южного Урала и Кыргызстана / Т.И. Борзионова, М.Н. Васецкая, В.П. Судникова, Ч.А. Алипбекова // Сиб. вестн. сел.-хоз. науки. - 1991. - №3. - С. 106-108.
22. Борзионова, Т.И. О реакции сортообразцов злаковых и бобовых растений на поражение их септориозом / Т.И. Борзионова, М.Н. Васецкая. - Гвардейский: НИИСХ. - 1989. - 6 с.
23. Бударина, Н.А. Об источниках заражения озимой пшеницы бурой ржавчиной в Крыму / Н.А. Бударина // Труды Крымской г.к. сел.-хоз. опыт. ст. - Симферополь: Крымиздат, 1955. - № 1. - С. 193-196.
24. Буенков, А.Ю. Саратовская популяция пыльной головки пшеницы и доноры устойчивости к ней: автореф. дис. ... канд. сел.-хоз. наук / А.Ю. Буенков. - Саратов, 2005. - 18 с.
25. Буенков, А.Ю. Сравнительный анализ здоровых и заражённых пыльной головнёй растений яровой пшеницы по хозяйственно - полезным признакам / А.Ю. Буенков // Агро-XXI, 2013. - № 1-3. - С. 26-28.
26. Ван дер Планк, Я. Генетические и молекулярные основы патогенеза у растений / Я. Ван дер Планк. - М.: Мир, 1981. - 236 с.
27. Ван дер Планк, Я. Устойчивость растений к болезням / Я. Ван дер Планк. - М.: Колос, 1972. - 253 с.
28. Васецкая, М.Н. Виды септориозных грибов, распространённые на сортах пшеницы в СССР / М.Н. Васецкая, Г.Н. Куликова, Т.И. Борзионова // Микология и фитопатология. - 1983. - Т. 17, № 3. - С. 210-213.

- 29.Васецкая, М.Н. Методические указания по оценке устойчивости сортообразцов пшеницы к возбудителям септориоза / М.Н. Васецкая [и др.]. -М.: ВАСХНИЛ, 1987. - 24 с.
- 30.Васецкая, М.Н. Роль дикорастущих, культивируемых злаков и двудольных растений в резервации инфекции септориоза пшеницы / М.Н. Васецкая, Т.И. Борзионова // Эпифитотии сел.-хоз. культур, их прогноз и профилактика. - Кобулет, 1983.- Ч. 1. - С. 143-152.
- 31.Васецкая, М.Н. Специализация и патогенные свойства *Septoria nodorum* Berk. и *S. avenae* f. sp. triticea T. John / М.Н. Васецкая, Т.И. Борзионова. - Гвардейский: НИИСХ, 1989. - С. 5.
- 32.Васильева, Л.Н. Съедобные грибы Приморского края / Л.Н. Васильева. - Владивосток: АН СССР, 1951.- 64 с.
- 33.Веденева, М.Л. Некоторые элементы неспецифической защиты пшеницы против ржавчины / М.Л. Веденева, Т.С. Сарангина // Генетич. селекция и семеноводство. - Саратов, 1980. - С. 69-78.
- 34.Веденева, М.Л. Устойчивые сорта - надёжный способ борьбы с пыльной головнёй / М.Л. Веденева, Т.С. Маркелова // Современ. системы защиты растений от бол. и перспективы испол. достижений биотехнологий и генной инженерии.: материалы Всерос. совещ. (16-18 июля). - Голицино, 2003. - С. 41-42.
- 35.Видяпин, В.И. Экономическая география / В.И. Видяпин, М.В. Степанов. - М.: ИНФРА-М, 2002. - 666 с.
- 36.Вислобокова, Л.Н. Изучение перспективных сортов озимой пшеницы в условиях Тамбовской области / Л.Н. Вислобокова, Н.Н. Беляев, Е.А. Дубинкина / Труды Кубан. ГАУ. - 2015. - Вып.3. - С. 107-110.
- 37.Власенко, В.А. Селекційна еволюція миронівських пшениць / В.А. Власенко [и др.]; під заг. ред. В. А. Власенка. - Миронівка, 2012. - 330 с.
- 38.Волкова, Г.В. Влияние сортосмешанных посевов сортов озимой пшеницы на поражённость бурой ржавчиной / Г.В. Волкова, О.Ф. Ваганова, Т.А. Долбилова // Защита зерновых культур от болезней, вредителей, сорняков:

- достижения и проблемы.: материалы Междунар. науч.-практ. конф. с элементами научной школы для молодых учёных, аспирантов и студентов (5-9 декаб. 2016 г.). - Большие Вязёмы, 2016. - С 325-329.
39. Волкова, Г.В. Изучение и использование генетического потенциала устойчивости пшеницы к грибным заболеваниям / Г.В. Волкова // Защита и карантин растений. - 2010. - № 9. - С. 13-17.
40. Волкова, Г.В. Научно обоснованные принципы создания и использования устойчивых к вредоносным болезням сортов пшеницы для стабилизации фитосанитарного состояния агроценозов на юге России / Г.В. Волкова // Научный журнал КубГАУ. - 2013. - № 91 (07). - С. 964-985.
41. Волкова, Г.В. Поиск источников устойчивости к эпифитотийно опасным болезням пшеницы на Северном Кавказе / Г.В. Волкова [и др.] // Генетические ресурсы культурных растений в XX веке: тез. докл. II-й Вавиловской Междунар. конф. (26-30 ноября 2007 г.). - СПб, 2007. - С. 54-56.
42. Волкова, Г.В. Структура и изменчивость популяций возбудителя бурой и жёлтой ржавчины пшеницы на Северном Кавказе и обследование приёмов управления внутрипопуляционными процессами: автореф. дис. ... д-ра биол. наук: 06.01.11 / Г.В. Волкова. - СПб, 2006. - 39 с.
43. Волкова, Г.В. Эволюционный потенциал возбудителей болезней пшеницы, распространённых на юге России / Г.В. Волкова // Фитосанитарная оптимизация агроэкосистем: материалы Третьего Всерос. съезда по защ. раст. (16 дек. 2013 г.). - СПб, 2013.- Т.1.- С. 384-386.
44. Волощук, А.П. Поражённость пшеницы озимой болезнями в зависимости от сроков сева и сортовых особенностей в условиях Западной Лесостепи Украины / А.П. Волощук, И.С. Волощук, Г.Я. Биловус, В.В. Глыва // Защита растений: сб. науч. тр. - Минск, 2014. - № 38. - С. 64-68.
45. Воронкова, А.А. Генетико-иммунологические основы селекции пшеницы на устойчивость к ржавчине / А.А. Воронкова. - М.: Колос, 1980. - 70 с.

46. Вотсон, И.А. Государственная программа борьбы с ржавчиной пшеницы в Австралии / И.А. Вотсон // Вестник сел.-хоз. науки. - 1977. - № 6. - С. 123-133.
47. Вьюшков, А.А. Пути использования доноров в селекции яровой мягкой пшеницы на устойчивость к болезням / А.А. Вьюшков, В.В. Сюков, С.Е. Поротькин, С.Н. Шевченко // Аграрная наука - производству: тез. докл. науч.-практ. конф., посвящ. 90-летию Самарского НИИСХ. - Безенчук, 1993. - С. 63-64.
48. Вьюшков, А.А. Селекция яровой мягкой и твёрдой пшеницы в Среднем Поволжье: дис. .... д-ра сел.-хоз. наук / А.А. Вьюшков. - Безенчук, 1998. - 66с.
49. Вьюшков, А.А. Эффективные доноры устойчивости к основным болезням и вредителям, лимитирующим урожай зерна яровой пшеницы в условиях орошения / А.А. Вьюшков [и др.] // Деп. рукопись 73 ВС-92 Л Деп. - Безенчук, 1989. - 75 с.
50. Галкин, А.Н. Устойчивость к пыльной головне гибридов и сортов яровой пшеницы и надёжность оценки к этой болезни в тепличных условиях / А.Н. Галкин // Материалы науч.-метод. конф. по итогам работы сел.-хоз. опыт. учреждений Поволжья. - Саратов, 1972. - С. 187-189.
51. Гасич, Е.Л. Указатель латинских названий возбудителей болезней растений / Е.Л. Гасич, М.В. Жукова // Болезни культурных растений. - СПб, 2005. - С.275-285.
52. Гвоздева, М.С. Об актуальности биологической защиты озимой пшеницы от возбудителей болезней в Краснодарском крае / М.С. Гвоздева, Г.В. Волкова // Науч. обеспечение агропромышленного комплекса.: сб. статей по материалам IX Всерос. конф. молодых учёных. - 2016. - С. 193-195.
53. Германцев, Л.А. Влияние температуры воздуха на продуктивность яровой пшеницы в зоне каштановых почв Поволжья / Л.А. Германцев, В.А. Крупнов // Вестник Россельхозакадемии. - 2001. - № 2. - С. 33-35.

- 54.Гешеле, Э.Э. Методическое руководство по фитопатологической оценке зерновых культур / Э.Э. Гешеле. - Одесса, 1971. - 180 с.
- 55.Гешле, Э.Э. Изучение полевой устойчивости зерновых культур к ржавчине / Э.Э. Гешеле // Ржавчина хлебных злаков. - М., 1975. - С. 137-147.
- 56.Гешле, Э.Э. Основы фитопатологической оценки в селекции растений / Э.Э. Гешеле. - М.: Колос, 1978. - 206 с.
- 57.Гешле, Э.Э. Роль устиц в ограничении развития бурой ржавчины на некоторых сортах яровой пшеницы / Э.Э. Гешеле, Т.С. Сарангина. - Одесса: Всес. селекц. генетич. ин-т, 1979. - № 33. - С. 59-61.
- 58.Глушкова, В.Г. Введение в экономическую географию и региональную экономику России: учеб. пособие для студ. высш. учеб. заведений / под общ. ред. проф. В.Г. Глушковой, доц. А.А. Винокурова. - в 2 ч. - М.: Изд-во ВЛАДОС-ПРЕСС, 2003. - Ч. 1. - 432 с.
- 59.Голощاپов, А.П. Нанотехнологии в защите яровой пшеницы от пыльной головни в Курганской области / А.П. Голощاپов // Методы исследования в защите растений, генетике, селекции и первичном семеноводстве.: сб. науч. трудов школы. - Курган, 2011. - Т.1, гл. 3. - С.47-74.
- 60.Гончарова, Р.Х. Наследование у сортов пшеницы устойчивости к возбудителю бурой ржавчины / Р.Х. Гончарова, Л.К. Анпилогова // Биологические науки. - 1992. - № 1. - С. 105-112.
- 61.Горленко, М.В. Болезни растений и внешняя среда / М.В. Горленко. - М.: Изд-во Моск. о-ва испытателей природы, 1951. - 119 с.
- 62.Горленко, М.В. Сельскохозяйственная фитопатология / М.В. Горленко. - М.: Высшая школа, 1968. - 169 с.
- 63.Гриченко, С.Г. Изучение частичной устойчивости пшеницы к бурой ржавчине методом иммуноферментного анализа / С.Г. Гриченко, Л.В. Микитюк, А.М. Умнов, Д.И. Чкаников // Докл. ВАСХНИЛ. - 1989. - № 9. - С. 5-7.
- 64.Груздев, И.В. Оценка устойчивости образцов коллекции яровой тритикале к бурой ржавчине / И.В. Груздев, Л.Г. Тырышкин, А.А. Соловьёв // Защита

- зерновых культур от болезней, вредителей, сорняков: достижения и проблемы: материалы Междунар. науч.-практ. конф. с элементами научной школы для молодых учёных, аспирантов и студентов (5-9 декабря 2016 г.). - Большие Вязёмы, 2016. - С. 258-262.
65. Гультияева, Е.И. Вирулентность и структура популяций *Puccinia triticina* в Российской Федерации в 2007 году / Е.И. Гультияева, О.А. Баранова, А.П. Дмитриев // Вестник защиты растений. - 2009. - №4. - С.33-38.
66. Гультияева, Е.И. Генетическая дифференциация *Puccinia triticina* Erikss на территории России / Е.И. Гультияева [и др.] // Генетика. - 2017. - Т.53, №9. - С. 1053-1060.
67. Гультияева, Е.И. Идентификация генов устойчивости к бурой ржавчине у сортов пшеницы с использованием молекулярных маркёров / Е.И. Гультияева, Г.В. Волкова // Вестник защиты растений. - 2009. - №3. - С. 32-36.
68. Гультияева, Е.И. Методы идентификации генов устойчивости пшеницы к бурой ржавчине с использованием ДНК-маркёров и характеристика эффективности *Lr-генов* / Е.И. Гультияева. - СПб, 2012. - 72с.
69. Гультияева, Е.И. Молекулярная идентификация генов устойчивости к бурой ржавчине у сортов мягкой пшеницы районированных в Российской Федерации / Е.И. Гультияева, Г.В. Стойко, Н.В. Алпатьева, О.А. Баранова // Современные проблемы иммунитета растений к вредным организмам: материалы Второй Всерос. конф. (29 сентября - 2 октября 2008 г.).- СПб, 2008. - С.122-124.
70. Гультияева, Е.И. Молекулярно-генетический скрининг новых российских сортов мягкой пшеницы по устойчивости к бурой ржавчине / Е.И. Гультияева, А.С. Садовая, Е.Л. Шайдаюк // Вестник защиты растений. - 2014. - №1. - С.26-29.
71. Гультияева, Е.И. Молекулярные подходы в идентификации генов устойчивости к бурой ржавчине у российских сортов пшеницы/ Е.И. Гультияева [и др.] // Доклады РАСХН. - 2009. - №5. - С. 23-26.

72. Гультяева, Е.И. Молекулярные подходы в реализации стратегии районирования устойчивых к болезням сортов пшеницы / Е.И. Гультяева // Зерно и хлеб России: материалы IV-го Междунар. конгресса (11-13 ноября, 2008 г.). - СПб, 2008. - С. 56-56.
73. Гультяева, Е.И. Селекция мягкой пшеницы на устойчивость к бурой ржавчине в России / Е.И. Гультяева, А.С. Садовая // Защита и карантин растений. - 2014.- №10.- С. 24-25.
74. Гультяева, Е.И. Селекция пшеницы на устойчивость к бурой ржавчине / Е.И. Гультяева // Современные проблемы иммунитета растений к вредным организмам. - СПб, 2012. - С.208-212.
75. Гультяева, Е.И. Современное состояние исследований возбудителя бурой ржавчины пшеницы в лаборатории микологии и фитопатологии ВИЗР / Е.И. Гультяева // Проблемы микологии и фитопатологии в XXI веке: материалы Междунар. науч. конф., посвящ. 150-ию со дня рожд. проф. А.А. Ячевского.- СПб, 2013. - С. 67-70.
76. Гультяева, Е.И. Устойчивость к возбудителю бурой ржавчины сортов пшеницы, испытываемых на госсортучастках северо-запада РФ / Е.И. Гультяева, Н.В. Алпатьева // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции.- СПб, 2011. - Т.168. - С. 95-106.
77. Гультяева, Е.И. Характеристика новых российских сортов мягкой пшеницы по устойчивости к возбудителю листовой ржавчины / Е.И. Гультяева, Т.Е. Безгалова, Е.Д. Рахманова, О.А. Баранова // Современные иммунологические исследования и их роль в создании новых сортов и интенсификация растениеводства: материалы Всерос. науч.-производ. конф. (18 ноября, 2009 г.). - Большие Вязёмы, 2009. - С. 62-68.
78. Гультяева, Е.И. Характеристика новых российских сортов пшеницы, рекомендуемых к выращиванию в РФ, по устойчивости к возбудителю бурой ржавчины / Е.И. Гультяева, Е.Л. Шайдаюк, А.А. Долбиева, А.С. Садовая // Зерно и хлеб России: материалы IV-го Междунар. конгресса (11-13 ноября, 2008 г.). - СПб, 2008. - С. 391-393.

79. Гуляева, Е.И. Характеристика устойчивости к бурой ржавчине сортов пшеницы, выращиваемых в России / Е.И. Гуляева, Н.В. Алпатьева, Э.А. Власова, О.Э. Климентьева // Вестник защиты растений. - 2007. - №6. - С. 119-130.
80. Гуляев, Г.В. Селекция и семеноводство полевых культур: учебник для высших сел.-хоз. учеб. заведений / Г.В. Гуляев, Ю.Л. Гужов. - М.: Колос, 1972. - 440 с.
81. Гутнер, Л.С. Головнёвые грибы (по материалам А.А. Ячевского). - М.- Л.: ОГИЗ Сельхоз - гиз, 1941. - 383 с.
82. Демидова, З. Наблюдение над видами *Septoria* на злаках / З. Демидова // Материалы по микол. и фитопат. - 1926. - Т.5, вып. 2. - С. 133-157.
83. Деревянкин, А.И. О специализации возбудителей септориоза пшеницы / А.И. Деревянкин // Микология и фитопатология. - 1969. - Т.3, вып. 3. - С.256-258.
84. Дёрова, Т.Г. Распространение септориозных пятнистостей в Ростовской области / Т.Г. Дёрова, Н.В. Шишкин, Е.В. Жукова // Защита и карантин растений. - 2015. - №4. - С.29-30.
85. Ишкова, Т.И. Диагностика основных грибных болезней хлебных злаков / Т.И. Ишкова [и др.]. - СПб, 2002. - 76 с.
86. Дорохов, Д.Б. Быстрая и экономичная технология RAPD анализа растительных геномов / Д.Б. Дорохов, Э. Клоке // Генетика. - 1997. - Т. 33, № 4. - С. 443-445.
87. Дружин, А.Е. Пшеница и пыльная головня / А.Е. Дружин, В.А. Крупнов. - Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 2008. - 164 с.
88. Дружинин, А.Е. Расовая дифференциация *Ustilago tritici* (Pers). Rostr. в Саратовской области с использованием канадских и советских сортов-дифференциаторов // А.Е. Дружин // Аграрный вестник Юго-Востока. - 2009.- №2 (2).- С. 18-22.
89. Дымина, Е.В. От чего зависит развитие септориоза пшеницы / Е.В. Дымина // Защита и карантин растений. - 1997. - №12. - С.12.

90. Дьяков, Ю.Г. Программы создания сортов, длительно сохраняющих устойчивость / Ю.Г. Дьяков, И.Г. Одинцова // Генетические основы селекции растений на иммунитет. - М., 1973. - С. 181-204.
91. Евсеев, В.В. Гипотетическая аналоговая модель «оперона» при описании взаимодействия в патосистеме «*Septoria nodorum* - *Triticum aestivum*» / В.В. Евсеев, А.П. Голощапов // Современные проблемы иммунитета растений к вредным организмам: тез. докл. IV Междунар. конф. (11-13 октября 2016 г.). - СПб, 2016. - С. 25.
92. Евсеев, В.В. Септориоз пшеницы в Зауралье. Монография / В.В. Евсеев. - Саарбрюкке. Изд-во Paimarium Acad, 2015. - 130 с.
93. Евсеев, В.В. Септориозная пятнистость листьев зерновых культур в Зауралье / В.В. Евсеев // XII Зырянские чтения: материалы Всерос. науч.-практ. конф. - Курган, 2014. - С. 207-208.
94. Евсеев, В.В. Эпифитная микрофлора зерновых агроэкосистем // В.В. Евсеев. - Курган: ДАММИ, 2006. – 120 с.
95. Екимова, В.Б. Оценка заражённости фитопатогенными грибами зерновых культур в лесостепной зоне Украины / В.Б. Екимова, О.А. Дрегваль, А.И. Винников // Біологічний вісник Мелітопольського державного педагогічного університету ім. Богдана Хмельницького. - 2014.- Т. 4, № 3 (12).- С. 85-97.
96. Еюбов, Б.Б.О. Общая характеристика микромицетов, вызывающих болезни сельскохозяйственных культур, возделываемых в условиях Азербайджана / Б.Б.О. Еюбов, Н.Ш.Г. Гаджиева, Ф.Х.К. Гахраманова, А.А.К. Меджнунова // Вестник Московского гос. областного ун-та. Серия: Естественные науки. - 2011. - № 2. - С. 106-108.
97. Жук, Е.И. Основные источники и способы сохранения инфекции возбудителей септориоза яровой пшеницы / Е.И. Жук // Защита растений: сб. науч. тр. - Минск, 2010. - №34. - С.123-129.
98. Жук, Е.И. Распространённость и вредоносность септориоза колоса в посевах яровой пшеницы в условиях республики Беларусь / Е.И. Жук, А.Г.

- Жуковский // Интегрированная защита раст.: стратегия и тактика. - Минск, 2011. - С.682-685.
99. Зазимко, М.И. Патогенный комплекс на озимой пшенице / М.И. Зазимко, Э.И. Монастырская, В.С. Горьковенко // Защита и карантин растений. - 2003. - № 4. - С. 18-20.
100. Зверовская, Т.С. Источники устойчивости яровой твёрдой пшеницы к головнёвым заболеваниям в Омской области / Т.С. Зверовская, Л.В. Мешкова // Идеи Н.И. Вавилова в современном мире.: тез. докл. III Вавиловской Междунар. конф. (9 нояб. 2012 г.). - СПб, 2012. - С.90-91.
101. Зеленева, Ю.В. Genotypic composition of *Puccinia recondite* Rob. ex . Desm. f. sp. *tritici* population in the central black-earth region // Ю.В. Зеленева, В.В. Плахотник, В.П. Судникова // Междунар. науч.-практ. конф. Наука: прошлое, настоящее, будущее (20 мая 2015 г.). - Уфа, 2015А. - Ч. 2. - С. 22-25.
102. Зеленева, Ю.В. Влияние сорта на отбор патогенных изолятов возбудителя болезней пшеницы *Septoria tritici* Rob. et. Desm. в условиях ЦЧР / Ю.В. Зеленева, В.П. Судникова, В.В. Плахотник // Междунар. науч.-метод. конф. «Современные проблемы эволюционной биологии» (к 200-летию со дня рождения Ч. Дарвина и 150-летию выхода в свет «Происхождения видов»). - Брянск, 2009. - С. 30-32.
103. Зеленева, Ю.В. Возбудители листовых пятнистостей пшеницы на территории ЦЧР / Ю.В. Зеленева, В.П. Судникова // Биологическая защита растений - основа стабилизации агроэкосистем: материалы Междунар. науч.-практ. конф. (20-22 сентября 2016 г.). - Краснодар, 2016. - Вып 9. - С. 42-45.
104. Зеленева, Ю.В. Идентификация *Lr-генов* в селекционных линиях яровой мягкой пшеницы, устойчивых к возбудителю бурой ржавчины в условиях ЦЧР / Ю.В. Зеленева, В.В. Плахотник, В.П. Судникова // Зерновое хозяйство России. - 2017. - №3(51). - С.19-24.

105. Зеленева, Ю.В. Идентификация *Lr-генов* у образцов мягкой пшеницы, устойчивых к возбудителю бурой ржавчины в условиях ЦЧР, с использованием ДНК-маркёров / Ю.В. Зеленева, Е.И. Гультяева, В.В. Плахотник // Вестник защиты растений. - 2013. - №3. - С. 34-39.
106. Зеленева, Ю.В. Иммунологическое обоснование селекции пшеницы на устойчивость к возбудителю *Septoria tritici* Rob. et. Desm. в условиях ЦЧР: автореф. дис. ... канд. сел.-хоз. наук: 06.01.05 / Ю.В.Зеленева. - Мичуринск-научоград РФ, 2008. - 20с.
107. Зеленева, Ю.В. К вопросу селекции сортов яровой пшеницы устойчивых к возбудителю *Septoria tritici* Rob et Desm в условиях ЦЧР / Ю.В. Зеленева, В.П. Судникова, В.В. Плахотник // Аграрный вестник Юго-Востока. - 2010. - № 1(4) - С.29-31.
108. Зеленева, Ю.В. Морфологические и культуральные свойства возбудителя *Septoria tritici* Rob. et. Desm., выделенные с сорта озимой пшеницы Московская 39 / Ю.В. Зеленева // Проблемы биологии, экологии и образования: история и современность: материалы Междунар. науч. конф. (22-24 мая 2006г.). - СПб, 2006. - С. 561-562.
109. Зеленева, Ю.В. Наследование признака устойчивости к возбудителю *Septoria tritici* Rob. et. Desm. у сортов яровой пшеницы / Ю.В. Зеленева, В.П. Судникова // Современные проблемы иммунитета растений к вредным организмам: материалы Второй Всерос. конф. (29 сентября-2 октября 2008г.). - СПб, 2008. - С. 136-137.
110. Зеленева, Ю.В. Новый исходный материал для селекции яровой мягкой пшеницы / Ю.В. Зеленева, В.В. Плахотник, В.П. Судникова // Селекция сельскохозяйственных растений на устойчивость к абиотическим и биотическим стрессорам: материалы Междунар. науч.-практ. конф. (19-21 июля 2016 г.). - Омск: ЛИТЕРА, 2016. - С. 64-68.
111. Зеленева, Ю.В. Патогенный комплекс семенной инфекции на сортах пшеницы Тамбовской области / Ю.В. Зеленева, А.А. Кашковский // Наука

- XXI века: материалы 15-й Междунар. Пущинской школы-конференции молодых ученых. - Москва - Пущино, 2011. - С. 366-367.
112. Зеленева, Ю.В. Создание источников устойчивости яровой пшеницы к опасным болезням и вредителям в условиях Центрального Черноземья / Ю.В. Зеленева, В.В. Плахотник, В.П. Судникова, Ю.М. Денисова // Труды ун-та им. В.И. Вернадского. - 2015Б. - №3. - С. 20-27.
113. Зеленева, Ю.В. Структура популяции *Septoria tritici* в Центральном Черноземье / Ю.В. Зеленева, В.П. Судникова // Агро-XXI, 2012. - №4-6. - С.14-16.
114. Зеленева, Ю.В. Устойчивость районированных сортов пшеницы к эпифитотийно опасным болезням / Ю.В. Зеленева, В.П. Судникова, В.В. Плахотник // Вестник Тамбовского ун-та. Серия: Естественные и технические науки. - Тамбов, 2017. - Т.22, вып.2. - С.404-410.
115. Зеленева, Ю.В. Факторы, влияющие на структуру популяций септориальных грибов пшеницы / Ю.В. Зеленева, В.П. Судникова, В.В. Плахотник // Биологическая защита растений - основа стабилизации агроэкосистем: материалы 8-й Международ. науч.-практ. конф. (16-18 сентября 2014 г.). - Краснодар, 2014. - Вып.8. - С. 352-354.
116. Иванова, М.М. Уточнение биологии гриба *Ustilago tritici* (Pers.) Jens. и обоснование мер борьбы с ним: автореф. дис. ... канд. сел.-хоз. наук / М.М. Иванова. - Л.: ВИЗР, 1965. - 22 с.
117. Ильюк, А.Г. Вредоносность септориоза колоса озимой пшеницы / А.Г. Ильюк // Интегрированная защита раст.: стратегия и тактика. - Минск, 2011. - С.699-700.
118. Информационный бюллетень по международным вопросам в области карантина растений. - 2016. - №10. - 73 с.
119. Калашников, К.Я. Агротехника в борьбе с головнёй / К.Я. Калашников // Зерновые и масличные культуры. - 1971. - №9. - С. 19-20.
120. Калашников, К.Я. Скрытые потери урожая зерна от головни / К.Я. Калашников // Вестник сел.-хоз. науки. - 1959. - № 12. - С. 109-112.

121. Каратыгин, И.В. Возбудители головни зерновых культур / И.В. Каратыгин. - Л.: Наука, 1986. - 108 с.
122. Каратыгин, И.В. Головнёвые грибы: Онтогенез и филогенез / И.В. Каратыгин. - Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1981. - 213с.
123. Карпук, В.В. Структурно-функциональные механизмы патогенеза злаков при грибной инфекции / В.В. Карпук // Купревичские чтения VI. Проблемы экспериментальной ботаники. - Минск, 2007. - С. 55-108.
124. Каталог сортов сельскохозяйственных культур, допущенных к использованию в Центрально-Чернозёмном регионе и по Тамбовской области в 2018 году / Управление сельского хозяйства Тамбовской области: Инспектура по Тамбовской области - филиал ФГУ «Госсорткомиссия РФ по испытанию и охране селекционных достижений». - Тамбов, 2018. - 102 с.
125. Коваленко, Е.Д. Оценка устойчивости образцов яровой мягкой пшеницы к возбудителям наиболее опасных болезней / Е.Д. Коваленко, М.И. Киселева, А.А. Щербик, Х. Боккельман // Юбилейный сборник трудов «50 лет на страже продовольственной безопасности страны». - Большие Вязёмы, 2008. - С.281-288.
126. Коваленко, С.Н. Изучение септориоза ячменя на Украине / С.Н. Коваленко // Защита сел.-хоз. культур от вредителей и болезней. - 1986. - С. 25-29.
127. Койшибаев, М. Болезни зерновых культур / М. Койшибаев. - Алматы, 2002. - С. 257-278.
128. Койшибаев, М. Динамика болезней зерновых культур с листостебельной инфекцией в различных агроландшафтных зонах / М. Койшибаев [и др.] // Стратегия земледелия и растениеводства на рубеже XXI века. - Алматы, 1999. - С. 108-110.
129. Койшибаев, М. Защита зерновых культур от наиболее опасных болезней (рекомендации) / М. Койшибаев. - Алма-Ата: Кайнар, 1988. - С. 49-51.

130. Койшибаев, М. Интегрированная защита зерновых культур от основных болезней в Казахстане / М. Койшибаев [и др.] // Проблемы микологии и фитопатологии в XXI веке: материалы Междунар. науч. конф., посвящ. 150-ию со дня рожд. проф. А.А. Ячевского. - СПб, 2013. - С. 155-157.
131. Койшибаев, М. Роль семян в передаче инфекции болезней пшеницы / М. Койшибаев, Э.Т. Исмаилова // Вестник сел.-хоз. науки Казахстана. - 1989. - №10. - С. 40-44.
132. Колесников, Л.Е. Агробиологические особенности устойчивости пшеницы к возбудителю бурой ржавчины в условиях северо-западного региона РФ / Л.Е. Колесников, Е.В. Зуев, Ю.Р. Колесникова // Доклады РАСХН. - 2011.- №5. - С. 23-27.
133. Колесников, Л.Е. Развитие септориоза на коллекционных образцах мягкой пшеницы / Л.Е. Колесников, Э.А. Власова, А.А. Виноградов // Сельскохозяйственная биология. - 2009. - №6. - С.90-93.
134. Коломиец, Т.М. Изучение различных генетических коллекций пшеницы на устойчивость к септориозу / Т.М. Коломиец, Л.Ф. Панкратова, О.О. Скатенок // Биологическая защита растений - основа стабилизации агроэкосистем: материалы 8-й Международ. науч.-практ. конф. (16-18 сентября 2014 г.). - Краснодар, 2014. - Вып.8. - С. 363-366.
135. Коломиец, Т.М. Отбор исходного материала для создания сортов пшеницы с длительной устойчивостью к септориозу / Т.М. Коломиец, Е.В. Пахолкова, Л.П. Дубовая. - М.: ПЕЧАТНЫЙ ГОРОД, 2017. - 56 с.
136. Коломиец, Т.М. Отбор сортов пшеницы из Мировой коллекции ВИР с групповой устойчивостью к наиболее опасным грибным патогенам. / Т.М. Коломиец, М.И. Киселёва, Л.Ф. Панкратова // Современные проблемы иммунитета растений к вредным организмам: тез. докл.IV-й Междунар. конф. ( 11-13 октября 2016 г.). - СПб: ФГБНУ ВИЗР, 2016. - С. 69.

137. Коновалов, Н.Д. Динамика изменения погоды за 1991-2000 гг. на территории Тамбовской области (ЦЧЗ) и урожайность полевых культур / Н.Д. Коновалов. - Жемчужный, 2000. - 61 с.
138. Коновалов, Ю.Б. Практикум по селекции и семеноводству полевых культур / Ю.Б. Коновалов [и др.]. - М., 1987. - 337 с.
139. Кочоров, А.С. Динамика и прогноз развития септориоза пшеницы на востоке Казахстана / А.С. Кочоров, А.О. Сагитов, А.Т. Аубакирова // Защита и карантин растений. - 2013. - №9. - С. 44-45.
140. Кочоров, А.С. Поражённость посевов пшеницы септориозом в условиях Восточного Казахстана / А.С. Кочоров // Защита растений и эколог. устойч. агробиоцен.: материалы Междунар. науч. конф., посвящ. 100-ю со дня рожд. проф. Ж.Т. Джиембаева. - Алматы, 2014. - С.159-164.
141. Кочоров, А.С. Распространение ржавчинных болезней пшеницы в Казахстане / А.С. Кочоров, А.О. Сагитов, А.Т. Аубакирова, Ж.Д. Алишеров // Проблемы микологии и фитопатологии в XXI веке: материалы Междунар. науч. конф., посвящ. 150-ю со дня рожд. проф. А.А. Ячевского.- СПб, 2013. - С. 163-165.
142. Кочоров, А.С. Ржавчина и септориоз - особо опасные болезни пшеницы в Казахстане / А.С. Кочоров, А.О. Сагитов, Н.Ж. Султанова, З. Амангелдиқызы // Защита зерновых культур от болезней, вредителей, сорняков: достижения и проблемы: материалы Междунар. науч.-практ. конф. с элементами научной школы для молодых учёных, аспирантов и студентов ( 05-09 декабря 2016 г.). - Большие Вязёмы, 2016. - С 100-106.
143. Кочоров, А.С. Фитосанитарный контроль посевов пшеницы и ячменя в условиях Восточного Казахстана / А.С. Кочоров // Инновац. эколог. безоп. технологии защиты растений: материалы Междунар. науч. конф. (24-25 сентября 2015 г.). - Алматы, 2015. - С.360-364.
144. Красавина, Е.А. Головня: опасная тенденция сохранения / Е.А. Красавина // Защита и карантин растений. - 1999. - № 4. - С. 10-11.

145. Кремнева, О.Ю. Идентификация генов устойчивости к возбудителям ржавчины в сортообразцах пшеницы с применением ДНК - технологий / О.Ю. Кремнева [и др.] // Биотехнология: состояние и перспективы развития: материалы VIII Московского Междунар. конгресса. - М., 2015.- С. 37-38.
146. Кривченко, А.И. Головнёвые болезни зерновых культур / А.И. Кривченко, А.П. Хохлова // Изучение генетических ресурсов зерновых культур по устойчивости к вредным организмам (методическое пособие). - М., 2008. - С. 32-85.
147. Кривченко, В.И. Генетический анализ устойчивости яровой пшеницы к пыльной головне / В.И. Кривченко, Ж.А. Бахарева // Генетика. - 1984. - Т. 20, № 8. - С. 1337-1343.
148. Кривченко, В.И. Изучение и характеристика рас пыльной головни пшеницы и их распространение / В.И. Кривченко, Д.В. Мягкова, А.П. Шестакова // Труды V-го Всесоюз. совещ. по иммунитету растений. - Киев, 1969. - Вып. 2. - С. 51-55.
149. Кривченко, В.И. Устойчивость зерновых колосовых к возбудителям головнёвых болезней / В.И. Кривченко. - М.: Колос, 1984. - 304 с.
150. Крупенько, Н.А. Динамика лёта спор гриба *Zygoseptoria tritici* - возбудителя септориоза листьев - в посевах озимой пшеницы в условиях республики Беларусь / Н.А. Крупенько // Защита зерновых культур от болезней, вредителей, сорняков: достижения и проблемы: материалы Междунар. науч.-практ. конф. с элементами научной школы для молодых учёных, аспирантов и студентов ( 05-09 декабря 2016 г.). - Большие Вязёмы, 2016. - С 186-190.
151. Крупнов, В.А. Пшеница и пыльная головня / В.А. Крупнов, А.Е. Дружинин. - Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 2008. - 160 с.
152. Крупнов, В.А. Пыльная головня пшеницы / В.А. Крупнов, А.Е. Дружинин; науч.-исслед. ин-т сел.-хоз. Юго-Востока. - Саратов, 2002. - 162 с.

153. Кутафьева, Н.П. Морфология грибов. - 2 изд. - Красноярск, 2003. - 215 с.
154. Кчржин, Х. Горизонтальная устойчивость зерновых культур против болезней - достижения и перспективы / Х. Кчржин // Сельскохозяйственная наука. - 1982. - Т. 20, № 2. - С. 64-70.
155. Лавринова, В.А. Фунгициды на яровой пшенице / В.А. Лавринова, И.М. Евсеева // Зерновое хозяйство России. - 2015.- № 1.- С. 65-68.
156. Лапочкина, И.Ф. Линии мягкой пшеницы с генетическим материалом *Aegilops spp* / И.Ф. Лапочкина [и др.] // Генетика - 1996. - Т. 32, № 12. - С. 1651-1656.
157. Лаптиев, А.Б. Защита полевых культур на Юго-Востоке Центрального Черноземья / А.Б. Лаптиев, А.М. Шпанев, Н.Р. Гончаров // Защита и карантин растений. - 2014.- № 4.- С. 55-61.
158. Лаптиев, А.Б. Создание исходного материала для селекции зерновых и зернобобовых культур с использованием искусственных инфекционных и провокационных фонов: метод. и практ. руководство / А.Б. Лаптиев [и др.] - СПб: Каменная Степь, 2006. - С. 36.
159. Ларин, И.В. Кормовые растения сенокосов и пастбищ СССР / И.В. Ларин. -М.- Л., 1950. - 688 с.
160. Лебедев, В.Б. Расчёт возможных потерь яровой пшеницы от бурой ржавчины / В.Б. Лебедев, А.Н. Васильев, Е.В. Якубова // Доклады ВАСХНИЛ. - 1994. - Т. 1. - С. 14-16.
161. Лебедев, В.Б. Ржавчина пшеницы в Нижнем Поволжье / В.Б. Лебедев // Саратовский гос. аграрный ун-т., 1998. - С. 25-33.
162. Лебедева, Л.Н. Септориоз яровой пшеницы в Новосибирской области и меры б-бы с ним: автореф дис. ... канд. биол. наук. - Харьков, 1964. - 26 с.
163. Левитин, М.М. Изменения климата и его последствия для болезней растений, экологической и продовольственной безопасности России / М.М. Левитин // Современная микология в России: материалы III-его Междунар. микол. форума(14-15 апреля). - Москва, 2015.- С. 223-224.

164. Левитин, М.М. Климатические аномалии, способствующие возникновению эпидемий / М.М. Левитин // Эпидемии болезней растений: мониторинг, прогноз, контроль: материалы Междунар. конф. (13 - 17 ноября 2017 г.). - Большие Вязёмы, 2017. - С. 18-30.
165. Левитин, М.М. Микроорганизмы в условиях глобального изменения климата / М.М. Левитин // Сельскохозяйственная биология. - 2015. - Т. 50, №5. - С. 651-647.
166. Левитин, М.М. Распространение болезней растений в условиях глобального изменения климата / М.М. Левитин // Сельскохозяйственные науки и агропромышленный комплекс на рубеже веков. - 2016. - № 13. - С. 97-101.
167. Левченко, Ю.Г. Биологические особенности новых доноров устойчивости к возбудителям твёрдой головни пшеницы / Ю.Г. Левченко, И.Б. Аблова // Научное обеспечение агропромышленного комплекса: сб. статей по материалам IX Всерос. конф. молодых учёных. - 2016. - С. 660-661.
168. Левченко, Ю.Г. Связь устойчивости пшеницы к возбудителям твёрдой головни (*Tilletia* spp.) с высотой растений и скороспелостью / Ю.Г. Левченко, И.Б. Аблова, А.П. Бойко // Агротехн. метод. защиты растений от вредных организмов.: материалы 5 Международ. науч.-практ. конф. (13-17 июня 2011 г.). - Краснодар, 2011. - С.93-96.
169. Лесовой, М.П. Методические подходы к изучению генетических основ устойчивости пшеницы к бурой ржавчине / М.П. Лесовой, В.К. Пантелеев // Иммуниет сельскохозяйственных растений к болезням. - М.: Колос, 1975. - С. 274-280.
170. Лесовой, М.Т. Существует ли горизонтальная устойчивость в пределах категории активного физиологического иммунитета / М.Т. Лесовой, В.К. Пантелеев, Л.Н. Шелехова // Микология и фитопатология. - 1988. - Т. 22, № 1. - С. 84-91.

171. Лукашина, С.Г. Пращённость различных сортов озимой пшеницы в зависимости от степени заспорённости семян телиоспорами твёрдой головни / С.Г. Лукашина // Современные системы защиты растений от болезней и перспек. использ. достиж. биотехнол. и генной инженерии: материалы Всерос. совещ. (6-18 июля 2003 г.). - Голицено, 2003. - С. 64-66.
172. Лукьянова, Л.Г. Прогноз на 2005 год появления, распространения вредителей болезней и сорных растений в посевах сельскохозяйственных культур и меры борьбы с ними / Л.Г. Лукьянова [и др.]; МСХ РФ, Нижегородская СТАЗР. - Нижний Новгород, 2005. - 119 с.
173. Лупей, А.Ю. Эффекты интрогрессии чужеродного плазмона на взаимодействие мягкой пшеницы и возбудителя септориоза (*Septoria nodorum* Berk.): автореф. дис. ... канд. биол. наук / А.Ю. Лупей.- Минск, 1998. - 24 С.
174. Маилова, Т.Б. Данные по изучению рода *Septoria* sp. на территории Южного склона Большого Кавказа / Т.Б. Маилова // Вестник Московского государственного областного университета. Серия: Естественные науки, 2013.- № 3.- С. 31-33.
175. Макаров, А.А. Методы полевой и лабораторной оценки неспецифической устойчивости растений к болезням. Типы устойчивости растений к болезням / А.А. Макаров, Е.Д. Коваленко, Д.А. Соломатин, Н.М. Маторина // Материалы научного семинара. РАСХН, ВИЗР, Инновационный центр защиты растений.- СПб, 2003. - С.17-24.
176. Максимов, И.В. Морфологически различающиеся патотипы *Tilletia caries* на мягкой и твёрдой пшенице / И.В. Максимов, Н.Б. Трошина, О.Б. Сурина, Р.Ф. Исаев // Микология и фитопатология. - 2004. - Т.38, №4.- С.84-90.
177. Максимов, И.В. Особенности специализации возбудителя твёрдой головни к пшенице / И.В. Максимов, Н.Б. Трошина, О.Б. Сурина, Р.Ф. Исаев // Современная микология в России.: тез. докл. 1-го съезда микологов России. - М., 2002. - С.195.

178. Малютина, Р.М. Роль дикорастущих злаков как резерваторов и передатчиков ржавчины на пшеницу / Р.М. Малютина // Сб. работ по микологии и альгологии АН Кирг. ССР. - Фрунзе, 1963. - С. 45-59.
179. Маркелова, Т.С. Изучение некоторых факторов неспецифической защиты растений против патогена на первичном этапе инфекционного процесса при исследовании вопроса устойчивости пшеницы к бурой ржавчине / Т.С. Маркелова // Генетика, селекция и семеноводство. - Саратов, 1980. - С. 62-68.
180. Маркелова, Т.С. Иммунологические основы и методы создания исходного материала пшеницы для селекции на устойчивость к болезням в Поволжье: автореф. дис. ... док-ра биологических наук / Т.С. Маркелова. - Саратов, 2007. - 24 с.
181. Маркелова, Т.С. Фитосанитарная ситуация в агроценозе злаковых культур Поволжья / Т.С. Маркелова // Защита и карантин растений. - 2015. - № 5.- С. 22-23.
182. Марланд, А.Г. Критический обзор рода *Septoria* применительно к флоре Эстонии / А.Г. Марланд // Науч. записки Тартуского ун-та, 1948. - 223 с.
183. Марютин, Ф.Н. Септориоз пшеницы - распространённость, видовой состав возбудителей, патогенез и биологические особенности в Восточной Лесостепи Украины / Ф.Н. Марютин // Карантин і захист. рослин,- 2011. - №10. - С.5-7.
184. Маслова, Н.В. Твёрдая головня пшеницы и меры борьбы с ней в Нижнем Поволжье: автореф. дис.... канд. сел.-хоз. наук / Н.В. Маслова. - Саратов, 2006. - 25 с.
185. Медведев, А.М. Экологическое изучение озимой тритикале в условиях Тамбовской области / А.М. Медведев, О.В. Постовая, В.А. Лавринова, Ю.В. Зеленева // Тритикале и его роль в условиях нарастания аридности климата и секции тритикале отделения растениеводства РАСХН: материалы Междунар. науч.-практ. конф.- Ростов-на-Дону, 2012.- С. 69-75.

186. Мелькумова, Е.А. Биолого-экологические особенности развития возбудителя септориоза озимой пшеницы / Е.А. Мелькумова // Микология и фитопатология. 1990 А. - Т. 24. - С. 156-161.
187. Мелькумова, Е.А. Устойчивость озимой пшеницы к септориозу / Е.А. Мелькумова // Защита растений. - 1990 Б. - № 12. - С. 11.
188. Методика Госкомиссии по сортоиспытанию сельскохозяйственных культур. - М.: Колос, 1975. - Ч. 4. - 86 с.
189. Методика государственного сортоиспытания сельскохозяйственных культур. - 1971. - Ч. 2. - 285 с.
190. Методика учёта и прогноза развития вредителей и болезней полевых культур в Центрально-Чернозёмной полосе / И.Ф. Павлова, К.И. Родина, Ю.Б. Шуровенкова, А.Ф. Ченкина; под ред. А.И. Лахидова. - Изд. второе. - Воронеж: Центрально-Чернозёмное кн. изд-во, 1976. - 136 с.
191. Методические рекомендации по методам оценки и отбора исходного материала при создании сортов пшеницы, устойчивых к бурой ржавчине / под общ. ред. С.С. Санина. - М., 2012. - 93 с.
192. Методические рекомендации по созданию инфекционных фонов для иммуногенетических исследований пшеницы / С.С. Санин [и др.] // Всерос. науч.-исслед. ин-т фитопат. - М., 2008. - 68 с.
193. Методическое руководство по фитопатологической оценке зерновых культур. - Одесса, 1971.
194. Методы оценки устойчивости селекционного материала и сортов пшеницы к септориозу (ВНИИФ).- М., 1989.- 52 с.
195. Методы размножения, консервации и хранения уредоспор ржавчинных грибов. - М., 1990. - 68 с.
196. Методы селекции и оценки устойчивости пшеницы и ячменя к болезням в странах - членах СЭВ. - Прага, Координационный центр, 1988. - 321 с.
197. Мехдиев, И.Т. Изучение видового состава и динамики развития болезней грибкового происхождения, распространённых на посевах озимой

- пшеницы Шеки-закатальского региона Азербайджанской республики / И.Т. Мехдиев // Аграрная Россия. - 2015. - № 9. - С. 18-20.
198. Мешкова, Л.В. Вирулентность патотипов возбудителя бурой ржавчины пшеницы к Th *Lr9* в регионах Сибири и Урала / Л.В. Мешкова, Л.П. Россеева, Е.Р. Шрейдер, А.В. Сидоров // Современные проблемы иммунитета растений к вредным организмам: материалы Второй Всерос. конф. (29 сентября - 2 октября 2008 г.). - СПб, 2008. - С. 70-73.
199. Мешкова, Л.В. Тенденция увеличения вирулентности возбудителя бурой ржавчины пшеницы к эффективным генам устойчивости в Омской области / Л.В. Мешкова, Л.П. Россеева // Современные средства, методы и технологии защиты растений: материалы Междунар. науч.-практ. конф. - Новосибирск, 2008. - С.149-153.
200. Мешкова, Л.В. Физиологическая специализация возбудителя бурой ржавчины пшеницы в Омской области в 2014 году / Л.В. Мешкова, Л.П. Россеева // Успехи современной науки. - 2016. - Т. 3, № 10. - С. 116-118.
201. Михайлова, Л.А. Генетика взаимоотношений возбудителя бурой ржавчины и пшеницы / Л.А. Михайлова, под ред. акад. РАСХН М.М. Левитина. - СПб.: [б. и.], 2006. - 80 с.
202. Михайлова, Л.А. Лабораторные методы культивирования возбудителей бурой ржавчины пшеницы *Puccinia recondita* F. sp. *Triticici* Rob.ex Desm. / Л.А. Михайлова, К.В. Квитко // Микология и фитопатология. - 1970. - Т. 4, вып. 3. - С. 269-273.
203. Михайлова, Л.А. Методы исследований структуры популяций возбудителя бурой ржавчины пшеницы *Puccinia recondite* Rob. ex Desm. f. sp. *Triticici* / Л.А. Михайлова, Е.И. Гультяева, Н.В. Мироненко // Иммуногенетические методы создания устойчивых к вредным организмам сортов. - СПб, 2000. - 26с.
204. Михайлова, Л.А. Методы исследования генетического разнообразия популяций возбудителя бурой ржавчины пшеницы *Puccinia pefific* Rob. ex

- Desm. f. sp. Tritici / Л.А. Михайлова, Е.И. Гульяева, Н.В. Мироненко. - СПб, 2003. - 24 с.
205. Михайлова, Л.А. Разнообразие тритикале по устойчивости к бурой ржавчине / Л.А. Михайлова, А.Ф. Мережко, Е.Ю. Фунтикова // Доклады РАСХН. - 2009. - №5. - С. 27-29.
206. Михайлова, Л.А. Структура популяции *Puccinia pectinifera* Rob. ex. Desm. f. sp. Tritici на разных видах пшеницы / Л.А. Михайлова, Т.Г. Метревели // Микология и фитопатология. - 1986. - Т. 20, № 2. - С. 138-142.
207. Мокрицкая, М.С. О вертикальной и горизонтальной устойчивости различных видов пшеницы к 77-й расе бурой ржавчины / М.С. Мокрицкая, И.Г. Одинцова // Генетика. - 1972. - Т. 8, № 9. - С. 5-9.
208. Моргунов, А.И. Методы оценки устойчивости селекционного материала пшеницы к септориозу / А.И. Моргунов // Селекция и семеноводство. - 1987. - № 1. - С. 55-58.
209. Мохова, Л.М. Селекционно-иммунологические аспекты устойчивости пшеницы и тритикале к возбудителю *Septoria tritici* Rob. et Desm. / Л.М. Мохова // автореф. дис. ... канд. сел.-хоз. наук: 06.01.05 / Л.М. Мохова. - Краснодар, 2008. - 24 с.
210. Муртазина, Г.Ф. Регуляция экспрессионной активности гена анноной пероксидазы у растений пшеницы при инфицировании *Septoria nodorum* Berk. / Г.Ф. Муртазина // Биология - наука XXI века: конф. молод. ученых. - 2007. - 337 с.
211. Мягкова, Д.В. Наследование устойчивости яровой пшеницы к пыльной головне / Д.В. Мягкова, С.Е. Поротькин // Проблемы селекции зерновых культур на устойчивость к болезням и неблагоприятным условиям среды. - М., 1990. - С. 84-85.
212. Назарова, Л.Н. Эпидемиологическая ситуация по септориозу на пшенице в 2001-2009 годах / Л.Н. Назарова [и др.] // Защита и карантин растений. - 2010. - №10. - С.18-19.

213. Наумов, Н.А. Ржавчина зерновых культур / Н.А. Наумов // - М., 1939. - 404 с.
214. Никифоров, Е.В. Моделирование переноса уредоспор бурой ржавчины на большие расстояния / Е.В. Никифоров, С.С. Санин // Защита зерновых культур от болезней, вредителей, сорняков: достижения проблемы: материалы Междунар. науч.-практ. конф. с элементами научной школы для молодых учёных, аспирантов и студентов (5-9 декабря 2016 г.). - Большие Вязёмы, 2016. - С 201-207.
215. Обзор фитосанитарного состояния посевов сельскохозяйственных культур в Российской Федерации в 2009 году и прогноз развития вредных объектов в 2010 году / Министерство сельского хозяйства Российской Федерации; Федеральное государственное бюджетное учреждение «Российский сельскохозяйственный центр». - М., 2009. - 44 с.
216. Обзор фитосанитарного состояния посевов сельскохозяйственных культур в Российской Федерации в 2010 году и прогноз развития вредных объектов в 2011 году / Министерство сельского хозяйства Российской Федерации. Федеральное государственное бюджетное учреждение «Российский сельскохозяйственный центр». - М., 2010. - 52 с.
217. Обзор фитосанитарного состояния посевов сельскохозяйственных культур в Российской Федерации в 2011 году и прогноз развития вредных объектов в 2012 году / Министерство сельского хозяйства Российской Федерации; Федеральное государственное бюджетное учреждение «Российский сельскохозяйственный центр». - М., 2011. - 44 с.
218. Обзор фитосанитарного состояния посевов сельскохозяйственных культур в Российской Федерации в 2012 году и прогноз развития вредных объектов в 2013 году / Министерство сельского хозяйства Российской Федерации; Федеральное государственное бюджетное учреждение «Российский сельскохозяйственный центр». - М., 2012. - 389 с.
219. Обзор фитосанитарного состояния посевов сельскохозяйственных культур в Российской Федерации в 2013 году и прогноз развития вредных

- объектов в 2014 году / Министерство сельского хозяйства Российской Федерации. Федеральное государственное бюджетное учреждение «Российский сельскохозяйственный центр». - М., 2013. - 501 с.
220. Обзор фитосанитарного состояния посевов сельскохозяйственных культур в Российской Федерации в 2014 году и прогноз развития вредных объектов в 2015 году / Министерство сельского хозяйства Российской Федерации; Федеральное государственное бюджетное учреждение «Российский сельскохозяйственный центр». - М., 2014. - 653 с.
221. Обзор фитосанитарного состояния посевов сельскохозяйственных культур в Российской Федерации в 2014 году и прогноз развития вредных объектов в 2015 году / Министерство сельского хозяйства Российской Федерации. Федеральное государственное бюджетное учреждение «Российский сельскохозяйственный центр». - М., 2015. - 717 с.
222. Обзор фитосанитарного состояния посевов сельскохозяйственных культур в Российской Федерации в 2015 году и прогноз развития вредных объектов в 2016 году / Министерство сельского хозяйства Российской Федерации; Федеральное государственное бюджетное учреждение «Российский сельскохозяйственный центр». - М., 2016. - 1037 с.
223. Одинцова, И.Г. Генетика горизонтальной устойчивости хлебных злаков к ржавчинным болезням / И.Г. Одинцова, Л.А. Михайлова // IV съезд Всесоюзного об-ва генетики и селекции им. Н.И. Вавилова. - Кишинёв, 1982. - 172 с.
224. Одинцова, И.Г. Горизонтальная устойчивость пшеницы к бурой ржавчине, связанная с неэффективными генами вертикальной устойчивости. Сообщение I. Специфичность взаимодействия паразита и хозяина / И.Г. Одинцова, Л.А. Михайлова. - Генетика. - 1988а. - Т. 24, № 9. - С. 1624-1631.
225. Одинцова, И.Г. Горизонтальная устойчивость пшеницы к бурой ржавчине, связанная с неэффективными генами вертикальной устойчивости. Сообщение II. Устойчивость моногенных линий пшеницы

- серии Thatcher / И.Г. Одинцова, Л.А. Михайлова. - Генетика, 1988б. - Т. 24, № 6. - С. 1041-1047.
226. Одинцова, И.Г. Горизонтальная устойчивость пшеницы к бурой ржавчине, связанная с неэффективными генами вертикальной устойчивости. Сообщение II. Специфичность взаимодействия паразита и хозяина / И.Г. Одинцова, Л.А. Михайлова // Генетика, 1988. - Т. 24, № 9. - С. 1624-1631.
227. Одинцова, И.Г. Лабораторный метод определения неспецифической устойчивости пшеницы к бурой ржавчине / И.Г. Одинцова, Л.А. Михайлова // Сел.-хоз. биология. - 1981. - Т. 16, № 1. - С. 137-141.
228. Одинцова, И.Г. Пути селекции на устойчивость в связи с миграцией возбудителя бурой ржавчины пшеницы / И.Г. Одинцова, Л.Ф. Шеломова // Труды по прикл. ботанике, генетике и селекции. - 1977. - Т. 58, № 3. - С. 41-44.
229. Павлова, Т.В. Влияние солнечной радиации на жизнеспособность уредоспор возбудителя бурой ржавчины пшеницы / Т.В. Павлова, С.С. Санин // Микология и фитопатология. - 1982. - Т. 16, №3. С 488-493.
230. Пахолкова, Е.В. Скорость развития листостебельных инфекций зерновых культур / Е.В. Пахолкова // Защита и карантин растений. - 2015. - №3. - С.39-40.
231. Пахолкова, Е.В. Генетическая структура региональных популяций *Mycosphaerella graminicola* (*Septoria tritici*) - возбудителя септориоза пшеницы (*Triticum aestivum* L.) / Е.В. Пахолкова, Н.Н. Сальникова, Н.А. Куркова // Сел.-хоз. биология. - 2016. - Т.51, №5. - С. 722-730.
232. Пахолкова, Е.В. Динамика развития септориоза на короткостебельных сортах озимой пшеницы на фоне естественной эпифитотии в Московской области / Е.В. Пахолкова // Проблемы оптимизации фитосанитарного состояния растениеводства: сб. тр. Всерос. съезда по защите растений. - СПб, 1997. - С.202-203.

233. Пахолкова, Е.В. Особенности эпидимиологии видов *Septoria* на озимой пшенице в Центральном районе Р.Ф. / Е.В. Пахолкова, Е.А. Акимова, С.С. Санин, С.Б. Гудвин // 50 лет на страже продовольственной безопасности страны: юбилейный сб. трудов. - Большие Вязёмы, 2008. - С.347-357.
234. Пахолкова, Е.В. Септориоз зерновых культур в различных регионах Российской Федерации: автореф. дис. ... канд. биол. наук / Е.В. Пахолкова. - Большие Вязёмы, 2003. - 24 с.
235. Пахолкова, Е.В. Создание искусственных инфекционных фонов для испытания сортов пшеницы на устойчивость к септориозу в полевых условиях / Е.В. Пахолкова, Т.М. Коломиец, Л.П. Дубовая // Биологическая защита растений - основа стабилизации агроэкосистем: материалы Междунар. науч.-практ. конф. (20-22 сентября 2016 г.). - Краснодар, 2016.- Вып. 9. - С. 444-448.
236. Пахолкова, Е.В. Эпидемиологические особенности возбудителей септориоза пшеницы *Z. tritici* и *P. nodorum* / Е.В. Пахолкова, Н.Н. Сальникова, Н.А. Куркова // Эпидемии болезней растений: мониторинг, прогноз, контроль: материалы Междунар. конф. (13-17 ноября 2017 г.). - Большие Вязёмы, 2017. - Выпуск 8. - С. 74-81.
237. Пахолкова, Е.В. Оценка эффективности генов устойчивости пшеницы против *Mycosphaerella graminicola* - возбудителя септориозной листовой пятнистости / Е.В. Пахолкова, Н.Н. Сальникова, Н.А. Куркова // Защита зерновых культур от болезней, вредителей, сорняков: достижения и проблемы. - Большие Вязёмы, 2016. - С. 379-383.
238. Пенчукова, В.С. Сортовая устойчивость пшеницы к расам пыльной головни / В.С. Пенчукова // Защита растений. - 1973. - № 5. - С. 45.
239. Пенчукова, В.С. Устойчивость яровой пшеницы к пыльной головне / В.С. Пенчукова, А.Г. Литвинова // Защита растений. -1978. - №4. С. 34-35.

240. Пересыпкин, В.Ф. Болезни зерновых культур при интенсивных технологиях их возделывания / В.Ф. Пересыпкин, С.Л. Тютюрев, Т.С. Баталова.- М., 1991. - 271 с.
241. Пересыпкин, В.Ф. Влияние возбудителя септориоза озимой пшеницы на некоторые биохимические процессы в растении / В.Ф. Пересыпкин, С.Н. Коваленко // Научные труды УСХА. - Киев, 1977. - С. 89-93.
242. Пересыпкин, В.Ф. Изменчивость возбудителей септориоза зерновых культур и её значение при селекции устойчивых сортов / В.Ф. Пересыпкин, С.Н. Коваленко // VIII Всес. совещ. по иммунитету сел.-хоз. растений к болезням и вредителям. - Рига, 1986. - Ч.1. - С. 147-148.
243. Пересыпкин, В.Ф. Сельскохозяйственная фитопатология / В.Ф. Пересыпкин. - М., 1989. - 480 с.
244. Пересыпкин, В.Ф. Устойчивость районированных и перспективных сортов озимой пшеницы к септориозу / В.Ф. Пересыпкин, С.Н. Коваленко // Доклады ВАСХНИЛ. - 1974. -Т.7. - С.4-5.
245. Перечень опасных и особо опасных для растений и продукции растительного происхождения вредных организмов. Третий Всероссийский съезд по защите растений (16-20 декабря 2013 г., СПб.). Фитосанитарная оптимизация агроэкосистем. - СПб, 2013. - Т.1. - С. 459-463.
246. Пидопличко, М.Н. Грибы - паразиты культурных растений. Определитель. Т. 3. Пикнидиальные грибы / М.Н. Пидопличко. - Киев.: Наука думка, 1978. - 232 с.
247. Плахотник, В.В. Внутривидовая дифференциация возбудителей твёрдой головни пшеницы (*Tilletia caries* (D.S.) tul) и пыльной головни ячменя (*Ustilago nuda* (Jens.) Kell. Swing) в ЦЧР / В.В. Плахотник, Ю.В. Зеленева, В.П. Судникова // Современные проблемы иммунитета растений к вредным организмам: тез. докл. IV-ой Междунар. конф. (11-13 октября 2016г.). - СПб: ФГБНУ ВИЗР, 2016. - С. 104.
248. Плахотник, В.В. Иммуногенетическое обоснование селекции яровой пшеницы на устойчивость к *Puccinia recondita* f. sp. tritici Erikss в

- Центрально-Чернозёмной зоне (ЦЧР) и Поволжье / В.В. Плахотник, В.Ш. Курбатова // Биологическая защита растений: материалы докл. науч.-практич. конф. (20 сен.-1 октябр.). - Краснодар, 2004. - Вып. 3. - С. 121-123.
249. Плахотник, В.В. Источники и высокоэффективные доноры для селекции яровой пшеницы на устойчивость к стрессовым факторам среды / В.В. Плахотник, Ю.В. Зеленева, В.П. Судникова // Вопросы современной науки и практики. - 2014. - № 1 (50). - С. 109-113.
250. Плахотник, В.В. Некоторые вопросы методологии селекции пшеницы на устойчивость к *Septoria tritici* в Центрально-Чернозёмном регионе (ЦЧР) России / В.В. Плахотник, В.П. Судникова, С.В. Артёмова, Ю.В. Зеленева // Актуальные вопросы иммунитета и защиты сельскохозяйственных культур от болезней и вредителей: материалы Международной науч.-практ. конф. - Одесса, 2007. - С. 20.
251. Плахотник, В.В. Развитие семенной инфекции на районированных сортах озимой пшеницы в Тамбовской области / В.В. Плахотник, В.П. Судникова, Ю.В. Зеленева, А.А. Кашковский. Матеріали міжнародної науково-практичної Інтернет-конференції. Наука на службі сільського господарства. - Миколаїв, 2013. - Т. 2. - С.35-37.
252. Плахотник, В.В. Создание инфекционных фонов пыльной головни и подбор генофонда яровой пшеницы, устойчивого к этому заболеванию в Северном Казахстане: метод. указания / В.В. Плахотник, Л.А. Троицкая. - Целиноград, 1989. - 16 с.
253. Плахотник, В.В. Структура популяции возбудителя твёрдой головни пшеницы (*Tilletia caries* (D.C.) Tul) в ЦЧР / В.В. Плахотник, Ю.В. Зеленева, В.П. Судникова, Л.В. Бокунова // Защита зерновых культур от болезней, вредителей, сорняков: достижения и проблемы: материалы Междунар. науч.-практ. конф. с элементами научной школы для молодых учёных, аспирантов и студентов (05-09 декабря 2016 г.). - Большие Вязёмы, 2016. - С. 72-76.

254. Плахотник, В.В. Эпифитотии стеблевой ржавчины на севере Казахстана / В.В. Плахотник // К вопросам защиты сельскохозяйственных культур от вредителей и болезней в Северном Казахстане: научно-технический бюллетень. - Целиноград, 1981. - Вып. 27. - С. 28-34.
255. Плотникова, Л.Я. Устойчивость пшеницы Тимофеева к *Rusticia triticensis* в Западной Сибири / Л.Я. Плотникова [и др.] // Микология и фитопатология. - 2015. - Т. 49, № 2. - С. 116-125.
256. Плотникова, Л.Я. Иммунологические особенности действия гена устойчивости пшеницы к бурой ржавчине *Lr23*. Фенотипическое проявление и компоненты частичной устойчивости / Л.Я. Плотникова, Л.В. Мешкова // Микология и фитопатология. - 2013 - Т. 47, №1. - С. 56-59.
257. Плотникова, Л.Я. Преодоление генов устойчивости к бурой ржавчине пшеницы интегрессированных от *Triticum timopheevi* в Западной Сибири / Плотникова Л.Я., Пожерукова В.Е., О.П. Митрофанова, А.Т. Айдосова // Фитосанитарная оптимизация агроэкосистем: материалы III-го Всерос. съезда по защите растений (16-20 декаб. 2013 г.). - СПб, 2013. - Т.1.- С. 448-449.
258. Плотникова, Л.Я. Физиологические проявления ювенильной устойчивости к бурой ржавчине редких тетраплоидных видов пшеницы / Л.Я. Плотникова, А.И. Дегтярев, В.Е. Пожерукова // Агрометеорология и сельское хозяйство: история, значение и перспективы: сб. материалов Национальной (Всероссийской) науч.-практ. конф., посвященной 100-летнему юбилею со дня образования учебной лаборатории агрометеорологии. - 2016. - С. 29-33.
259. Плохинский, Н.А. Математические методы в биологии: учебно-методическое пособие / Н.А. Плохинский. - М., 1978. - 266 с.
260. Политыко, П.М. Эффективность фунгицидов / П.М. Политыко, Л.Н. Назарова, С.С. Санин // Защита растений. - 1985. - №12. - С. 7.

261. Попов, Ю.В. Экологическое значение мониторинга вредных организмов / Ю.В. Попов // Третий Всерос. съезд по защите растений (16-20 декабря 2013 г., СПб). - СПб, 2013. - Т. 1. - С. 68-71.
262. Приложение к Приказу Минсельхоза России от 26 декабря 2007 г. № 673.
263. Пуховский, А.Н. Фитосанитарное состояние посевов яровой пшеницы в Северном Казахстане / А.Н. Пуховский, Н.И. Шилова // Актуальные вопросы инновационного развития агропромышленного комплекса: материалы Междунар. науч.-практ. конф. - 2016. - С. 295-299.
264. Пучков, Ю.М. Пути развития селекции пшеницы на иммунитет к ржавчине / Ю.М. Пучков, А.А. Воронкова // Селекция и семеноводство. - 1977. - № 3. - С. 23-26.
265. Пучков, Ю.М. Устойчивость пшеницы к ржавчине: проблемы селекции и пути их решения / Ю.М. Пучков, А.А. Воронкова, Ф.А. Колесников // Селекция и семеноводство. - 1977. - № 2. - С. 10-13.
266. Пыжикова, Г.В. Диагностика, учёт и защитные мероприятия против септориоза пшеницы (рекомендации) / Г.В. Пыжикова [и др.]. - М.: Агропромиздат, 1988. - 22 с.
267. Пыжикова, Г.В. Методика изучения возбудителей септориоза на изолированных листьях пшеницы / Пыжикова Г.В., Карасева Е.В. // Сел.-хоз. биология. - 1985. - № 12. - С. 112-114.
268. Пыжикова, Г.В. Методы оценки устойчивости селекционного материала и сортов пшеницы к септориозу: методические указания / Г.В. Пыжикова [и др.]. - М., 1989. - 52 с.
269. Пыжикова, Г.В. Септоризы зерновых культур. Методические указания / Г.В. Пыжикова [и др.]. - М., 1988. - 58 с.
270. Пыжикова, Г.В. Септориоз зерновых культур / Г.В. Пыжикова, А.А. Санина // Защита растений. - М., 1987. - №6. - С. 15-16.
271. Пыжикова, Г.В. Септориозы зерновых культур / Г.В. Пыжикова. - М., 1984. - 64 с.

272. Рабинович, С.В. Интрогрессивные линии пшеницы с генами устойчивости к болезням и вредителям, созданные в Центре генетических ресурсов пшеницы США / С.В. Рабинович [и др.]. // Генет. ресурсы культурных растений. Пробл. мобил., инвентар.: тез. докл. Междунар. науч.-практ. конф., ( 13-16 ноября 2001г.). - СПб: ВИР, 2001. - С. 387-390.
273. Ращенко, Л.Н. Твёрдая головня пшеницы в агрофитоценозах Украины / Л.Н. Ращенко // Первая Всерос. конф. по иммунитету растений к болезням и вредителям: науч. материалы. - СПб, 2002. - С.218-219.
274. Ретьман, С.В. Динамика развития болезней листьев пшеницы озимой / С.В. Ретьман, Т.Н. Кислых, О.В. Шевчук // Карантин і захист рослин. - 2014. - №10-11. - С. 6-9.
275. Ригина, С.И. Влияние пыльной головни на растения ячменя при явном и скрытом поражении / С.И. Ригина // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. - 1971. - Т. 43, вып. 3. - С. 89-96.
276. Розова, М.А. Устойчивость генофонда твёрдой пшеницы к пыльной головне *Ustilago tritici* (Pers.) Jens. в условиях Алтайского края: автореф. дис. ... канд. сел.-хоз. наук / М.А. Розова. - Новосибирск, 1997. - 16 с.
277. Российский региональный экологический центр. Тающая красота. Изменение климата и его последствия. - М.: Фонд им. Генриха Бёлля, 2009. - 25 с.
278. Русаков, Л.Ф. Воздействие условий погоды и агротехники на пыльную головню пшеницы / Л.Ф. Русаков, Е.И. Звягинцева // Защита растений от болезней и вредителей на сортучастках. - М., 1961. - С. 69-81.
279. Рыбалкин, П.Н. Развитие идей хлебного батьки / П.Н. Рыбалкин // Пшеница и тритикале: мат. науч. -практ. конф. «Зелёная революция П.П. Лукьяненко». - Краснодар: Сов. Кубань, 2001. - С. 6-13.
280. Сабурова, П.В. Анатомо-морфологические изменения колоса пшеницы, пораженного *Ustilago tritici* (Pers.) Jens. / П.В. Сабурова // Вестник защиты растений. - 1939. - № 1. - С. 18-20.

281. Савотиков, Ю.Ф. Справочник по вредителям, болезням растений и сорнякам, имеющим карантинное значение для территории Российской Федерации / Ю.Ф. Савотиков, А.И. Сметник. - Нижний Новгород: Арника, 1995. - 231с.
282. Сагитов, А.О. Сезонная динамика развития септориоза на яровой пшенице в условиях Северного Казахстана / А.О. Сагитов, А.Т. Аубакирова // Проблемы микологии и фитопатологии в XXI веке: материалы Междунар. науч. конф., посвящённой 150-летию со дня рождения члена-корреспондента АН СССР, профессора Артура Артуровича Ячевского. - СПб: ООО «Копи-Р Групп», 2013. - С. 234-237.
283. Садовая, А.С. Характеристика устойчивости к возбудителю бурой ржавчины сортов и линий мягкой пшеницы из коллекции ВИР, несущих чужеродный генетический материал / А.С. Садовая [и др.] // Вавиловский журнал генетики и селекции. Генетика растений. - 2014. - Т. 18, №4/1.- С.739-749.
284. Садыгова, М.К. Вредоносность бурой ржавчины и селекционная защита яровой пшеницы от неё в Поволжье: автореф. дис. ... канд. биол. наук / М.К. Садыгова. - М., 1994. - 18 с.
285. Салунская, Н.И. О классификации категорий иммунитета и устойчивости у растений / Н.И. Салунская // Микология и фитопатология. 1971. - Т. 5, № 1. - С. 47-50.
286. Санин, С.С. Биологические, агроэкологические и экологические аспекты фитосанитарного мониторинга / С.С. Санин // Вестник защиты растений. - 1999. - № 1. - С. 62-67.
287. Санин, С.С. Влияние погодных факторов на представленность *S. tritici* и *S. nodorum* в популяции возбудителей септориоза озимой пшеницы / С.С. Санин [и др.] // Эпидемии болезней растений: мониторинг, прогноз, контроль: материалы Междунар. конф. (13-17 ноября 2017 г.). - Большие Вязёмы, 2017. - Выпуск 8. - С. 81-85.

288. Санин, С.С. Защита пшеницы от септориоза / С.С. Санин, А.А. Санина, А.А. Мотовилин // Защита и карантин растений. - 2012. - № 4. - С. 2.
289. Санин, С.С. Метод расчёта потерь урожая пшеницы от болезней / С.С. Санин, Т.З. Ибрагимов, Ю.А. Стрижекозин // Защита и карантин растений. - 2018. - №1. - С. 11-15.
290. Санин, С.С. Мониторинг септориоза пшеницы и проведение защитных опрыскиваний / С.С. Санин, Л.Г. Акимова, А.А. Мотовилин // Защита и карантин растений. - 2015. - №7. - С.30-34.
291. Санин, С.С. Определение количества уредоспор ржавины на посевах по концентрации их в приземном слое воздуха / С.С. Санин, В.И. Терехов, В.П. Чуприна, А.Д. Позднякова // Сел.-хоз. биология. - 1976. - Т.2, вып. 4. - С. 587-591.
292. Санин, С.С. Определение потерь урожая зерна пшеницы от септориоза листьев и колоса / С.С. Санин [и др.] // Защита и карантин растений. - 2012. - №8. - С.47-49.
293. Санин, С.С. Особенности вертикального распространения уредоспор бурой ржавчины пшеницы в пограничном слое атмосферы при различных погодных условиях / С.С. Санин, В.П. Чуприна // Труды ИЭМ. - 1986. - №37. - С. 86-90.
294. Санин, С.С. Оценка эпидемической устойчивости сортов пшеницы к болезням и использование этого показателя для оптимизации биологической и химической защиты / С.С. Санин, Ю.А. Стрижекозин, В.П. Чуприна // Биологическая защита растений как основа экологического земледелия и фитосанитарной стабилизации агроэкосистем: материалы Междунар. науч.-практ. конф., посвященной 50-летию ВНИИБЗР (21-24 сентября 2010 г.). - Краснодар, 2010. - Вып. 6. - С. 540-547.
295. Санин, С.С. Повысить уровень санитарной безопасности страны / С.С. Санин // Защита растений. - 2000. - № 12. - С. 3-7.

296. Санин, С.С. Практические рекомендации по диагностике, учёту и защите пшеницы от бурой ржавчины, септориоза и мучнистой росы / С.С. Санин [и др.]. - М., 1988. - 26 с.
297. Санин, С.С. Проблемы фитосанитарии зернопроизводства / С.С. Санин // Защита зерновых культур от болезней, вредителей, сорняков: достижения проблемы: материалы Междунар. науч.-практ. конф. с элементами научной школы для молодых учёных, аспирантов и студентов (5-9 декабря 2016 г.). - Большие Вязёмы, 2016. - С 4-15.
298. Санин, С.С. Прогноз риска развития эпифитотий септориоза листьев и колоса пшеницы / С.С. Санин, Л.Г. Корнева, Т.М. Полякова // Защита и карантин растений. - 2015. - №3. - С.33-36.
299. Санин, С.С. Совершенствование контроля фитосанитарного состояния сельскохозяйственных культур с целью предотвращения развития эпифитотий и массового размножения вредителей / С.С. Санин // Совершенствование контроля фитосанитарного состояния сельскохозяйственных культур. - Большие Вязёмы: ВНИИФ, 1994. - 276 с.
300. Санин, С.С. Фитосанитарная обстановка на посевах пшеницы в Российской Федерации (1991-2008гг.): аналитический обзор / С.С. Санин [и др.] // Защита и карантин растений. - 2010. - №2. - С. 70-78.
301. Санин, С.С. Фитосанитарная экспертиза зерновых культур (болезни растений): рекомендации / С.С. Санин. - М.: Колос, 2002. - 138с.
302. Санин, С.С. Фитосанитарный мониторинг: современное состояние и пути совершенствования / С.С. Санин // Проблемы оптимизации фитосанитарного состояния растениеводства: сб. тр. Всерос. съезда по защите растений (декабрь 1995). - СПб, 1997. - С.166-176.
303. Санин, С.С. Химическая защита пшеницы от септориоза при интенсивной технологии возделывания: рекомендации / С.С. Санин, Г.В. Пыжикова. - М., 1988. - С. 14.

304. Санин, С.С. Эпифитотии болезней зерновых культур: теория и практика / Избранные труды. - ГНУ Всерос. науч.-исслед. ин-т. фитопатологии (ВНИИФ). - 2012. - С. 446-458.
305. Санин, С.С. Эпифитотии болезней зерновых культур: теория и практика / С.С. Санин // Избранные труды / ГНУ Всерос. науч.-исслед. ин-т фитопатологии. - М., 2012. - С. 161-166.
306. Санин, С.С. Эпифитотии зерновых культур: распространение во времени и в пространстве / С.С. Санин // Проблемы микологии и фитопатологии в XXI веке: материалы Междунар. науч. конф. (2-4 октября 2013 г.). - СПб, 2013.- С. 241-246.
307. Санин, С.С. Эпифитотии ржавчины зерновых культур: моделирование, мониторинг, контроль: дис. ... д-ра биол. наук / С.С. Санин. - СПб - Пушкин., 1998. - 95 с.
308. Санина, А.А. Биологические особенности *Septoria avenae* Frank F. sp. *Triticea* Johns. - Возбудителя септориоза пшеницы / А.А. Санина, Е.В. Пахолкова // Первая Всерос. конф. по иммунитету растений к болезням и вредителям.: науч. материалы. - СПб, 2002. - С.114-115.
309. Санина, А.А. Определение патогенных свойств изолятов *Septoria nodorum* Berk. и *Septoria tritici* Rob. et. Desm. на пшенице / А.А. Санина, Л.В. Анциферова // Микология и фитопатология. - 1991. - Т. 25, вып. 2. - С. 155-160.
310. Санина, А.А. Способы выделения и хранения возбудителей септориоза пшеницы / А.А. Санина, Л.В. Анциферова // Микология и фитопатология. - 1989. - Т. 23, вып. 2. - С. 172-175.
311. Санина, А.А. Физиологическая специализация *Septoria tritici* Rob. et Desm. / А.А. Санина // Микология и фитопатология. - 1991. - Т.25, вып. 4. - С.338-342.
312. Сибикеев, С.Н. Оценка набора интрогрессивных линий яровой мягкой пшеницы селекции НИИСХ Юго-Востока на устойчивость к расе стеблевой

- ржавчине *Ug99+Sr24* (ТТКСТ) / С.Н. Сибикеев [и др.] // Доклады РАСХН. - 2011. - Вып. 2. - С. 3-5.
313. Сибикеев, С.Н. Сравнительный анализ 6Agi И 6Agi2 хромосом *Agropyron intermedium* (Host) Beauv у сортов и линий мягкой пшеницы с пшенично-пырейными замещениями / С.Н. Сибикеев [и др.] // Генетика. - 2017. - Т. 53, № 3. - С. 298-309.
314. Сидорова, Т.Д. Потери от пыльной головни / Т.Д. Сидорова // Защита растений. - 1970. - № 10. - С. 11-12.
315. Сидорова, Т.М. Роль фунгитоксичных соединений пшеницы в устойчивости к ржавчине и фузариозу колоса / Т.М. Сидорова, И.А. Сидоров // Первая Всерос. конф. по иммунитету растений к болезням и вредителям. - СПб, 2002. - С.51-53.
316. Система ведения агропромышленного производства Кировской области. - Киров: ГИПП «Вятка», 2005. - 365 с.
317. Скворцов, С.С. Физиологическая диагностика зерна пшеницы, заражённого пыльной головнёй / С.С. Скворцов // Итоги науч.-исслед. работ ВИЗР за 1936 г. - Л., 1937. - Ч. 1. - С. 87-89.
318. Склименок, Н.А. Влияние факторов погоды на развитие септориоза листьев озимой пшеницы / Н.А. Склименок, С.Ф. Буга // Биологическая защита растений - основа стабилизации агроэкосистем: материалы 8-й Международ. науч.-практ. конф. (16-18 сентября 2014 г.). - Краснодар, 2014. - Вып.8. - С. 89-91.
319. Склименок, Н.А. Морфолого-культуральные особенности роста изолятов гриба *Septoria tritici* Rob. et Desm. возбудителя септориоза листьев озимой пшеницы на агаризованных питательных средах / Н.А. Склименок, С.Ф. Буга, А.Г. Жуковский, А.Г. Ильюк // Защита растений. - 2011. - Вып. 35. - С. 113-119.
320. Склименок, Н.А. Характеристика морфолого-культуральных изолятов гриба *Septoria tritici* Rob. et Desm. / Н.А. Склименок, С.Ф. Буга // Защита растений. - 2012. - Вып. 36. - С. 140-146.

321. Сорокин, Н.С. Пестициды на озимой пшенице / Н.С. Сорокин, А.В. Гринько, Т.И. Кузюба // Земледелие. - 2009.- №4.- С.26-28.
322. Стамо, П.Д. Поражение зерновых культур на Ставрополье нарастает / П.Д. Стамо, О.В. Кузнецова // Защита и карантин растений. - 2014. - № 2. - С. 27-30.
323. Степанов, К.М. Прогноз болезней сельскохозяйственных растений. - 2 изд-е / К.М. Степанов, А.Е. Чумаков.- Л., 1972. - 271 с.
324. Степанов, К.М. Ржавчина зерновых культур / К.М. Степанов. - Л.: Колос, 1975. - 70 с.
325. Страшный, В.Н. Агроклиматические ресурсы Тамбовской области / В.Н. Страшный // Управление гидрометеорологической службы Центрально-Чернозёмных областей. - Л., Гидрометиздат, 1974. - 102 с.
326. Стрижова, Ф.М. Пластичность сортов яровой пшеницы / Ф.М. Стрижова // Аграр. наука. - 2003. - № 4. - С. 30-31.
327. Судникова, В.П. Видовой состав грибов рода *Septoria* на зерновых культурах в Центрально-Чернозёмных областях России / В.П. Судникова, С.В. Артёмова // I съезд микологов России: тез. докл. - М., 2002. - С. 209.
328. Судникова, В.П. Инфекционный фон в селекции пшеницы на устойчивость к возбудителям септориоза / В.П. Судникова, Ю.В. Зеленева // Зерновое хоз-во России. - 2010. - №3(9). - С.37-39.
329. Судникова, В.П. Патогенные свойства изолятов *Septoria tritici* Rob. et Desm. / В.П. Судникова, С.В. Артёмова, Ю.В. Зеленева // Фитосанитарное оздоровление экосистем: материалы II Всерос. съезда по защите растений. - СПб, 2005. - Т. 1. - С. 561-562.
330. Судникова, В.П. Патогенный комплекс возбудителей септориоза пшеницы в Центральном Черноземье и Среднем Поволжье России / В.П. Судникова, С.В. Артемова // Агро- XXI. - 1997. - № 10-12. - С. 30.
331. Судникова, В.П. Популяционные исследования возбудителей септориоза пшеницы в ЦЧЗ и Среднем Поволжье / В.П. Судникова, С.В.

- Артёмова, Ю.В. Зеленева // Биологическая защита растений - основа стабилизации агроэкосистем. - Краснодар, 2006. - Вып. 4. - С.131-134.
332. Судникова, В.П. Устойчивость сортообразцов яровой пшеницы к возбудителю *Septoria tritici* в Центрально-Чернозёмном регионе / В.П. Судникова, Ю.В. Зеленева, В.В. Плахотник // Культурные растения для устойчивого сельского хозяйства в XXI веке (иммунитет, селекция, интродукция): науч. труды. - М.: Россельхозакадемия, 2011. - Т. 4, ч. 1. - 660с.
333. Сысуев, В.А. Яровая мягкая пшеница в Кировской области / В.А. Сысуев, Н.М. Баженова. - Киров, 1999. - 57 с.
334. Сюков, В.В. Генетика устойчивости мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) к пыльной головне (*Ustilago tritici* (Pers.) Jens.) (обзор) / В.В. Сюков, С.Е. Поротькин // Вавиловский журнал генетики и селекции. - 2014. - Т. 18, № 3. - С. 517-522.
335. Сюков, В.В. Генетические основы селекции яровой мягкой пшеницы на устойчивость к грибным болезням / В.В. Сюков, С.Н. Шевченко, С.Е. Поротькин // К 75-летию Самарского СХИ: сб. науч. тр. ССХИ. - Кинель, 1994. - Ч. 1. - С. 58-63.
336. Сюков, В.В. Создание устойчивых к бурой ржавчине сортов яровой мягкой пшеницы / В.В. Сюков [и др.] // Материалы I-ой Всерос. конф. по иммунитету растений к болезням и вредителям. - СПб, 2002. - С. 233-234.
337. Сюков, В.В. Сорты яровой мягкой пшеницы нового поколения / В.В. Сюков [и др.] // Достижения науки и техники АПК. - 2007. - № 8. - С. 2-4.
338. Танский, В.И. Биологические основы вредоносности насекомых / В.И. Танский. - М.: Агропромиздат, 1988. - 182 с.
339. Тетеревникова-Бабаян, Д.Н. Грибы рода септория в СССР / Д.Н. Тетеревникова-Бабаян. - Ереван, 1987. - 479 с.
340. Тетеревникова-Бабаян, Д.Н. Обзор возбудителей септориозов пшеницы в Советском Союзе / Д.Н. Тетеревникова-Бабаян, М.В. Бохян // Биол. журнал Армении. - 1967. - Т. 20. - № 10. - С 22-32.

341. Тетеревникова-Бабаян, Д.Н. Обзор грибов из рода *Septoria* / Д.Н. Тетеревникова-Бабаян. - Ереван, 1962. - 159 с.
342. Тихомиров, В.Т. Наследование вирулентности *Ustilago tritici* (Pers.) Jens. на сортах яровой пшеницы / В.Т. Тихомиров // Докл. ВАСХНИЛ. - 1984. - № 2. - С. 11-13.
343. Тихомиров, В.Т. Расы пыльной головки пшеницы *Ustilago tritici* (Pers.) Jens в Красноярском крае / В.Т. Тихомиров // Сиб. вестн. сел.-хоз. науки. - 1981.- № 1.- С. 36 - 40.
344. Тихомиров, В.Т. Селекционно-иммунологические основы повышения устойчивости зерновых культур к головнёвым болезням в Восточной Сибири: автореф. дис. ... д-ра сел.-хоз. наук / В.Т. Тихомиров. - Новосибирск, 1993. - 32 с.
345. Торопова, Е.Ю. Мониторинг возбудителя септориоза *Parastagonospora nodorum* на семенах яровой пшеницы / Е.Ю. Торопова, О.А. Казакова, М.П. Селюк // Защита зерновых культур от болезней, вредителей, сорняков: достижения и проблемы: материалы Междунар. науч.-практ. конф. с элементами научной школы для молодых учёных, аспирантов и студентов (5-9 декабря 2016 г.). - Большие Вязёмы, 2016. - С. 89-94.
346. Торопова, Е.Ю. Экологические основы защиты растений от болезней в Сибири / Е.Ю.Торопова. - Новосибирск. -2005. -272 с.
347. Траншель, В.Г. Обзор ржавчинных грибов в СССР / В.Г. Траншель. - М.: Изд-во Академии наук, 1939. - 106 с.
348. Третий Всероссийский съезд по защите растений (16-20 декабря 2013 г.). Фитосанитарная оптимизация агроэкосистем: материалы съезда. - СПб, 2013. - С. 459-461.
349. Тропова, А.Т. Влияние температуры и влажности воздуха на инфекцию и прорастание пыльной головки пшеницы / А.Т. Тропова // Итоги науч.-исслед. работ ВИЗР. - Л.: ВИЗР, 1937. - С. 81-84.

350. Тымченко, Л.Ф. Устойчивость пшеницы к пыльной головне / Л.Ф. Тымченко. - М., 1976. - 44 с.
351. Тырышкин, Л.Г. Соматоклональная изменчивость пшеницы по устойчивости к вредным организмам / Л.Г. Тырышкин, О.Е. Локтионова, О.В. Салимжанова // Вестник защиты растений. - 2000. - № 2. - С. 16-19.
352. Тырышкин, Л.Г. Сравнительная характеристика вирулентности *Puccinia recondita* Rob. ex Desm. syn.: *Puccinia triticina* Erikss. в Среднем Поволжье / Л.Г. Тырышкин, В.Г. Захаров, В.В. Сюков // Вавиловский журнал генетики и селекции. - 2014. - Т. 18, № 2. - С. 373-377.
353. Тютюрев, С.Л. Совершенствовать защиту сельскохозяйственных культур от семенной и почвенной инфекции / С.Л. Тютюрев // Защита и карантин растений. - 2000.- № 2.- С. 14.
354. Ульянищев, В.И. Определитель головнёвых грибов / В.И. Ульянищев. - М., 1952. - 182 с.
355. Федотова, Т.И. Современные аспекты проблемы иммунитета растений к болезням / Т.И. Федотова, В.В. Шопина. - М., 1974. - С. 1-76.
356. Фиалковская, Е.А. Пыльная головня пшеницы / Е.А. Фиалковская // Киев: Госсельхозиздат УССР, 1963. - 222 с.
357. Фитосанитарная экспертиза зернового поля и принятие решений по опрыскиванию пшеницы фунгицидами. Теория и практические рекомендации // Защита и карантин растений - 2016. - №5. - С.53-88.
358. Харина, А.В. Головные болезни яровой мягкой пшеницы в условиях Евро-Северо-Востока / А.В. Харина // Аграрная наука Евро-Северо-Востока. - 2013. -№ 1.- С. 15-18.
359. Харина, А.В. Пыльная головня яровой пшеницы в Кировской области / А.В. Харина // Защита и карантин растений. - 2013. - №3. - С.50-52.
360. Хохряков, М.К. Специализация видов ржавчины хлебных злаков в нечернозёмной полосе Европейской части СССР / М.К. Хохряков // Вестник защиты растений. - 1941. - Вып. 1. - С. 116-125.

361. Цветкова, Н.А. Вредоносность септориоза колоса озимой пшеницы в Нечерноземье / Н.А. Цветкова, А.М. Симон // Микология и фитопатология. - 1994. - Т.28, вып.4. - С.70-74.
362. Цыганков, В.И. Селекция яровой пшеницы на устойчивость к видам головни и ржавчины в условиях Западного Казахстана / В.И. Цыганков // Известия Оренбургского гос. аграр. ун-та. - 2012. - Т. 2, № 34-1. - С. 15-19.
363. Цыганков, И.Г. Использование разнообразия морфологических признаков при создании экологически устойчивых сортов яровой пшеницы в западном Казахстане / И.Г. Цыганков, В.И. Цыганков // Вестник регион. сети по внедрению сортов пшеницы и семеноводству. - Алма-Ата, 2003. - №1 (4). - С. 140-143.
364. Чекмарёв, В.В. Зависимость развития бурой ржавчины озимой пшеницы и ржи от количества дней с определёнными факторами погоды / В.В. Чекмарёв // Зерновое хоз-во России. - 2005. - №5(41) - С. 14-18.
365. Чекмарёв, В.В. Краткосрочный прогноз развития ржавчинных заболеваний зерновых культур / В.В. Чекмарёв // Защита и карантин растений. - 2014. - № 7. - С. 26-27.
366. Чекмарёв, В.В. Построение формул прогноза болезней растений на основе граничных значений факторов погоды / В.В. Чекмарёв, Ю.В. Зеленева, Э.А. Конькова, А.В. Козачек // Вопросы современной науки и практики. - 2017. - № 4. - С. 15-22.
367. Чекмарёв, В.В. Прогноз развития септориоза озимой пшеницы / В.В. Чекмарёв // Бюл. Ставроп. НИИСХ. - 2012. - №4. - С.469-472.
368. Ченкин, А.Ф. Справочник агронома по защите растений / А.Ф. Ченкин, В.А. Черкасов, В.А. Захаренко, Н.Р. Гончаров. - М.: Агропромиздат, 1990.-367с.
369. Чигирёв, С.М. Развитие септориоза на посевах яровой пшеницы в Северном Казахстане / С.М. Чигирёв, М.Н. Васецкая // Вопросы защиты сел.-хоз. растений и животных от болезней: сб. науч. тр. - Алма-Ата, 1989. - Ч. 1. - С. 40-44.

370. Чулкина, В.А. Защита зерновых культур от болезней при интенсивной технологии их возделывания / В.А. Чулкина // Научно-технический бюллетень. - Новосибирск, 1988. - Вып. 3. - 47 с.
371. Чумаков, А.Е. Методика определения потерь урожая хлебных злаков от головни / А.Е. Чумаков // Бюл. ВНИИЗР. - 1962. - № 7. - С. 77-80.
372. Шаманин, В.П. Вирулентность гриба *Puccinia triticina* на сортах и селекционных линиях мягкой пшеницы на опытном поле ОмГАУ в 2013 г. / В.П. Шаманин [и др.] // Вестн. Алтайск. ГАУ. - 2014. - Т.6 (116). - С.36-42.
373. Шаманин, В.П. Потепление климата и урожайность яровой мягкой пшеницы в условиях южной лесостепи Западной Сибири / В.П. Шаманин и др. // Современные проблемы науки и образования (Электрон. журн.). - М., 2014. - №1. - Режим доступа к журн.: <http://www.science-education.ru/>, дата обращения 23.07.2017.
374. Шестакова, А.П. Наследование устойчивости яровой пшеницы к пыльной головне *Ustilago tritici* (Pers) Jens / А.П. Шестакова, А.А. Вьюшков // Генетика. - 1974. - Т.10, № 8. - С. 17-24.
375. Шехурдин, А.П. Избранные сочинения. - М., 1961. - С.37-47.
376. Шешегова, Т.К. Анализ фитосанитарного состояния посевов яровых зерновых культур в Кировской области (аналитический обзор) / Т.К. Шешегова // Аграрная наука Евро-Северо-Востока. - 2015. - № 5. - С. 10-14.
377. Шифман, И.А. Методы и результаты гибридизации форм бурой ржавчины злаков / И.А. Шифман // Тр. ВИЗР. - 1958. - № 10. - С. 137-151.
378. Шишкин, Н.В. Результаты оценки коллекционных образцов озимой пшеницы на устойчивость к твёрдой головне / Н.В. Шишкин, Т.Г. Дёрова, Д.М. Марченко // Зерновое хозяйство России. - 2015. - №2. - С.60-63.
379. Шкаликов, В.А. Головневые заболевания зерновых культур / В.А. Шкаликов // Защита и карантин растений. - 2002. - №1. - С.37-38.
380. Шпанев, А.М. Вредоносность септориоза и мучнистой росы с учётом совместного влияния на яровую пшеницу всего комплекса вредных организмов / А.М. Шпанев // Современные системы защиты растений от

болезней и перспективы использования достижений биотехнологии и генной инженерии: материалы Всерос. совещ.(16-18 июля). - Голицино, 2003. - С. 27-28.

381. Штайн, Н.Н. Угрозу посевам представляет септориоз / Н.Н. Штайн // Защита растений. - 1997. - № 5. - С. 39-40.
382. Шуляковская, Л.Н. Амистар экстра - перспективный фунгицид для озимой пшеницы на Северном Кавказе / Л.Н. Шуляковская, Л.Г. Ненадова, Т.В. Павлова // Защита и карантин растений. - 2006.- № 6.- С.31-32.
383. Юмашев, Н.П. Приёмы повышения эффективности удобрений на чернозёмных почвах Центрально-Чернозёмной зоны: автореф. дис. ... д-ра сел.-хоз. наук / Н.П. Юмашев. - М., 2011. - 39 с.
384. Ячевский, А.А. Ежегодник сведений о болезнях и повреждениях культурных и дикорастущих полезных растений / А.А. Ячевский. - СПб, 1912. - 488 с.
385. Abdalla, M.M. Coult uniform resistance be generated Stimulativ speculations / M.M. Abdalla // Euphytica. - 1971. - Vol. 20, № 3. - P. 427-429.
386. Adhikari, T.B. Identification and molecular mapping of a gene in wheat resistance to the *Mycosphaerella graminicola* / T.B. Adhikari, J.M. Anderson, S.B. Goodwin // Phytopathology. - 2003. -Vol.93. - P.1158-1164.
387. Adhikari, T.B. Microsatellite markers linked to the *Stb2* and *Stb3* genes for resistance to *Septoria tritici* blotch in wheat / T.B. Adhikari, H. Wallwork, S.B. Goodwin // Crop Science. - 2004a. -Vol.44. - P. 1403-1411.
388. Adhikari, T.B. Molecular mapping of *Stb1*, a potentially durable gene for resistance to *Septoria tritici* blotch in wheat / T.B. Adhikari [e.a.]// Theor. Appl. Genet. - 2004b. -Vol. 109. - P. 944-953.
389. Adhikari, T.B. Molecular mapping of the gene *Stb4* gene for resistance to *Septoria tritici* blotch in wheat / T.B. Adhikari, J.R. Cavaletto, J. Dubcovsky, J. Gieco, A.R. Schlatter, S.B. Goodwin // Phytopathology. - 2004c. - Vol. 94. - P.1198-1206.

390. Adhikari, T.B. Quantitativation of *Mycosphaerella graminicola* in wheat by real-time PCR / T.B. Adhikari [e.a.] // *Phytopathology*. - 2004d. -Vol. 94. - P.2.
391. Afanasenko, O.S. Climate change and the forecast of plant diseases in North-Western Region of Russia / O.S. Afanasenko, M.M. Levitin // *NJF Report*. - 2012. -Vol.8, № 7. - P.49-50.
392. Agrawal, R.K. Inheritance of resistance of NP 790 wheat to loose smut / R.K. Agrawal, K.B. Jain // *Indian J. Genet. Plant Breed.* - 1965. - Vol. 25, №. 3. - P. 376-380.
393. Allan, R.E. Registration of 'Tres' wheat / R.E. Allan [e.a.] // *Crop Science*. - 1986. -Vol.26. - P. 203-204.
394. Allan, R.E. Registration of 'Tyee' wheat / R.E. Allan [e.a.] // *Crop Science*. - 1980. -Vol.20. - P. 829-830.
395. Al-Maarof, E.M. Proceedings of the 15<sup>th</sup> International Plant Protection Congress / E.M. Al-Maarof, R. Singh, J. Huerta // May 11-16, 2004, Beijing, China, 2004. - P. 352.
396. Al-Maarof, E.M. Efficiency of some fungicides in common bunt disease control in wheat / E.M Al-Maarof, F.A. Fiadh, A.I Quli // *Proc. 2nd Intern. conf. develop. environment in Arab World*. - 2004. - P.23-25.
397. Al-Maarof, E.M. Searching for resistance sources to wheat common bunt disease AND efficiency of *Bt-genes* against *Tilletia tritici* and *T. laevis* populations / E.M. Al-Maarof, R.M. Ali, H.A. Mahmood T.M. Aziz // *Agric. & Forest*. - Podgorica, 2016. - Vol. 61, Iss. 1. - P. 175-186.
398. Anderson, M.Y. Interpreting residual effect of «deafed» resistance genes, Luigi N.H. Asurley of virulence genes in Wheatstem rust, *Puccinia graminis* F. sp. Tritici / M.Y. Anderson // *Pflanzenzucht*. - 1982. - Vol. 90, № 11. - P. 199.
399. Arraiano, L.S. A gene in European wheat cultivars for resistance to an African isolate of *Mycosphaerella graminicola* / L.S. Arraiano [e.a.] // *Plant Pathology*. - 2007. -Vol. 56. - P. 73-78.

400. Arraiano, L.S. Chromosomal location of a gene for resistance to *Septoria tritici* blotch (*Mycosphaerella graminicola*) in the hexaploid wheat 'Synthetic 6x' / L.S. Arraiano, A.J. Worland, C. Ellerbrook, J.K.M. Brown // Theor. Appl. Genet. - 2001. -Vol. 103. - P. 758-764.
401. Arraiano, L.S. Identification of isolate specific and partial resistance to *Septoria tritici* blotch in 238 European wheat cultivars and breeding line / L.S. Arraiano, J.K.M. Brown // Plant Pathology.-2006. - Vol. 55. - P. 726-738.
402. Arraiano, S.L. Chromosomal location of a gene for resistance to *Septoria tritici* blotch (*Mycosphaerella graminicola*) in the hexaploid wheat 'Synthetic 6x' / S.L. Arraiano, A.J. Werland, C. Ellerbrook, J.K.M. Brown // Theor. Appl. Genet. - 2001. -Vol.103. - P. 758-764.
403. Ausemus, E.R. Asummary of genetic studies in hexploid wheats / E.R. Ausemus, J.B. Harrington, L.P. Reitz, W.W. Worzella // J. Am. Soc. Agron. - 1946. -Vol. 38. -P.1082-1099.
404. Available from supplement: [http://www.shigen.nig.ac.jp/wheat/komugi/genes/macgene/supplement 2007.pdf](http://www.shigen.nig.ac.jp/wheat/komugi/genes/macgene/supplement%2007.pdf), дата обращения 23.07.2017.
405. Babayants, L.T. *Tilletia caries* and resistance of wheat to this pathogen in Ukraine / L.T. Babayants, O.V. Babayants, V.L. Baranovskaya, L.A. Dubinina // Czech J. Genet. Plant Breed. -2006. - Spec. Iss. vol. 42. - P.33-36.
406. Babodoost, M. Factors affecting infection of wheat seedling by *Septoria nodorum* / M. Babodoost, T.T. Hebert // Phytopathology. -1984. - Vol. 74, N 5. - P. 592-595.
407. Bahader, P. Dinamics of stem rust popylation in Indio during 1966-1980 and strategy for its management / P. Bahader, S. Nagarajan, S.K. Neyar // Indian J. Yenet. Plant Breed. - 1984. - Vol. 44, № 2. - P. 190-200.
408. Baker, E.P. Inheritance of resistance to bunt in Turkey wheat selections / E.P. Baker // Proc. Linnaean Soc. New South Wales, 1967. - Vol. 90. - P. 189-210.
409. Bartos, P. Yenetike Zokladyrezi tence rostlin k chorbam. Sb. uv TYZ / P. Bartos // Yenet, aslecht. - 1982. - Vol. 18, № 1. - P. 1-15.

410. Blaszczyk, L. Verification of STS markers or leaf rust resistance genes of wheat by seven European laboratories / L. Blaszczyk [e.a.] // Cell Mol. Biol. Lett. - 2004. - Vol. 9. - P. 805-817.
411. Blazkova, V. Virulence pattern of European bunt samples (*Tilletia tritici* and *T. leavis*) and sources of resistance / V. Blazkova, P. Bartos // Cereal Res. Comunic. - 2002. - Vol. 30. - P. 335-342.
412. Brading, P.A. A gene-for-gene relationship between wheat and *Mycosphaerella graminicola*, the *Septoria tritici* blotch pathogen / P.A. Brading, E.C.P. Verstappen, G.H.J. Kema, J.K.M. Brown // Phytopathology. - 2002. - Vol. 92. - P. 439-445.
413. Brennan, P.S. J. Austr. Inst. Agric. Sci. / P.S. Brennan [et. al.]. - 1983. - Vol. 49. - P. 47.
414. Bressman, E.N. Varietal resistance, physiologic specialization and inheritance studies in bunt of wheat / E.N. Bressman // Oregon Agric. Exp. Station Bull. - 1931. - № 281. - 44 pp.
415. Briggs, F.N. A third genetic factor for resistance to bunt, *Tilletia tritici*, in wheat hybrids / F.N. Briggs // J. Genet. - 1933. - Vol. 27. - P. 435-441.
416. Briggs, F.N. Inheritance of resistance to bunt, *Tilletia tritici*, in wheat / Briggs F.N. // J. Agric. Res. - 1926. - Vol. 32. - P. 973-990.
417. Briggs, F.N. Reaction of wheat varieties with known genes for resistance to races of bunt, *T. caries* and *T. foetida* / F.N. Briggs, C.S. Holton // Agronom. J. - 1950. - Vol. 42. - P. 483-486.
418. Browder, L.E. Parasite: host: environment specificity in the cereal wsts / L.E. Browder // Ann. Rev. Phytopathol. - 1985. - Vol. 23. - P. 201-222.
419. Brown, J.K.M. Resistance of wheat cultivars and breeding lines to *Septoria tritici* blotch caused by isolates of *Mycosphaerella graminicola* in field trials / J.K.M. Brown [et. al.] // Plant Pathology - 2001. - Vol. 50. - P. 325-338.
420. Browning, Y. Multiline Cultivars as a means of olisease Control / Y. Browning, K. Frey // Ann. Rev. Phytopathol. - 1969. - P. 355-382.

421. Browning, Y. The multi line conceptin theory and practice / Y. Browning, K. Frey // *Strategies Control. Dis.* -1981. - P. 37-46.
422. Bryan, W.E. Breeding for smut resistance in Arizona-grown wheat / W.E. Bryan // *Arizona Agric. Exp. Station / Technical Bull.* - 1937. -N 66. - 28 pp.
423. BSL: Descriptive list of cultivars [In German: Beschreibende Sortenliste Getreide, Mais, Ölfrüchte, Leguminosen (großkörnig), Hackfrüchte (außer Kartoffeln)], 2012, Bundessortenamt, Osterfelddamm 80, 30627 Hannover].
424. Bpitaphichit, P. Nuclear and cytoplasmic gene control of resistance to loose smut (*Ustilago tritici* (Pers.) Rostr.) in wheat (*Triticum aestivum* L) / P. Bpitaphichit, P. Jones, E.M. Keane // *Theor. Appl. Genet.* - 1989. - Vol. 78, № 4. - P. 897-903.
425. Caldwell, R.M. Complementary lethal genes in wheat / R.M. Caldwell, L.E. Compton // *J. Heredity.* -1943. -Vol. 34. - P. 67-70.
426. Caldwell, R.M. Inheritance of resistance to loose smut of wheat, *Ustilago tritici* in the varietal cross Trumbull × Wabas / R.M. Caldwell, L.E. Compton // *Phytopathology.* - 1947. - Vol. 37, № 1. - P. 4-11.
427. Calpouzos, L. Lapis. Effect of Light on Pycnidium Formation, Sporulation and Tropism by *Septoria nodorum* / L. Lapis Calpouzos // *Sci. J. Senes Paper.* - 1969. - № 7063.
428. Camacho-Casas, M.A. *Septoria tritici* resistance and associations with agronomic traits in a wheat cross/ M.A. Camacho-Casas, W.E. Kronstad, A.L.Scharen // *Crops Sci.* - 1995. - Vol. 35. - P. 971-976.
429. Chartrain, L. Genetics of resistance to *Septoria tritici* blotch in the Portuguese wheat breeding line TE 9111 / L. Chartrain [et al.] // *Theor. Appl. Genet.* - 2005c. -Vol.110. - P. 1138-1144.
430. Chartrain, L. Identification and location of *Stb9*, a gene for resistance to *Septoria tritici* blotch in wheat cultivars Courtot and Tonic / L. Chartrain, P. Sourdille, M. Bernard, J.K.M. Brown // *Plant Pathol.* - 2009. -Vol. 58. - P. 547-555.

431. Chartrain, L. Partial resistance to *Septoria tritici* blotch (*Mycosphaerella graminicola*) in wheat cultivars arina and riband / L. Chartrain, P.A. Brading, J.P. Widdowson, J.K.M. Brown // *Phytopathology*. - 2004. -Vol. 94. - P. 497-504.
432. Chartrain, L. Presence of the *Stb6* gene for resistance to *Septoria tritici* blotch (*Mycosphaerella graminicola*) in cultivars used in wheat-breeding programmes worldwide / L. Chartrain, P.A. Brading, J.K.M. Brown // *Plant Pathology*. - 2005a. -Vol. 54. - P. 134-43.
433. Chartrain, L. Resistance of wheat line Kaucaz-K4500 L.6.A.4 to *Septoria tritici* blotch controlled by isolate specific resistance genes / L. Chartrain, S.T. Berry, J. K.M. Brown // *Phytopathology*. - 2005b. -Vol. 95. - P. 664-671.
434. Chauhan, R.S. Relative aggressiveness of new virulences of *Tilletia foetida* and *T. carries* on wheat cultivars / R.S. Chauhan, A.K. Sood, B.M. Singh // *Indian Phytopathol.* - 1994. -Vol. 47. - P. 232-235.
435. Chelkowski, J. Application of STS markers for leaf rust resistance genes in near-isogenic lines of spring wheat cv. Thatcher. / J. Chelkowski, L. Golka, L. Stepien. // *J.Appl. Genet.* - 2003. - Vol.44. - P. 323-338.
436. Cherukuri, D.P. Molecular mapping of *Aegilops speltoides* derived leaf rust resistance gene Lr28 in wheat / D.P. Cherukuri[et al.] // *Euphytica*. - 2005. - Vol. 143. - P.19-26.
437. Chevaugeon, Y. Pathologie vegetale present et perspectives / Y. Chevaugeon // *Agronomie*. - 1985. - № 5. - P. 385-389.
438. Chungu, C. *Septoria tritici* blotch development as affected by temperature, duration of leaf wetness, inoculum concentration, and host / C. Chungu // *Plant Dis.* - 2001. -Vol. 85, N 4. - P. 430-435.
439. Churchward, J.G. Inheritance of resistance to bunt, *Tilletia tritici* (Bjerk) Winter, and other characters in certain crosses of "Florence wheat" / J.G. Churchward // *Proc. Linnaean Soc. New South Wales*. - 1932. -Vol. 57. - P. 133-147.

440. Churchward, J.G. Studies on the inheritance of resistance to bunt in a cross between Florence and Hard Federation wheats / J.G. Churchward // J. Royal Soc. New South Wales. - 1931. -Vol. 64. - P. 298-319.
441. Coakley, S.M. Climate change and plant disease management / S.M. Coakley, H. Scherm, S. Chakraborty // Ann. Rev. Phytopathol. - 1999. -Vol. 37. - P. 399-426.
442. Cools, H.J. Are azole fungicides losing ground against *Septoria* wheat disease resistance mechanisms in *Mycosphaerella graminicola* / H.J. Cools, B.A. Fraaije // Pest Manag Sci., 2008. - 64: 681-684.
443. Cornish, P.S. Physiological responses of wheat (*Triticum aestivum*) to infection with *Mycosphaerella graminicola* causing *Septoria tritici* blotch / P.S. Cornish, G.R. Baker, G.M. Murray // Aust. J. Agric. Rec., 1990. - Vol. 41. - P. 317-327.
444. Cox, T.S. Leaf rust resistance genes *Lr41*, *Lr42* and *Lr43* transferred from *Triticum tauschii* to common wheat / T.S. Cox, W.J. Raupp, B.S. Gill. // Crop Sci. - 1994. -Vol. 34. - P. 339-343.
445. Czembor, P.C. Study of genetic variability among monopycnidial and monopycnidiospore isolated derived from single pycnidia of *Staganospora* spp. and *Septoria tritici* with use of RAPD-PCR, MP-PCR and rep-PCR techniques / P.C. Czembor, E. Arseniuk // J. Phytopathol. - 1999. - Vol. 147. - № 9. - P.539-546.
446. Dariaee, A.A. Identification of new wheat common bunt pathotypes (*Tilletia laevis* Kuhn.). Dry land Agricultural Research Sub-Institute, Sararood, Kermanshah, Iran. / A.A Dariaee, Biglar, H. Ghazali, Haghparast // J. Communic. Agric. Appl. Biol. Sci. - 2006. -Vol. 71, № 3. - P.1093-101.
447. Da-Silva, P.R. Monosomic and molecular mapping of adult plant leaf rust resistance genes in the Brazilian wheat cultivar Toropi / P.R. D a-Silva [et al.] // Genet. Mol. Res. - 2012. -Vol. 11, № 3. - P. 2823-2834.
448. Delalis, Z. Obicna glavica psenice (*Tilletia tritici*) - problemi i preporuke / Z. Delalis // Biljni lekar. - 2007. - God. 35, №1. - P.31-37.

449. Demeke, T. A DNA marker for the *Bt-10* common bunt resistance gene in wheat / T. Demeke, A. Laroche, D.A. Gaudet // *Genome*. -1996. - Vol. 39. - P. 51-55.
450. Dhitaphichit, P. Nuclear and cytoplasmic gene control of resistance to loose smut (*Ustilago tritici* (Pers.) Rostr. in wheat (*Triticum aestivum* L.) / P. Dhitaphichit, P. Jones, E.M. Keane // *Theor. Appl. Genet.* - 1989. - Vol. 78, №4. - P. 897-903.
451. Doling, D.A. The influence of seedling competition on the amount of loose smut (*Ustilago tritici* (Jens.) Rostr.) appearing in barley crops / D.A. Doling // *Ann. Appl. Biol.* 1964. - Vol. 54. - № 1. - P. 235-243.
452. Druzhin, A.E. Reaction of cultivars and lines of bread wheat to loose smut / A.E. Druzhin, V.A. Krupnov // *Ann. Wheat Newslett.* - R.S., USA., 1999. - Vol. 45. - P. 131-132.
453. Dubin, H. The strategy of the international maize and wheat improvement center (SIMMIT) for breeding disease resistant wheat / H. Dubin, S. Rajaram // *An international approach - Strategies control Cer., Dis.* - 1981. - P.27-35.
454. Dumalasoova, V. Resistance of winter wheat cultivars to common bunt *Tilletia tritici* (Bjerk.) Wint. and *T. laevis* Kuhn / V. Dumalasoova, P. Bartosh // *J. Plant Dis. & Port.* - 2006. -Vol. 113. - P. 159-163.
455. Dumalosoova, V. Rust resistance genes in winter cultivars registered in the Czech Republic / V. Dumalosoova, Hanzulova, P. Bartos // *Proc.11<sup>th</sup> Intern. cereal rusts powdery mildews conf.* (22-27 August 2004). -Norwich (UK), 2004. - P. 2.16.
456. Dumitras, L. New data and some synthetic considerations in the problems at host range in the species of *Tilletia* / L. Dumitras // *Rev. Roumaine pec. Ser. Rot.* - 1971. - Vol. 16, № 4. - P. 289-301.
457. Karf-Hermann, E. Zur Krankheitsresistenz von Pflanzen / E. Karf-Hermann // *Wiss.und Fortsch.* - 1980. - Vol. 30, № 20. - P.55-58.
458. Eriksen, L. Inheritance and localisation of resistance to *Mycosphaerella graminicola* causing *Septoria tritici* blotch and plant height in the wheat

- (*Triticum aestivum* L.) genome with DNA markers / L. Eriksen, F. Borum, A. Jahoor // *Theor. Appl. Genet.* - 2003. - Vol. 107. - P. 515-527.
459. Eriksson, L. Die Pilzkrankheiten der Landwirtschaftlichen Kulturpflanzen. Praktischer Ratgeber für Studierende und Landwirte / L. Eriksson. - Leipzig, 1913. - P. 16.
460. Ernink, A.N. Genetics of host-parasite relationships and uniform and differential resistance / A.N. Ernink // *Neth. Y. Plant. Pathol.* - 1976. - Vol. 82, № 4. - P. 133-145.
461. Eskes, A.B. Bases genéticas da especificidade horizontal a patógenos em plantas / A.B. Eskes // *Nature.* - 1966. - Vol. 212, № 5059. - P. 266-267.
462. Eyal, Z. The *Septoria* Diseases of Wheat: Concepts and Methods of Management / Z. Eyal, A.L. Scharen, J.M. Prescott, M. Van Ginkel // *CIMMYT.*, 1987. - Mexico, D.F.
463. Eyal, Z. The *Septoria tritici* and *Stagonospora nodorum* blotch diseases of wheat / Z. Eyal // *European J. Plant Pathol.* - 1999. - Vol. 105. - P. 629-641.
464. Fezer, K.D. Differential incidence of loose smut among seedsize class within barley seedlets / K.D. Fezer // *Crop. Sci.* - 1962. - Vol. 2, № 2. - P. 233-239.
465. Finci, S. Studies on the pathogenic races of *Tilletia foetida* and *Tilletia caries* and their pathogenicity on some wheat varieties in Turkey / S. Finci // *EPPO Bull.* - 1981. - Vol. 11. - P. 77-82.
466. Fischer, G.C. Biology and control of the smut fungi / G. Fischer, C. Holton // New York: The Ronald Press Company, 1957.
467. Fischer, G.W. The susceptibility of certain wild grasses to *Tilletia tritici* and *Tilletia laevis* / G.W. Fischer // *Phytopathology.* - 1936. - Vol. 26, № 9. - P. 867-886.
468. Fitzgerald, P.M. Inheritance of resistance to certain races of leaf rust in wheat / P.M. Fitzgerald, R.M. Caldwell, O.E. Nelson // *Agronomy J.* - 1957. - Vol. 49. - P. 539-543.
469. Flor, H.H. Host parasite interactions in flax rust - Its genetic and other implications / H.H. Flor // *Phytopathology.* - 1955. - Vol. 45. - P. 680-685.

470. Flor, H.H. Inheritance of reactions to rust in flux / H.H. Flor // J. Agric. Res. - 1947. - Vol. 74. - P. 335-357.
471. Fraaije, B.A. Role of ascospores in further spread of QoI-resistant cytochrome *b* alleles (G143A) in field populations of *Mycosphaerella graminicola* / B.A. Fraaije [et al.] // Phytopathology. -2005. - Vol. 95. -P. 933-941.
472. Gaines, E.F. Reaction of varieties and hybrids of wheat to physiologic forms of bunt / E.F. Gaines, W.K. Smith // J. Amer. Soc. Agronom. - 1933. -Vol. 25.- P. 273-284.
473. Garrett, K.A. Climate change effecte on plant disease / K.A. Garrett [et al.] // Ann. Rev. Phytopathol. - 2006. -Vol. 44. - P. 489-509.
474. Garrett, K.A. Plant pathogens as indicators of climate change / K.A. Garrett [et al.]; ed. T. Letcher // Climate change: observed impacts on Planet Earth. - Dordrecht: Elsevier, 2009. - P. 425-437.
475. Gaskin, T.A. Some histological and genetic relationships of resistance of wheat to loose smut / T.A. Gaskin, J.F. Schafer // Phytopathology. -1962. - Vol. 52, №7. - P. 602 - 607.
476. Gassner, G. Uber die In fektion von Weizen und Roggen durch verschiedene *Tilletia* - Arten / G. Gassner, E. Niemann // Phytopathol. Z. - 1954. - Bd. 22, H. 1. - S. 109-124.
477. Gaudet, D.A. Compatible and incompatible interactions in wheat involving the *Bt-10* gene for resistance to *Tilletia tritici*, the common bunt pathogen / D.A. Gaudet [et al.] // Phytopathology. - 2007. -Vol. 97. - P. 1397-1405.
478. Gaudet, D.A. Compatible and incompatible interactions involving the *Bt10* gene in wheat for resistance to *Tilletia tritici*, the common bunt pathogen / D.A. Gaudet [et al.] // Proc. 15th biennial workshop on the smut fungi (11-14 June 2006). - Prague, 2006.
479. Genetic Resources Information System for Wheat. <http://www/wheatpedigree.net>, дата обращения 30.07.2017.

480. German, S.E. Effect of gene *Lr34* in enhancement of resistance to leaf rust of wheat / S.E. German, J.A. Kolmer // Theor. Appl. Genet. - 1992. - Vol. 84. - P. 97-105.
481. Ghaffary, S.M.T. Genetic analysis of resistance to *Septoria tritici* blotch in the French winter wheat cultivars balance and apache/ S.M.T. Ghaffary[et al.] //Theor. Appl. Genet. - 2011. -Vol. 123. - P. 741-754.
482. Ghaffary, S.M.T. New broad-spectrum resistance to *Septoria tritici* blotch derived from synthetic hexaploid wheat / S.M.T. Ghaffary [et al.] // Theor. Appl. Genet. - 2012. - Vol. 124. - P. 125-142.
483. Gill, B.S. Resistance in *Aegilops squarrosa* to wheat leaf rust, wheat powdery mildew, greenbug, and Hessian fly / B.S. Gill[et al.] // Plant Dis. - 1986. -Vol. 70. - P. 553-556.
484. Goates, B.J. Common bunt and dwarf bunt R.D. / B.J. Goates // Bunt and smut diseases of wheat: concepts and methods of disease management. - Mexico, 1996. - P.12-25.
485. Goates, B.J. Identification of new pathogenic races of common bunt and dwarf bunt fungi and evaluation of known races using an expanded set of differential wheat lines / B.J. Goates // Plant Dis. - 2012. -Vol. 96. - P. 361-369.
486. Goodwin, S.B. A new map location of gene *Stb3* for resistance to *Septoria tritici* blotch in wheat / S.B. Goodwin [et al.] // Crop Sci. - 2015. -Vol. 55. - P. 35-43.
487. Goodwin, S.B. Back to basics and beyond: increasing the level of resistance to *Septoria tritici* blotch in wheat / S.B. Goodwin // Austr. Plant Pathol. - 2007. - Vol.36. - P. 532-538
488. Goodwin, S.B. Development of Isogenic Lines for Resistance to *Septoria tritici* Blotch in Wheat / S.B. Goodwin, I. Thompson // Czech J. Genet. Plant Breed., 47, 2011 (Special Issue): P. 98-101.
489. Gowda, M. Relatedness severely impacts accuracy of marker-assisted selection for disease resistance in hybrid wheat / M. Gowda, Y. Zhao, T.

- Würschum, C.F. Longin, T. Miedaner, E. Ebmeyer et al. // *Heredity*, 2014. - 112:552-61.
490. Goyeau, H. Low diversity and fast evolution in the population of *Puccinia triticina* causing durum wheat leaf rust in France from 1998 to 2009, as revealed by an adapted differential set / H. Goyeau[et al.] // *Plant Pathol.* -2012. - Vol. 61, №4. - P.761-772.
491. Groenewald, P. AFLP and STS tagging of *Lr19*, a gene conferring resistance to leaf rust in wheat / P. Groenewald [et al.] // *Theor. Appl. Genet.* - 2001. - № 103. - P. 618-624.
492. Gulyaeva, E.I. Regional diversity of Russian populations of *Puccinia triticina* in 2007 / E.I. Gulyaeva, A.P. Dmitriev, E. Kosman // *Canad. J. Plant Pathol.* - 2012.- Vol. 34, № 2. - P. 213-224.
493. Gupta, S.K. Development and validation of molecular markers linked to an *Aegilops umbellulata*-derived leaf rust-resistance gene, *Lr9*, for marker-assisted selection in bread wheat / S.K. Gupta[et al.] // *Genome.* - 2005. - Vol. 48, № 5. - P. 823-830.
494. Gupta, S.K. Identification and validation of molecular markers linked to the leaf rust resistance gene *Lr19* in wheat / S.K. Gupta, A. Charpe, K.W. Prabhu, O.M.R. Hague // *Theor. Appl. Genet.* - 2006. - Vol. 113. - P.1027-1036.
495. Hagberg, A. Trends in plant breeding strategies / A. Hagberg // *Bull. Depp.* - 1980. - Vol. 10, № 3. - P. 285-291.
496. Hancalova, A. Physiologic specialization of wheat leaf rust (*Puccinia triticina* Eriks.) in the Slovak Republic in 2005, 2006 and 2008 / A. Hancalova, J. Huszar, E. Herzova, P. Bartos // *Czech J. Genet. Plant Breed.* - 2010. - №46. - P. 114-121.
497. Hanzalova, A. Physiologic specialization of whea leaf rust (*Puccinia triticina* Eriks.) in the Slovak Republic in 2009-2011 / A. Hanzalova, T. Sumikova, J. Huszar, P. Bartos // *Czech. J. Genet. Plant. Breed.* - 2012. - Vol. 48, №3. - P.101-107.

498. Hanzalova, A. Resistance of triticale to wheat leaf rust (*Puccinia triticina*) / A. Hanzalova, P. Bartos // Czech. J. Genet. Plant Breed. - 2011. - Vol 47. №1. - P.10-16.
499. Hartlebh, H. Horesontale Resistenz der Sommer gerstegegen Zwerg rost und derer Einfluss auf die Befallsen - twicklurng der Erregers im Bestand / H. Hartlebh, D. Jerlach // Nachrtblatt Pflanzenschutz DDR. - 1985. - Vol. 39, № 9. - P. 178-180.
500. Helguera, M. Development of PCR markers for wheat leaf rust resistance gene *Lr47*/ M. Helguera, I.A. Khan, J. Dubcovsky // Theor. Appl. Genet. - 2000. - Vol. 101, N 4. - P. 625-631.
501. Hewett, P.D. Seed-borne diseases on wheat harvested from variety trials / P.D. Hewett // J. Natn. Inst. Agr. Bot. - 1966. - Vol. 10. - P. 602-608.
502. Heyne, E.G. Inheritance of resistance to loose smut of wheat in the crosses Kawvale × Clarkan / E.G. Heyne, E.D. Hansing // Phytopatology. - 1955. - Vol. 45, № 1. - P. 8-10.
503. Hiebert, C.W. Genetics and mapping of seedling resistance to *Ug99* stem rust in Canadian wheat cultivars 'Peace' and 'Cadillac' / C.W. Hiebert [et al.] // Theor. Appl. Genet. - 2011. -Vol. 122. - P. 143-149.
504. Hoffmann, J.A. Current status of virulence genes and pathogenic races of the wheat bunt fungi in the north-western USA / J.A. Hoffmann, R.J. Metzger // Phytopatology. - 1976. -Vol. 66. - P. 657-660.
505. Hoffmann, Y.A. Bunt of wheat / Y.A. Hoffmann // Plant Disease., 1982. - Vol. 66, № 11. - P. 979-986.
506. Holton, C.S. Bunt or stinking smut of wheat: a world problem. Minneapolis / C.S. Holton, F.D. Heald // MN: Burgess Publishing Co., 1941.
507. Holton, C.S. Genetic controls of host-parasite interactions in smut diseases / C.S. Holton // Plant pathol. problems and progress 1908-58 University of Wisconsin Press. - Madison, Wisconsin, 1959. - P.145-156.

508. Holton, C.S. Inheritance of chlamydospore and sorus characters in species and race hybrids of *Tilletia caries* and *T. foetida* / C.S. Holton // *Phytopathology*. - 1944. - Vol. 34, № 6. - P. 586-592.
509. Huerta-Espino, J. Global status of wheat leaf rust caused by *Puccinia triticina* / J. Huerta-Espino [et al.]// BGRI 2010 Technical Workshop (30-31 May 2010). - St. Petersburg, Russia, 2010.- P. 49.
510. Hunter, T. The teleomorph stage, *Mycosphaerella graminicola*, in epidemics of *Septoria tritici* blotch on winter wheat in the UK / T. Hunter, R.R. Coker, D.J. Royle // *Plant Pathol.* - 1999. - Vol. 48, №1. - P.51-57.
511. Hussein, S. Chromosome locations of leaf rust resistance genes in selected tetraploid wheat through substitution lines / S. Hussein, J.J. Spies, Z.A. Pretorius et al. // *Euphytica* - 2005. -Vol. 141. - P. 209-216.
512. Hussein, T. Chromosomal location of leaf rust resistance gene *Lr43* from *Aegilops tauschii* in common wheat / T. Hussein [et al.] // *Crop Sci.* - 1997. -Vol. 37. - P. 1764-1766.
513. Ibrahim, I.F. Induced resistance for common bunt disease in wheat cultivar Saber Beg and its hybrids by fast neutrons / I.F. Ibrahim [et al.] // *J. Agric. Water Reso. Res.* - 1989. - Vol. 8, N 1. - P. 97-104.
514. Jackson, L. Regional barley and common and durum wheat performance tests in California / L. Jackson [et al.] // *Agronom. Progress Report.* - 2000. - Vol. 272. - P. 1-56.
515. Jenkyn, J.F. Effects of treatments to perennial ryegrass on the development of *Septoria* spp. in a subsequent crop of winter wheat / J.F. Jenkyn, J.E. King // *Plant. Pathol.* - 1988. - Vol. 37, N 1. - P.112-119.
516. Joerger, M.S. Research and development of enzyme-linked immunosorbent assays for the detection of the wheat pathogens *S. nodorum* and *S. tritici* / M.S. Joerger, L.T. Hirata, M.A. Baxter // Brighton crop protect. conf. - Pests and dis. - 1992. - Vol. 7A.
517. Johnson, T. A form of *Leptosphaeria avenaria* on wheat in Canada / T. Johnson // *Can. J. Res. Sect.* - 1947. - P. 259-270.

518. Jones, D.G. Partial resistance, cultural mixture and development in the *Septoria nodorum* - Wheat association / D.G. Jones // *Septoria of cereals*. - Montana, 1985. - Vol. 12. - P. 3-9.
519. Kassa, M.T. Genetics and mapping of resistance to *Ustilago tritici* in the hexaploid wheat (*Triticum aestivum*) variety 'AC Foremost' / M.T. Kassa, J. M. McCartney // Unpublished abstr., 2012.
520. Kassa, M.T. Mapping of the loose smut resistance gene *Ut6* in wheat (*Triticum aestivum* L.) / M.T. Kassa, J.G. Menzies, C.A. McCartney // *Mol. Breeding*, 2013. - Doi: 10.1007/s11032-013-9973-2.
521. Kavanagh, T. Factors influencing seedling infection of barley by *Ustilago nuda* (Jens.) Rostr / T. Kavanagh // *Ann. Appl. Biol.* - 1964. - № 2.- P. 225-230.
522. Kelm C. The genetic architecture of seedling resistance to *Septoria tritici* blotch in the winter wheat doubled-haploid population Solitär×Mazurka / C. Kelm [et al.] // *Mol. Breed.* - 2012. - Vol. 29. - P. 813-830.
523. Kema, G.H.J. Successful crosses and molecular tetrad and progeny analyses demonstrate heterothallism in *Mycosphaerella graminicola* / G.H.J. Kema [et.al.] // *Current Genet.* - 1996. - Vol. 30, №3. - P. 251-258.
524. Kema, G.H.J. Avirulence in the wheat *Septoria tritici* leaf blotch fungus *Mycosphaerella graminicola* is controlled by a single locus / G.H.J. Kema, E.C.P. Verstappen, C. Waalwijk // *Molec. Plant-Microbe Interact.* - 2000. - Vol. 13. - P.1375-1379.
525. Kema, G.H.J. Genetic variation for virulence and resistance in the wheat *Mycosphaerella graminicola* pathosystem. Comparative seedling and adult plant experiments / G.H.J. Kema, C.H. van Silfhout // *Phytopathology*. - 1997. - Vol. 87. - P. 266-272.
526. Kema, G.H.J. Genetic variation for virulence and resistance in the wheat-*Mycosphaerella graminicola* pathosystem. I. Interaction between pathogen isolates and host cultivars/ G.H.J. Kema [et al.] // *Phytopathology*. - 1996. - Vol. 86. - P. 200-212.

527. Kema, G.H.J. Histology of the pathogenesis of *Mycosphaerella graminicola* in wheat / G.H.J. Kema, D.Z. Yu, F.H.J. Rijkenberg, M.W. Shaw, R.P. Baayen // *Phytopathology*. - 1996. - Vol. 86. - P.777-786.
528. Kerber, E.R. Resistance to leaf rust in hexaploid wheat: *Lr32*, a third gene derived from *Triticum tauschii* / E.R. Kerber // *Crop Sci*. - 1987. - Vol. 27. - P. 204-206.
529. Khoknar, L.K. Alternative gramineous hosts of *Leptosphaetia nodorum* including two new records for the USA / L.K. Khoknar, R.P. Pacumbaba // *J. Phytopathol*. - 1987. - Vol. 120, N 1. - P.75-80.
530. Kim, W. Agronomic effect of wheat-rye translocation carrying rye chromatin (1R) from different sources / W. Kim [et al.] // *Crop Sci*. - 2004. - Vol. 44. - P. 1254-1258.
531. King, J.E. Review of *Septoria* diseases of wheat and barley / J.E. King, R.J. Cook, S.C. Melville // *Ann. Appl. Biol*. - 1983. - Vol. 103. - P. 345-373.
532. Kiraly, Z. Developing concepts of plant resistance to infections / Z. Kiraly // *Acta Phytopathol. Acad. Sci*. - 1973. - Vol. 8, № 3-4. - P. 381-390.
533. Kiyosawa, S. Development of methods for the comparison of utility values of varieties carrying various types of resistance / S. Kiyosawa. - 1977.
534. Kloppers, F.L. Effects of combinations amongst genes *Lr13*, *Lr34* and *Lr37* on components of resistance in wheat to leaf rust / F.L. Kloppers, Z.A. Pretorius // *Plant Pathol*. - 1997. - Vol. 46. - P. 737-750.
535. Knox, R. Resistance in wheat to loose smut / R. Knox, J. Menzies // *Disease resistance in wheat*. - CABI Publishing, 2012. - P. 160-190.
536. Knox, R.E. A monoclonal antibody chromosome marker analysis used to locate a loose smut resistance gene in wheat chromosome 6A / R.E. Knox, N.K. Howes // *Theor. Appl. Genet*. - 1994. - Vol. 89, Iss. 6. - P. 525-537.
537. Kochorov, A.S. Long - term dynamics of wheat rust in Eastern Kazakhstan / A.S. Kochorov, A.O. Sagitov // *Inform. Bull. IOBC EPRS*. - Aimagy, 2014. - P.58-59.

538. Kohli, M. Wheat varieties of South America: Names, parentage, pedigrees, and origins / M. Kohli, B. Skovmand. - Mexico, 1997. - 95 p.
539. Kolmer, J.A. Physiologis specialization of *Puccinia peficif* f. sp. *Tritici* in Canada in 1994 / J.A. Kolmer // *Canad. J. Plant. Pathol.* - 1996. - Vol. 18, № 3. - P. 300-302.
540. Kolmer, J.A. Virulence phenotypes of *Puccinia triticina* in South Atlantic states in 1999 / J.A. Kolmer // *Plant Dis.* - 2002. - Vol. 86, № 3. - P. 288-291.
541. Kronstad, W.E. Registration of Hyslop wheat / W.E. Kronstad, W.H. Foote, M.F. Kolding, C.R. Rohde // *Crop Sci.* - 1972. -Vol. 12. - P. 398.
542. Kubiak, K. Virulence frequency of *Tilletia caries* and the occurrence of common bunt on 20 winter wheat cultivars / K. Kubiak, Z. Weber // *Phytopathol. Pol.* -2008. -Vol. 47. - P. 11-19.
543. Lagudah, E.S. Spielmeier 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, №1. - P. 21-30.
544. Lang, W. Zum Parasitismus der Brandpilze / W. Lang // *Jahrest. der Verein fur angewandte Botanik.* - 1913. - №10. - P. 124-127.
545. Laroche, A. Identification of a DNA fragment linked to the bunt *Bt10* resistance gene and its utilization for marker-assisted selection in hexaploid wheat / A. Laroche, T. Demeke, D.A. Gaudet // *Canad. J. Plant Pathol.* - 1996. - Vol. 18. - P. 491.
546. Liatukas, Z. Peculiarities of selection for winter wheat resistance to common bunt / Z. Liatukas, V. Ruzgas // *Agronom. Res.* - 2006. - Vol. 4, spec. lss. - P.257-261.
547. Liatukas, Z. Resistance genes and sources for the control of wheat common bunt (*Tilletia tritici*) / Z. Liatukas, V. Ruzgas // *Biologia.* - 2008. -Vol. 54. - P. 274-278.
548. Lipps, P.E. Seed and soil-borne diseases of field crop. Seed treatment for agronomic crops / P.E. Lipps, A.E. Dorrance, L.H. Rhods, G. La Barge // *Bull. / The Ohio State University.* - 2000. - 3 p.

549. Liu, Y. Molecular mapping relocates the *Stb2* gene for resistance to *Septoria tritici* blotch derived from cultivar Veranopolis on wheat chromosome 1BS / Y. Liu [et al.] // Euphytica. - 2012. - Vol. 190. - P. 145-156.
550. Long, D.L. Virulence of *Puccinia triticina* on wheat in the United States from 1996-1998 / D.L. Long // Plant Dis. - 2000. - Vol. 84. - P. 1434-1441.
551. Lupey, A.Iu. The effect of the plasmon on the inheritance of resistance to *Septoria nodorum* Berk. In soft wheat / A.Iu. Lupey, E.A. Voluevich, A.A. Butoychik // Cytol. Genet. - 2000. - Vol. 34, №3. - P.15-20.
552. Mago, R. Development of wheat lines ca yang stem rust resistance gene *Sr39* with reduced *Aegilops speltoides* chromatin and simple PCR markers for marker-assisted selection / R. Mago[et al.] // Theor. Appl. Genet. - 2009. - Vol. 124. - P.65-70.
553. Mago, R. High-resolution mapping and mutation analysis separate the rust resistance genes *Sr31*, *Lr26* and *Tr9* on the short arm of rye chromosome 1 / R. Mago[et al.] // Theor. Appl. Genet. - 2005. - Vol. 112. - P. 41-50.
554. Mago, R. Identification and mapping of molecular markers linked to rust resistance genes located on chromosome 1RS of rye using wheat-rye translocation lines / R. Mago[et al.] // Theor. Appl. Genet. - 2002. - Vol. 104, №8. - P. 1317-1324.
555. Mago, R. Pryor Identification and mapping of molecular markers linked to rust resistance genes located on chromosome 1RS of rye using wheat-rye translocation lines / R. Mago [et al.] // Theor. Appl. Genet. - 2002. - Vol. 104, №8. - P. 1317-1324.
556. Mains, E.B. Inheritance of resistance to leaf rust *Puccinia triticina* Erikss, in crosses in common wheat *Triticum vulgare* Vill / E.B. Mains, C.E. Leighty, C.O. Johnston // J. Agric. Res. - 1926. - Vol. 32. - P. 931-971.
557. Mains, E.B. Physiological specialization in leaf rust of wheat, *Puccinia triticina* Erikss / E.B. Mains, H.S. Jackson // Phytopathology. -1926. - Vol. 16. - P. 89-120.

558. Maksimov, I. Growth and development of bunt and smut agents on wheat calluses / I. Maksimov, N Troshina, O. Surina // XV Congress of European mycologists. - Saint Petersburg, Russia, 2007. - P.226-228.
559. Mamluk, O.F. Bunts and smuts of wheat in North Africa and the near east / O.F Mamluk; eds. H.J. Braun // Wheat: Prospects for global improvement. - Netherland., 1997. - P. 103-108.
560. Mamluk, O.F. Sources of resistance to common bunt (*Tilletia foetida* and *T. caries* in durum wheat / O.F. Mamluk, M. Nachit // J. Phytopathol. - 1994. - Vol. 124. - P. 122-130.
561. Mariana, N. Latest in breeding for resistance to common bunt in Romania / N. Mariana, N. Saulescu, G. Ittu // Proc. 15th biennial Workshop on the smut fungi (June 11-14 2006). - Prague, 2006.
562. Marshall, D.R. The advantages and hazards of genetic pecificy / D.R. Marshall // Ann. Acad. Sci. - 1977. - Vol. 287, № 4. - P. 1-20.
563. Matanguihan, G.J. Identification of pathogenic races and microsatellite markers of *Tilletia caries* (D.C.) TUL. and mapping of a common bunt resistance gene in winter wheat / G.J. Matanguihan. - Ph.D. Thesis. Washiniversity, 2011. - 189 p.
564. Mathur, H.C. Identification of chromosome carrying genes for resistance to loose smut of bread wheat (*Triticum aestivum* L.) / H.C. Mathur, H.B. Chaudhary, S.R. Sing // Indian J. Genet. Plant Breed. - 1997. - Vol. 57, № 2. - P. 115-119.
565. Mathur, H.C. Inheritance of resistance to loose smutin *Triticum aestivum* / H.C. Mathur, S.P. Kohli // Indian J. Genet. Plant Breed, 1963. - V. 23. - №3. - P. 256-258.
566. Mc. Vey, M.A., The effeck of leaf pubescence on wheat leaf rust infection / M.A. Mc. Vey, D. Statfer// Proc. ND. Acad. Sci. - 1984. - Vol. 39. - P. 94.
567. McCallum, B.D. Wheat leaf rust / B.D. McCallum, C. Hiebert, J. Huerta-Espino, S. Cloutier // Disease resistance in wheat. -Wallingford, 2012. - P. 33-62.

568. McCartney, C.A. Chromosomal location of a race-specific resistance gene to *Mycosphaerella graminicola* in the spring wheat ST6 / C.A. McCartney, A.L. Brûlé-Babel, L. Lamari, D.J. Somers // Theor. Appl. Genet. - 2003. -Vol. 107. - P. 1181-1186.
569. McIntosh, R.A. A catalogue of gene symbols for wheat / R.A. McIntosh // Proc. 6th Intern. Wheat Genet. Symp. - Kyoto, Japan, 1983. - P. 1226.
570. McIntosh, R.A. Anticipatory breeding for resistance to rust diseases in wheat / R.A. McIntosh, G.N. Brown // Ann. Rev. Phytopathol. - 1997. - Vol. 35. - P. 311-326.
571. McIntosh, R.A. Catalogue of gene symbols for wheat / R.A. McIntosh [et al.] - 2007.
572. McIntosh, R.A. Catalogue of Gene Symbols for Wheat / R.A. McIntosh [et al.] // 12th Intern. Wheat Genet. Symp. (8-13 September, 2013). - Yokohama, Japan, 2013. - P. 283
573. McIntosh, R.A. Catalogue of gene symbols for wheat. General introduction 19 Morton V, Staub T (2008) / R.A. McIntosh HGE, M.D. Gale // A Short History Fungicid. - 1991. - 12 p.
574. McIntosh, R.A. Catalogue of gene symbols for wheat / R.A. McIntosh [et al.] // Proc. 10th Intern. Wheat Genet. Symp. - Paestum. Italy, 2003. - Sep 1-6.
575. McIntosh, R.A. Catalogue of gene symbols for wheat / R.A. McIntosh [et al.] // Proc. 9th Intern. Wheat Genet. Symp. ( 2-7 August 1998). - Saskatoon. Canada, 1998. - 236 p.
576. McIntosh, R.A. Genetic resources as the backbone of plant protection / R.A. McIntosh // Induc. Mutat. Plant Dis.: Proc. Symp. - Vienna, 1977. - P. 3-12.
577. McIntosh, R.A. Wheat rusts: an atlas of resistance genes / R.A. McIntosh, C.R. Wellings, R.F. Park // Dordrecht: Kluwer Academic Publishers., 1995.
578. Meiners, J.P. Extension of the known grass host range for *Tilletia caries* by inoculation / J.P. Meiners // Res. Stud. Sta. Coll. Wash. - 1955. - Vol. 24, № 4. - P. 331-336.

579. Menzies, J.G. Common bunt resistance gene *Bt10* located on chromosome 6D / J.G. Menzies, R.E. Knox, Z. Popovic, J.D. Procnier // *Canad. J. Plant Sci.* - 2006. -Vol. 86. - P. 1409-1412.
580. Metzger, R.J. A new factor for resistance to common bunt in hexaploid wheats / R.J. Metzger, B.A. Silbaugh // *Crop Sci.*, 1971. - 11: 66-69.
581. Metzger, R.J. Inheritance of genetic factors which condition resistance to the wheat variety Columbia to selected races of smut *Tilletia caries* and their association with red glumes / R.J. Metzger, C.R. Rohde, E.J. Trione // *Agronom. Abstracts 85: Cited Plant Breeding Abstracts*, 1963. -Vol. 34. - P.445.
582. Metzger, R.J. Inheritance of resistance to common bunt in wheat, C.I. 7090 / R.J. Metzger, C.W. Schaller, C.R. Rohde // *Crop Sci.* - 1979. -Vol. 19. - P. 309-312.
583. Meuwissen, T.H.E. Prediction of total genetic value using genome-wide dense marker maps / T.H.E. Meuwissen, B.J. Hayes, M.E. Goddard // *Genetics.* - 2001. -Vol. 157. - P. 1819-1829.
584. Miedaner, T. Broad-spectrum resistance loci for three quantitatively inherited diseases in two winter wheat populations / T. Miedaner [et al.] // *Molec. Breed.* - 2012. - Vol. 29. - P. 731-742.
585. Miedaner, T. Marker-assisted selection for disease resistance in wheat and barley breeding / T. Miedaner, V. Korzun // *Phytopathology.* - 2012. -Vol. 102.- P. 560-566.
586. Mielke, H. Untersuchungen zur Anfalligkeit inländischer Weizensorten gegenüber der Braunfleckigkeit, *Septoria nodorum* (Berk) Berkeley / H.Mielke // *Mitt. Biol. Bundesanst. Land - und Forstwirtschaft.* - 1994. - № 301. - 79 p.
587. Milliano, W.A. International testing of in complete resistance against brown rust. *Puccinia pefific* in YPHR Wheat Lines / W.A. Milliano, M.A. Breek, Y.C. Zadoks // *Neth. J. Plant Pathol.* - 1986. - Vol. 92, № 2. - P. 49-56.
588. Moghaddam, A.A. Inheritance of resistance to wheat leaf rust in five Indian cultivars Text. / A.A. Maghaddan, P. Bahadur, K.V. Prabhu // *Proc. 15<sup>th</sup> Intern. Plant Protect. Congress* ( May 11-16 2004). - Beijing, China, 2004. - P. 358.

589. Morgunov, A.A. Inheritance of resistance to wheat leaf rust in five Indian cultivars / A.A. Morgunov, P. Bahadur, K.V. Prabhu // Proceeding of the 15<sup>th</sup> International Plant Protection Congress, May 11-16, 2004. - Beijing, China, 2004. - P. 358.
590. Mullaney, A.A. The virulence of leaf rust population and resistance of spring wheat varieties and breeding lines in Northern Kazakhstan and Siberia / A.A. Mullaney [et al.] // 11<sup>th</sup> Intern. cereal rusts and powdery mildews confer.(22-27 August 2004). - Norwick, 2004. -P. 2-51.
591. Narvaez, I. Inheritance of resistance to leaf blotch of wheat caused by *Septoria tritici* / I. Narvaez, R. Caldwell // Phytopathology. - 1957. -Vol. 47. - P. 529-530.
592. Nelson, L.R. Breeding for resistance to *Septoria nodorum* and *Septoria tritici* / L.R. Nelson, D. Marshall // Adv. Agron. -1990. -Vol. 44. - P. 257-277.
593. Nelson, L.R. Genetics of host plant resistance of wheat to *Septoria nodorum* / L.R. Nelson, C.E. Gates // Crop Science. - 1982. -Vol. 22. - P. 771-773.
594. Nelson, L.R. Inheritance of resistance to *Septoria nodorum* in wheat / L.R. Nelson // Crop Sci. - 1980. Vol. 20. - P. 447-449.
595. Neu, C. Genetic mapping of the *Lr20-Pm1* resistance locus reveals suppressed recombination on chromosome arm 7AL in hexaploid wheat / C. Neu, N. Stein, B. Keller // Genome. - 2002. - Vol. 45, №4. - P.737-744.
596. Nicholson, P. Molecular tools to study epidemiology and toxicology of *Fusarium* head blight of cereals / P. Nicholson [et. al.] // Eur. J. Plant Pathol. - 2003. - № 109. - P. 691-703.
597. Nielsen, J. Loose smut. Bunt and smut diseases of wheat / J. Nielsen, P. Thomas // Concept and methods of diseases management. - Mexico, D.F. CIMMYT, 1996. - P. 33-47.
598. Nielsen, J. Three improved differential hosts to identify races of *Ustilago tritici* / J. Nielsen, P.L. Dyck // Canad. J. Plant Pathol. - 1988. - Vol. 10, № 4. - P. 327-331.

599. Nielsen, J.J. Loose smut. Bunt and Smut Diseases of Wheat / J.J. Nielsen // Concepts and methods of diseases management. - Mexico: D.F. CIMMYT, 1996. - P. 33-47.
600. Nielsen, J.J. Races of *Ustilago tritici* and techniques for their study / J.J. Nielsen // Can. J. Plant Pathol. - 1987. - Vol. 9, № 2. - P. 91-105.
601. Nilson, R.R. Genetics horizontal resistance to plant diseases / R.R. Nilson // Ann. Rev. Phytopathol. - 1978. - Vol. 16. - P. 259-378.
602. Ninjmaa, O. The result of evaluation of wheat varieties resistance to leaf rust (*Puccinia tritici*) in Mongolia / O. Ninjmaa, Ya. Myagmarsuren, I. Dagiimaa // Фитосанитарная безопасность агроэкосистем: материалы Междунар. науч. конф. (7-9 июля 2010 г.). - Новосибирск, 2010. - С.197-199.
603. Noruzi, Z. Identification of pathogenic races of wheat common bunt using differential lines in Lorestan province / Z. Noruzi [et al.] // Agric. Sci. Technol. - 2012. - Vol. 4, №2. - P. 154 - 158.
604. Ohms, R.E. Effect of time of inoculation of winter wheat with *Ustilago tritici* on the percentage of embryos infected and on the abundance of hyphae / R.E. Ohms, W.M. Bever // Phytopathology. - 1956. - Vol. 46, № 3. - P. 157-158.
605. Oncică, F. Identification of bunt resistance winter wheat lines at the Agricultural Research Development Station-Simnic / F. Oncică, G. Păunescu, L. Olaru // Proc. 43rd Croatian and 3rd International Symp. Agric.(Feb. 18-21 2008). - Opatija, Croatia, 2008. - P. 345-348.
606. Oncica, F. Potentially new sources of genes for resistance to common Bunt (*Tilletia* spp) in winter wheat (*Triticum aestivum* L.) / F. Oncica, N. Saulescu // Proc. Romanian Academy. Series B. - 2008. - № 1-2. - P.97-100.
607. Palmer, M.L.A. Tritici wheat peduncle structure in relation to slow rusting by *Puccinia graminis* f. sp. Tritici / M.L.A. Palmer, R.D. Wilcoxson // Phytopathology. - 1982. - Vol. 72, № 5. - P. 505-506.
608. Park, R. Breeding cereals for rust resistance in Australia / R. Park // Cereal rusts and powdery mildews: proc. 11<sup>th</sup> Intern. conf. (22-27 August 2004). - Norwicks, 2004. -P. 1-28.

609. Parlevliet, J.E. Components of resistance that reduce the rate of epidemic development / J.E. Parlevliet // *Ann. Rev. Phytopathol.* - 1979. - P. 203-222.
610. Parlevliet, J.E. Disease resistance in plants. A concept in integration horizontal and vertical Resistance / Y.E. Parpevliet // *Acta boil.* - 1976a. - № 3. - P. 227-232.
611. Parlevliet, J.E. Evaluation of the concept of horizontal resistance in the barley *Puccinia hordei* host-pathogen relationship / J.E. Parpevliet // *Phytopathology.* - 1976b. - Vol. 66, № 4. - P. 494-497.
612. Parlevliet, J.E. Resistance of the non race specific type the cereal rusts / J.E. Parpevliet // *Acad. Press.* -1987. -Vol. 2, № 4. - P. 501-525.
613. Parlevliet, J.E. The integrated concept of disease resistance; a new including horizontal and vertical resistance in plants / J.E. Parlevliet, J.C. Zadoks // *Euphtica.* - 1977. - Vol. 26, № 1. - P. 5-21.
614. Patterson, F. Registration of Oasis wheat / F. Patterson [et. al.] // *Crop Sci.* - 1975. - Vol. 15. - P. 736-737.
615. Patterson, F. Registration of Sullivan wheat / F. Patterson [et. al.] // *Crop Sci.* - 1979. -Vol. 19. - P. 297.
616. Perelló, A. Características morfológicas y patogénicas de aislamientos de *Septoria tritici* Rob ex Desm / A. Perelló, C.A. Cordo, H.E. Alippi // *Agronomie.* - 1990. - Vol. 10. - P. 641-648.
617. Pestsova, E. Isolation and mapping of microsatellite markers specific for the D genome of bread wheat / E. Pestsova, M.W. Ganal, M.S. Röder // *Genome.* - 2000. - Vol. 43, №4 -. P. 689-697.
618. Peterson, R.F. Adigrammatic scale for estimating rust intensity of leaves and stem of cereals / R.F. Peterson, A.B. Campbell, A.E. Hannah // *Canad. J. Res. Sect.* - 1948. - Vol. 26. - P. 490-500.
619. Polley, R.W. Surveys of disease of winter wheat in England and Wales, 1976-1988 / R.W. Polley, M.R. Thomas // *Ann. Appl. Biol.* - 1991. - Vol. 119, № 1. - P. 1-20.

620. Prestes, A. Evaluation of wheat response to Septoria leaf blotch/ A. Prestes, J. Hendrix //Ann. Wheat Newslett. - 1975. - Vol. 21. - P. 163-164.
621. Priekule, I. Virulence pattern of common bunt (*Tilletia caries*), Latvian population / I. Priekule // The XVI Biennial workshop on the smuts and bunts (June 14-18 2010). - Lethbridge, Alberta, Canada, 2010.
622. Prins, R. A study of modified forms of the *Lr19* translocation of common wheat / R. Prins [et al.] // Theor. Appl. Genet. - 1997. - Vol. 95. - P. 424-430.
623. Procunier, J.D. DNA markers linked to a T10 loose smut resistance gene in wheat (*Triticum aestivum* L.) / J.D. Procunier [et al.] // Genome. - 1997. - Vol. 40, №2. - P. 176-179.
624. Pugsley, A.T. The inheritance of resistance to three races of *Tilletia foetida* and two races of *T. caries* in a cross between White Federation 38 and Selection 1403 wheats / A.T. Pugsley // J. Genet. - 1949. -Vol. 49. - P. 177-182.
625. Qiu, J.W. Physical mapping and identification of a candidate for the leaf rust resistance gene *Lr1* of wheat. / J.-W. Qiu [et al.]// Theor. Appl. Genet. - 2007. - Vol. 115. - P.159-168.
626. Quick, J.S. Registration of 'Fairview' wheat / J.S. Quick, E. Souza, D.W. Sunderman // Crop Sci. - 1993. - Vol. 33. - P. 878.
627. Rabinovich, S.V. Importance of wheat - rye translocations for breeding modern cultivars of *Triticum aestivum* L. / S. V. Rabinovich // Euphytica. - 1998. -Vol. 100. -P. 323-340.
628. Randhawa, H.S. Genetics and identification of molecular markers linked to resistance to loose smut (*Ustilago tritici*) race T33 in durum wheat / H.S. Randhawa [et. al.] // Euphytica. - 2009. -Vol. 169. - P. 151-157.
629. Rasmussen, S.K. Mapping resistance genes for common bunt in wheat / S.K. Rasmussen, P.M. Steffan, A.M. Torp, A. Borgen, G. Backes // XIX Intern. workshop on smuts and bunts(May 3-6 2016). - Izmir, 2016. - P. 6-7.
630. Raupp, W.J. Leaf rust resistance in *Aegilops squarrosa* L., its transfer and expression in common wheat (*Triticum aestivum* L.) / W.J. Raupp, B.S. Gill, L.E. Browder // Phytopathology. - 1983. -Vol.73. - P. 818.

631. Rewal, H.C. Physiologic specialization of loose smut of wheat in the Punjab State of India / H.C. Rewal, J.S. Jhooty // *Plant Dis.* - 1986. - Vol. 70, № 3. - P. 228-230.
632. Rillo, A.O. Inheritance of resistance to *Septoria tritici* in *Triticum aestivum* subsp. vulgare 'Bulgaria 88' / A.O. Rillo, R.M. Caldwell // *Phytopathology.* - 1966. - Vol. 56. - P. 897.
633. Risser, P. Quantitative trait loci for adult-plant resistance to *Mycosphaerella graminicola* in two winter wheat populations / P. Risser [et al.] // *Phytopathology.* - 2011. - Vol. 101. - P. 1209-1216.
634. Robert, O. Identification of molecular markers for the detection of the yellow rust resistance gene Yr17 in wheat / O. Robert, C. Abelard, F. Dedryver // *Molec. Breed.* - 1999. - № 5. - P. 167-175.
635. Robinson, R.A. New concepts in breeding for disease resistance / R.A. Robinson // *Ann. Rev. Phytopathol.* - 1980. - Vol. 18. - P.189-210.
636. Robinson, R.A. Pathosystem management / R.A. Robinson. // *Durable Resist.* - 1981. - P. 237-245.
637. Robinson, R.A. Patosistemas vegetales / R.A. Robinson // *Rev. Mex. Phytopathol.* - 1986. - Vol. 4, № 2. - P. 157-160.
638. Robinson, R.A. The food and agriculture organization international program on horizontal resistance / R.A. Robinson // *Ann. Acad. Sci.* - 1977. - Vol. 287, № 4. - P. 327-331.
639. Robinson, R.A. The International program on horizontal resistance / R.A. Robinson, L. Chiarappa // *FAO Plant Prot. Bull.* - 1977. - Vol. 25, № 4. - P. 197-200.
640. Robinson, R.A. The proposed FAO International Programme on horizontal resistance to crop pests and diseases FAO Plant / R.A. Robinson, L. Chiarappa // *Prot. Bull.* - 1975. - Vol. 23, № 3-4. - P. 125-129.
641. Robinson, R.A. The value of vertical resistance in agriculture / R.A. Robinson // *Mutat. Breed. Dies. Resist.* - Vienna, 1971. - P. 39-43.

642. Rod, J. A genetic - physiological study of the resistance of wheat to loose smut. I. Artificial inoculations, their technique and reliability / J. Rod // Rostl. Vyroba. - 1958. - №4. - P. 493-508.
643. Röder, M. A microsatellite map of wheat / M. Röder [et. al.] // Genetics. - 1998. -Vol. 149. - P. 2007-2023.
644. Roelfs, A.P. Rust resistance genes in wheat lines and cultivars. U.S. Department of Agricultural Research Services, Cereal Division Lab / A.P. Roelfs, M.E. Hughes, D.L. Long // 2000. Online, Publication CDL-EP #006 (2000) Accessed 7 Nov, 2002. Available from: <http://www.ars.usda.gov/Main/docs.htm?docid=10103>, дата обращения 11.10.2017.
645. Rohde, C.R. Registration of 'Oveson' wheat / C.R. Rohde, K.H. van Wagoner, W.E. Kronstad, G.L. Rubenthaler // Crop Sci. - 1988. -Vol. 28. - P. 1033.
646. Rowland, G.G. Telocentric mapping in hexaploid wheat of genes for leaf rust resistance and other characters derived from *Aegilops squarrosa* / G.G. Rowland, E.R. Kerber // Canad. J. Genet. Cytol. - 1974. -Vol. 16. - P.137-144.
647. Rudolf, W. Grundlagen und Methoden der Züchtung von Konvergenzsorten mit differenzierten Genen der Resistenz / W. Rudolf // Z. Pflanzenzücht. - 1965. - № 1. - 54 p.
648. Rufty, R.C. Evaluation of resistance to *Septoria nodorum* in wheat / R.C. Rufty, T.T. Hebert, C.F. Murphy // Plant Dis. - 1981. - Vol. 65. - P. 406-409.
649. Rutkoski, J. Evaluation of genomic prediction methods for fusarium head blight resistance in wheat / J. Rutkoski, J. Benson, Y. Jia, G. Brown-Guedira, J-L. Jannink, M. Sorrells // The Plant Genome. - 2012. -Vol. 5. - P. 51-61.
650. Saini, R.G. Genetic of loose smut resistance in three cultivars of wheat / R.G. Saini, S.C. Sharma, A.K. Gupta // Plant Dis. Res. - 1989. - Vol. 4, № 1. - P. 12-14.

651. Samborski, D.J. Enhancement of resistance to *Puccinia recondite* by interactions of resistance genes in wheat / D.J. Samborski, P.L. Dyck // *Canad. J. Plant Pathol.* - 1982. -Vol. 4. - P. 152-156.
652. Samborski, D.J. Inheritance of virulence in wheat leaf rust on the standard differential wheat varieties / D.J. Samborski, P.L. Dyck // *Canad. J. Genet. Cytol.* - 1968. - № 10. - P. 24-32.
653. Sawhney, R.N. Novel gene for adult plant resistance to *Puccinia recondite* in the wheat cultivar Arjuin / R.N. Sawhney, J.B. Sharma // *Plant Breed.* - 1997. - Vol. 116, № 6. - P. 598-599.
654. Schachermayr, G. Identification and localization of molecular markers linked to the *Lr9* leaf rust resistance gene of wheat / G. Schachermayr[et al.] // *Theor. Appl. Genet.* - 1994. - № 88. - P. 110-115.
655. Schachermayr, G. Molecular markers for the detection of the wheat leaf rust resistance gene *Lr10* in diverse genetic backgrounds / G. Schachermayr, C. Feuillet, B. Keller // *Molec. Breed.* - 1997. - Vol. 3. - P. 65-74.
656. Schaller, C.W. Inheritance of the second factor for resistance to bunt *Tilletia caries* and *T. foetida*, in the wheat variety Martin / C.W. Schaller, C.S. Holton, E.L. Kendrick // *Agronom. J.* - 1960. -Vol. 52. - P. 280-285.
657. Schaller, C.W. Linkage relationships of the Martin, Hussar, Turkey and Rio genes for bunt resistance in wheat / C.W. Schaller, F.N. Briggs // *Agronom. J.* - 1955. -Vol. 47. - P. 181-186.
658. Scharen, A.L. Detection and manipulation of resistance to *Septoria nodorum* in wheat / A.L. Scharen, J.M. Krupinsky // *Phytopathology.* - 1978. - Vol. 68. - P. 245-248.
659. Schilly, A. Stability of adult-plant resistance to *Septoria tritici* blotch in 24 European winter wheat varieties across nine field environments / A. Schilly [et al.] // *J. Phytopathology.* - 2011. -Vol. 159. - P. 411-416.
660. Schmidt, J.W. Monosomic analysis for bunt resistance in derivatives of Turkey and Oro wheats / J.W. Schmidt, R. Morris, V.A. Johnson // *Crop Sci.* - 1969. -Vol. 9 - P. 286-288.

661. Schwarze, G. Nachweis des Wachstums und der Sporulation von *Septoria nodorum* Berk. auf Unkrautern and Ungrasern von Weizenbeständen / G. Schwarze, K. Flath, K. Fraunstein // Nachrbl. Pflanzenschutz DDR. - 1985. - Bd. 39, H. 7 - P. 137-139.
662. Scott, P.R. A genetic study on the relationship between height time of ear emergence and resistance to *Septoria nodorum* in wheat / P.R. Scott, P.W. Benedikz., C.J. Cox // Plant Pathol. - 1982. - Vol. 31. - P. 45-60.
663. Scott, P.R. Host-specificity in cereal parasites in relation to their control / P.R. Scott [et. al.] // Ann. Rept. Plant. Breed. - 1978. - P. 27-62.
664. Sears, E.R. Identification of the chromosome carrying the Martin gene for resistance of wheat to bunt / E.R. Sears, C.W. Schaller, F.N. Briggs // Canad. J. Genet. Cytol. - 1960. - Vol. 2. - P. 262-267.
665. Sebesta, E. E. Registration of Amigo wheat germplasm resistant to greenbug / E.E. Sebesta [et al.] // Crop Sci. - 1995. - Vol. 35. - P. 293.
666. Serfing, A. Diagnostic value of molecular markers for *Lr-genes* and characterization of leaf rust resistance of German winter wheat cultivars with regard to the stability of vertical resistance / A. Serfing, I. Kramer, V. Lind, et al. // Europ. J. Plant Pathol. - 2011. - Vol. 130, №4. - P. 559-579.
667. Shahin, S.I. Relationship between partial resistance and inheritance of adult plant resistance gene *Lr46* of leaf rust in six bread wheat varieties / S.I. Shahin, W.M. El-Orabey // Adv. Crop Sci. Technol. - 2015. - Vol.3, №1. - P. 1-6.
668. Shannon, C.E. A Mathematical Theory of Communication / C. E. Shannon // Bell System Technol. J. - 1948. - T. 27. - C. 379-423.
669. Sharma, I. Eight loci for resistance to *Ustilago tritici* race T11 indicated in 20 wheat lines / I. Sharma, N.S. Bains, V.S. Soha, R.C. Sharma // Cereal Res. Commun. - 2011. - Vol. 39, №. 3. - P. 376-385.
670. Sharma, S.K. Further evidence for presence of more adult plant resistance genes against leaf rust in Indian wheats / S.K. Sharma, S. Nagarajan // 9<sup>th</sup> Eur and Mediterr. Cereal Rusts and Powdery Mildews Conference, 2-6 September 1996,

- Lunteren. - Cereal Rusts Powdery Mildews Bull. - 1996. - Vol. 24, № 1-2. - P. 63-66.
671. Shaw, M.W. Effects of temperature, leaf wetness and cultivar on the latent period of *Mycosphaerella graminicola* on winter wheat / M.W. Shaw // Plant Pathol. - 1990. - Vol. 39, №2. - P. 255-268.
672. Shcuhmann, G. Untersuchungen uber die physiologische Spezialisierung von *Tilletia caries* (DC.) Tul. und *T. controversa* Kuehn in Deutschland und das Resistenzverhalten von Weisensorten / G. Shcuhmann // Mitt. Biol. Bundesanst. Forstwirtsch. - 1966. - Bd. 117. - S. 1-95.
673. Shearer, B.L. Relative prevalence of *Septoria avenaria* f.sp. *triticea*, *Septoria nodorum* and *Septoria tritici* on spring wheat in Minnesota / B.L. Shearer, L. Calpouzos // Plant Dis. Report. - 1973. - Vol. 57, № 2. - P. 99-103.
674. Shipton, W.A. The common septoria diseases of wheat / W.A. Shipton, W.R.J. Boyd, A.A. Rosielle, B.I. Shearer // Bot. Rev. - 1971. - Vol. 37. - P. 231-262.
675. Simón M.R. The use of wheat/goatgrass introgression lines for the detection of gene(s) determining resistance to *Septoria tritici* blotch (*Mycosphaerella graminicola*) / M.R. Simón [et al.] // Euphytica. - 2007. - Vol. 154. - P. 249-254.
676. Singh, R.P. Current resistance sources and breeding strategies to mitigate *Ug99* threat / R.P. Singh [et al.] // Proc. Intern. wheat genetics Sympos. - Brisbane, QLD, Australia, 2008. - 003.
677. Singh, S. Pyramiding three bacterial blight resistance genes (*xa5*, *xa13* and *Xa21*) using marker-assisted selection into indica rice cultivar PR106 / S. Singh, J.S. Sidhu, N. Huang et al. // Theor. Appl. Genet. - 2001. - Vol. 102. - P. 1011-1015.
678. Sjukov, V. Genetic resources of spring wheat resistance to loose smut / V. Sjukov, S. Porotkin, A. Milokhin // Abstr. of 1st Central Asian Wheat Conf. (June 10-13 2003). - Almaty, 2003. - P. 630

679. Sjukov, V.V. Breeding of soft wheat (*T. aestivum*) resistant to diseases in the Middle Volga Region / V.V. Sjukov, S.E. Porotkin // Sustain-able agriculture for food, energy and industry.- London, 1998. - Vol. I. - P. 245-246.
680. Smith, W.K. Inheritance of reaction of wheat to physiologic forms of *T. levis* and *T. tritici* / W.K. Smith // J. Agric. Res. - 1933. -Vol. 47. - P. 89-105.
681. Soliman, A.S. Genetic analysis for leaf rust resistance in the eight differential varieties of wheat / A.S. Soliman, E.G. Heyne, C.O. Johnston // Crop Sci. - 1964. -Vol. 4. - P. 246-248.
682. Solomon, P.S. *Stagonospora nodorum*: cause of stagonospora nodorum blotch of wheat / P.S. Solomon [et al.] // Molec. Plant Pathol. - 2006. - Vol.7, №3. - P.147-156.
683. Somasco, O.A. Single-gene resistance to *Septoria tritici* blotch in the spring wheat cultivar 'Tadinia' / O.A. Somasco, C.O. Qualset, D.G. Gilchrist // Plant Breed. - 1996. -Vol. 115. - P. 261-267.
684. Spadafora, H. Effects of leaf and glume blotch cause by *Leptosphaeria nodorum* on yield and yield components of soft red winter wheat in Pennsylvania / H. Spadafora, Ir. Coie, I.A. Frank // Phytopathology. - 1987. - Vol. 77. - P. 1326-1329.
685. Stanford, E.H. A new factor for resistance to bunt, *Tilletia tritici*, linked with the Martin and Turkey factors / E.H. Stanford // J. Amer. Soc. Agronom. - 1941. -Vol. 33. - P. 559-568.
686. Stossel, B. Study on the influence of weather periods on the occurrence of leaf rust and powdery mildew in winter whea using an interval-based correlation approach / B.Stossel, B. Freier, F. Wechsung // J. Kulturpflanzen. - 2013. - Bd. 65, №8. - S.315 - 327.
687. Suffert, F. Early stages of *Septoria tritici* blotch epidemics of winter wheat: build-up, overseasoning, and release of primary inoculums / F. Suffert, I. Sache, C. Lannou // Plant Pathol. - 2011. - Vol. 60, №2. - P.166-177.
688. Sunderman D.W. Registration of Ranger wheat / D.W. Sunderman, M. Wise // Crop Sci. - 1973. -Vol. 13. - P. 287.

689. Sunderman, D.W. Registration of four wheat cultivars / D.W. Sunderman, B. Bruinsma // *Crop Sci.* - 1975. -Vol. 15. - P. 104-105.
690. Tabib Ghaffary, M.S. Unravelling and exploitation of diversity for resistance to *Mycosphaerella graminicola* and *Fusarium graminearum* in wheat and its progenitors / M.S. Tabib Ghaffary [et al.] // *Actes de la rencontre scientifique «Synthèse des programmes de recherche FSOV (Fonds de Soutien à l'Obtention Végétale)»* (8 janvi-er 2008). - Paris, 2009. - P. 31-38.
691. Tabib Ghaffary, S.M. Genetic analysis of resistance to *Septoria tritici* blotch in the French winter wheat cultivars Balance and Apache / S.M. Tabib Ghaffary [et. al.] // *Theor. Appl. Genet.* - 2011a.
692. Tabib Ghaffary, S.M. Identification of a new resistance gene to *Septoria tritici* botch in wheat // *Abstr.8<sup>th</sup> Intern. wheat conf.* / S.M. Tabib Ghaffary, J.D. Faris, T.L. Friesen, G.H.J. Kema. - St. Petersburg, 2010.
693. Tabib Ghaffary, S.M. New broad-spectrum resistance to *Septoria tritici* blotch derived from synthetic hexaploid wheat / S.M. Tabib Ghaffary [et al.]// *Theor. Appl. Genet.* - 2011b.
694. Taylor, D.K. The nature and relationship of bunt resistance in a hard red winter wheat selection and certain tester varieties: *Diss. Abstr.* / D.K. Taylor.,1958. - Vol. 18, № 19.
695. Tingey, D.C. Inheritance of resistance to loose smut in certain wheat crosses / D.C. Tingey, B. Tolman // *J. Agric. Res.* - 1934. - Vol. 48, № 7. - P. 631-655.
696. Todorovska, E. Biotic stress resistance in wheat breeding and genomic selection implications / E. Todorovska [et al.] // *Biotechnol. Biotec. Eq.* - 2009. - Vol. 23, №4. - P. 417-1426.
697. Torriani, S. F. QoI resistance emerged independently at least 4 times in European populations of *Mycosphaerella graminicola* / S.F. Torriani, P.C. Brunner, B.A. McDonald, H. Sierotzki // *Pest Manag. Sci.* - 2009. -Vol. 65. - P. 155-162.

698. Uffrich, J. Epidemiologische Aspekte der Krankheitsresistenz von Kulturpflanzen / J. Uffrich. - Beih, 1978. - № 6. - P. 87.
699. USDA-Annual wheat news letter volume 53.
700. Van der Plank, Y.E. Host-Pathogen. Interactions in plant Disease / Y.E. Van der Plank. - New York, 1982. - 207 p.
701. Veisz, O. Effect of common bunt on the frost resistance and winter hardiness of wheat (*Triticum aestivum* L.) lines containing *Bt*-genes / O. Veisz, L. Szunics, L. Szunics // Euphytica. - 2000. -Vol. 114. - P. 159-164.
702. Walag, H. Lokalizacja genow odpornosci na *Septoria nodorum* (Berk.) pszenicy jarej Weibull 15440 (*Triticum aestivum* L.) / H. Walag, A. Dziegto // Hodow. Rosl. Aklimat. Nasienn. - 1990. - Vol. 31. - P. 1-6.
703. Wang, S. Markers to and chromosomal location of the *Bt12* common bunt resistance gene in common wheat / S. Wang, R.E. Knox, R.M. DePauw, J.M. Clark // Proc. 15th biennial Workshop on the smut fungi(June 11-14 2006). - Prague, 2006. -
704. Waud, J. Inheritance of a new factor (*Bt8*) for resistance to common bunt in wheat / J. Waud, R. Metzger // Crop Sci. - 1970. -Vol. 10. - P. 703-704.
705. Weber, G.F. Septoria diseases of cereals. // *Septoria* diseases of wheat / G.F. Weber // Phytopathology. - 1922. - Vol. 12. - P. 537-585.
706. Wiese, M.V. Compendium of wheat diseases / M.V. Wiese., 1977.
707. Wilkinson, C.A. Diallel analysis of components of partial resistance to *Septoria nodorum* in wheat / C.A. Wilkinson, J.P. Murphy, R.C. Ruffy // Plant Dis. -1990. -Vol. 74, № 1. - P.47-50.
708. Williams, P.H. Genetics of resistance in plants / P.H. Williams // Genetics. - 1975. - Vol. 79, Suppl. - P. 409-419.
709. Wilson, R. Resistance to *Septoria tritici* in two wheat cultivars, determined by independent, single dominant genes / R. Wilson // Austral. Plant Pathol. - 1979. -Vol. 8. - P. 16-18.

710. Wilson, R.E. Inheritance of resistance to *Septoria tritici* in wheat / R.E. Wilson // Proc. 2<sup>nd</sup> Intern. *Septoria* workshop *Septoria* of cereals. - Boze-man., 1985. - P. 33-35.
711. Wisniewska, H. Resistance of spring wheat cultivars and lines to leaf rust / H. Wisniewska, L. Stlepieln, K. Kowalczyk // J. Appl. Genet. - 2003. -Vol. 44, №3. - P. 361-368.
712. Wolf, G. Structural and regulatory genes for phosphodiesterase in wheat / G. Wolf, J. Rimpau // Proc. 5th Intern.wheat genetics sympos.- New Delhi, India, 1979. -Vol. 12. - P. 705-712.
713. Yorgancilar, A. Screening Turkishand IWWIP germplasm (International winter wheat improvement program) for common bunt (*Tilletia foetida* (wallr.) Liro, *Illetia caries* (D.C.) tul.) resistance under eskisehir field conditions / A. Yorgancilar [et al.] // XIX Intern. workshop on smuts and bunts(May 3-6 2016). - Izmir, 2016. - P. 54-55.
714. Young, S.A. Quantitative epidemiology of nonspecific resistance in wheat to yeffow rust / S.A. Young, R.L. Powelson // 4<sup>th</sup> Europ. and Medirerranean cereal rusts conf. - Zurich: Inferlaken, 1976. - 68 p.
715. Zhang, X. Inheritance of *Septoria tritici* blotchresistance in winter wheat / X. Zhang, S.D. Haley, Y. Jin // Crop Sci. - 2001. - Vol. 41, №2. - P. 323-326.
716. Zhao, H. Expression of adult-plant resistance to stripe rust in wheat Text / H. Zhao [et al.] // Proc. 15<sup>th</sup> Intern. Plant Protection Congress (May 11-16 2004). - Beijing, China, 2004. - P. 360.
717. Zhao, Y. Bridging the gap between marker-assisted and genomic selection of heading time and plant height in hybrid wheat / Y. Zhao [et al.] // Heredity. - 2014. -Vol. 112. - P. 638-645.
718. <http://agronomiy.ru/>, дата обращения 28.03.2017
719. <http://maswheat.ucdavis.edu>, дата обращения 28.03.2017
720. <http://maswheat.ucdavis.edu/protocols/Lr39/index.htm>, дата обращения 25.05.2014.

721. on-line-база "wheat Pedigree and Identified Alleles of Genes On Line-Accession info" [http://genbank.vurv.ez/wheat/pedigree/gene1\\_2.asp](http://genbank.vurv.ez/wheat/pedigree/gene1_2.asp), дата обращения 16.05.2018.
722. Risser, P. Mapping of quantitative-trait loci (QTL) for adult-plant resistance to septoria tritici in five wheat populations (triticum aestivum L.) / P. Risser // 2010, Germany: University Hohenheim, <http://opus.ub.uni-hohenheim.de/volltexte/2010/517/>, Google Scholar, дата обращения 16.05.2018.
723. [www.agro.tmbreg.ru](http://www.agro.tmbreg.ru), дата обращения 28.03.2017
724. [www.us48.z4.ru](http://www.us48.z4.ru), дата обращения 28.03.2017
725. [www.agriculture-info.ru](http://www.agriculture-info.ru), дата обращения 28.03.2017
726. [www.indexfungorum.org](http://www.indexfungorum.org), дата обращения 05.04.2017.
727. Komugi. - 2011 <http://www.shigen.nig.ac.jp/wheat/komugi/genes/symbolClassList>, дата обращения 23.07.2017.
728. ЕМИСС Государственная статистика [Электронный ресурс] - Режим доступа: <http://www.fedstat.ru>, дата обращения 27.05.2017
729. Официальный сайт Росстат. - [Электронный ресурс] - Режим доступа: [gks.ru](http://gks.ru), дата обращения 27.05.2017.

ПРИЛОЖЕНИЯ

**Среднерусский филиал Федерального государственного бюджетного научного учреждения  
«Федеральный научный центр имени И.В. Мичурина»  
(Среднерусский филиал ФГБНУ «ФНЦ им. И.В. Мичурина»)**

392553, Тамбовская область,  
Тамбовский район п. Новая жизнь,  
ул. Молодежная 1  
ИНН 6827002213 КПП 682043001  
Тел./факс: (8-475-2) 62-90-60  
E-mail [tmbsnifs@mail.ru](mailto:tmbsnifs@mail.ru)  
№ 102 от 8 мая 2018 года

**СПРАВКА**  
о переименовании организации.

1. Среднерусский филиал ВНИИФ преобразован в Среднерусскую научно - исследовательскую фитопатологическую станцию (СНИФС) 18 марта 1998 года приказ №19 ЛС от 26.03.1998г.
2. Государственное учреждение Среднерусская научно - исследовательская фитопатологическая станция Россельхозакадемии (СНИФС) реорганизована в форме присоединения к Государственному научному учреждению Тамбовскому научно-исследовательскому институту сельского хозяйства Россельхозакадемии в Филиал Государственного научного учреждения Тамбовского научно - исследовательского института сельского хозяйства Россельхозакадемии «СНИФС» сокращенное название Филиал ГНУ Тамбовского НИИСХ РАСХН «СНИФС») 2 апреля 2003 года приказ №15а-ЛС от 02.04.2003г.
3. Филиал Государственного научного учреждения Тамбовского научно - исследовательского института сельского хозяйства Российской академии сельскохозяйственных наук «Среднерусская научно - исследовательская фитопатологическая станция» (Филиал ГНУ ТНИИСХ Россельхозакадемии «СНИФС») преобразован в Среднерусский филиал Государственного научного учреждения Тамбовского научно - исследовательского института сельского хозяйства Российской академии сельскохозяйственных наук (Среднерусский филиал ГНУ Тамбовского НИИСХ Россельхозакадемии) 18 марта 2010 года приказ №13 от 18.03.2010г.
4. Среднерусский филиал Государственного научного учреждения Тамбовского научно-исследовательского института сельского хозяйства Российской академии сельскохозяйственных наук (Среднерусский филиал ГНУ Тамбовского НИИСХ Россельхозакадемии) переименован в Среднерусский филиал Федерального государственного бюджетного научного учреждения «Тамбовский научно - исследовательский институт сельского хозяйства» сокращенное название (Среднерусский филиал ФГБНУ Тамбовский НИИСХ) 20 августа 2014 года приказ №47 от 20.08.2014г.
5. Среднерусский филиал Государственного научного учреждения Тамбовского научно-исследовательского института сельского хозяйства Российской академии сельскохозяйственных наук (Среднерусский филиал ГНУ Тамбовского НИИСХ Россельхозакадемии) реорганизован в форме присоединения к Федеральному государственному бюджетному научному учреждению «Всероссийский научно исследовательский институт садоводства имени И.В. Мичурина» в виде структурного подразделения Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Всероссийский научно исследовательский институт садоводства имени И.В. Мичурина» структурное подразделение Среднерусский филиал 4 ноября 2016г. приказ №115 от 03.11.2016г.
6. Структурное подразделение Среднерусский филиал Федерального государственного бюджетного научного учреждения «Всероссийский научно исследовательский институт садоводства имени И.В. Мичурина» реорганизовано в Среднерусский филиал Федерального государственного бюджетного научного учреждения «Федеральный научный центр имени И.В. Мичурина» (Среднерусский филиал ФГБНУ «ФНЦ им. И.В. Мичурина» 25 ноября 2016г. приказ №136 от 25.11.2016г..



*[Handwritten signature]*

*[Handwritten signature]*

И.В. Гусев

Н.А. Медведева

ФЕДЕРАЛЬНОЕ АГЕНТСТВО НАУЧНЫХ ОРГАНИЗАЦИЙ  
(ФАНО России)

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ  
НАУЧНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ  
«ВСЕРОССИЙСКИЙ НАУЧНО-  
ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ИНСТИТУТ  
ЗАЩИТЫ РАСТЕНИЙ»  
(ФГБНУ ВИЗР)

ИНН/КПП 7820003347/782001001  
Россия, 196608, Санкт-Петербург,  
Пушкин, шоссе Подбельского, 3  
Тел.: (812) 470-43-84  
Тел./факс: (812) 470-51-10  
E-mail: info@vizr.spb.ru, www.vizr.spb.ru



FEDERAL AGENCY FOR SCIENTIFIC ORGANIZATIONS

FEDERAL STATE BUDGET SCIENTIFIC  
INSTITUTION  
ALL-RUSSIAN INSTITUTE OF  
PLANT PROTECTION  
(FSBSI VIZR)

3, Podbelskogo shosse,  
St. Petersburg-Pushkin, 196608, Russia  
Tel.: (812) 470-43-84  
Tel./fax: (812) 470-51-10  
E-mail: info@vizr.spb.ru, www.vizr.spb.ru

21.09.2018 г. № ОК-18/113

#### СПРАВКА о реорганизациях

1. Выписка из приказа по Всероссийскому научно-исследовательскому институту защиты растений № 16 от 21.05.2003 г.

В связи с изменением Устава института, зарегистрированного решением Регистрационной палаты Администрации Санкт-Петербурга № 253941 от 22.08.2001 г. приказываю:

Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений с 22.08.2001 года именовать: Государственное научное учреждение «Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений» Российской академии сельскохозяйственных наук;

краткое название: ГНУ ВИЗР

2. Выписка из приказа № 10 от 14.07.2010 года по Государственному научному учреждению «Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений» (ГНУ ВИЗР)

В связи утверждением нового Устава института, на основании решения президиума Российской академии сельскохозяйственных наук от 24 сентября 2009 г., протокол № 10

#### ПРИКАЗЫВАЮ:

Государственное научное учреждение «Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений» Российской академии сельскохозяйственных наук (краткое название – ГНУ ВИЗР) с 15.07.2010 г. именовать:

Государственное научное учреждение Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений Российской академии сельскохозяйственных наук;  
краткое название: ГНУ ВИЗР Россельхозакадемии

2

3. Выписка из приказа № 69 от 23.12.2014 года по Государственному научному учреждению Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений (ГНУ ВИЗР Россельхозакадемии)

В соответствии с Федеральным законом от 27 сентября 2013 года № 253-ФЗ «О Российской академии наук, реорганизации государственных академий наук и внесении изменений в отдельные законодательные акты Российской Федерации»; в соответствии с приказом Федерального агентства научных организаций (ФАНО России) от 07 ноября 2014 года № 942; в связи с утверждением Устава института в межрайонной ИФНС России № 15 по Санкт-Петербургу 12 декабря 2014 г.

ПРИКАЗЫВАЮ:

Государственное научное учреждение Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений Российской академии сельскохозяйственных наук, краткое название: ГНУ ВИЗР Россельхозакадемии с 01 января 2015 года именоваться:

Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений»  
краткое название: **ФГБНУ ВИЗР**

Начальник отдела кадров



*Л.А. Конева*  
Л.А. Конева

Страница составлена на 2-х листах.

Частота встречаемости видов септориоза на сортах пшеницы территории ЦЧР за 2010–2014 г.г., в %

Название сорта	Жизненная форма пшеницы	Виды септориоза на районированных и перспективных сортах пшеницы территории ЦЧР														
		<i>St.avenae</i>	<i>S.tritici</i>	<i>St.nodorum</i>	<i>St.avenae</i>	<i>S.tritici</i>	<i>St.nodorum</i>	<i>St.avenae</i>	<i>S.tritici</i>	<i>St.nodorum</i>	<i>St.avenae</i>	<i>S.tritici</i>	<i>St.nodorum</i>	<i>St.avenae</i>	<i>S.tritici</i>	<i>St.nodorum</i>
		2010			2011			2012			2013			2014		
<i>I</i>	<i>2</i>	<i>3</i>	<i>4</i>	<i>5</i>	<i>6</i>	<i>7</i>	<i>8</i>	<i>9</i>	<i>10</i>	<i>11</i>	<i>12</i>	<i>13</i>	<i>14</i>	<i>15</i>	<i>16</i>	<i>17</i>
Альмера	оз.м.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Августа	оз.м.	-	-	-	-	-	-	0	100	0	0	100	0	0	100	0
Антонивка	оз.м.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0	100	0	-	-	-
Ариадна	оз.м.	-	-	-	24	12	64	0	100	0	0	100	0	0	100	0
Базальт	оз.м.	-	-	-	18	58	24	0	100	0	0	100	0	-	-	-
Безенчукская 380	оз.м.	0	100	0	6	68	25	0	100	0	0	100	0	0	100	0
Белгородская 12	оз.м.	-	-	-	10	83	7	5	80	15	0	100	0	0	100	0
Белгородская 16	оз.м.	-	-	-	-	-	-	0	80	20	0	100	0	-	-	-
Бирюза	оз.м.	0	100	0	4	74	22	1	94	5	0	94	6	4	77	19
Богданка	оз.м.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0	100	0	-	-	-
Виктория Одесская	оз.м.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Волжская 100	оз.м.	-	-	-	39	42	19	0	80	20	0	100	0	0	100	0
Волжская К	оз.м.	0	100	0	3	87	10	0	97	3	4	80	16	0	87	13
Губернатор Дона	оз.м.	0	97	3	2	87	11	0	94	6	3	84	13	1	85	14
Дон 85	оз.м.	0	100	0	25	46	29	0	100	0	40	60	0	0	100	0
Дон 93	оз.м.	0	95	5	21	61	18	10	80	10	20	80	0	0	100	0
Донская Безостая	оз.м.	-	-	-	0	100	0	0	100	0	0	100	0	-	-	-

## Продолжение приложения 2

<i>1</i>	<i>2</i>	<i>3</i>	<i>4</i>	<i>5</i>	<i>6</i>	<i>7</i>	<i>8</i>	<i>9</i>	<i>10</i>	<i>11</i>	<i>12</i>	<i>13</i>	<i>14</i>	<i>15</i>	<i>16</i>	<i>17</i>
Донская Лира	оз.м.	0	100	0	4	74	12	6	70	24	2	75	23	5	69	26
Донской Сюрприз	оз.м.	0	100	0	28	57	15	20	60	20	0	100	0	0	100	0
Дриада	оз.м.	-	-	-	17	50	33	0	100	0	-	-	-	-	-	-
Донэко	оз.м.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Заря	оз.м.	-	-	-	0	100	0	3	90	7	0	100	0	-	-	-
Звонница	оз.м.	0	100	0	-	-	-	0	97	3	0	100	0	-	-	-
Золушка	оз.м.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Инна	оз.м.	-	-	-	-	-	-	0	93	7	0	100	0	-	-	-
Каменя	оз.м.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Корочанка	оз.м.	-	-	-	0	100	0	0	100	0	-	-	-	-	-	-
Косовица	оз.м.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Круз	оз.м.	0	94	6	0	100	0	0	97	3	0	100	0	-	-	-
Лагуна	оз.м.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Латыневка	оз.м.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5	90	5	-	-	-
Льговская 167	оз.м.	-	-	-	25	75	0	0	100	0	0	100	0	-	-	-
Льговская 4	оз.м.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Мироновская 100	оз.м.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Мироновская 65	оз.м.	0	98	2	26	54	20	0	93	7	20	80	0	0	100	0
Мироновская 808	оз.м.	-	-	-	0	97	3	0	94	6	0	80	20	0	100	0
Московская 39	оз.м.	0	100	0	3	87	10	1	91	8	0	100	0	4	85	11
Московская 56	оз.м.	0	100	0	6	80	14	0	93	7	2	89	9	6	76	18
Московская 70	оз.м.	-	-	-	0	100	0	0	97	3	0	100	0	0	100	0
Немчиновская 17	оз.м.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Одесская 200	оз.м.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Одесская 267	оз.м.	-	-	-	-	-	-	6	94	0	0	100	0	0	100	0

## Продолжение приложения 2

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
Поволжская 86	оз.м.	0	100	0	11	82	7	2	85	13	5	80	15	3	77	20
Поэма	оз.м.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Престиж	оз.м.	-	-	-	67	33	0	3	97	0	0	100	0	-	-	-
Рубин	оз.м.	-	-	-	0	85	15	0	97	3	0	100	0	-	-	-
Северодонецкая Юбилейная	оз.м.	0	100	0	2	90	8	4	84	12	0	90	10	3	87	10
Селянка	оз.м.	-	-	-	-	-	-	0	100	0	0	100	0	0	100	0
Синтетик	оз.м.	0	100	0	10	63	27	0	93	7	0	100	0	7	69	24
Скипетр	оз.м.	0	100	0	3	84	13	6	72	22	1	91	8	3	72	15
Смуглянка	оз.м.	-	-	-	-	-	-	0	100	0	0	100	0	0	100	0
Сурава	оз.м.	0	100	0	-	-	-	0	83	17	0	100	0	-	-	-
Таловская 48	оз.м.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Тарасовская 24	оз.м.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Тарасовская 29	оз.м.	-	-	-	-	-	-	0	100	0	0	100	0	0	100	0
Тарасовская 97	оз.м.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Червонная	оз.м.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0	100	0	0	100	0
Чернозёмка 115	оз.м.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Чернозёмка 212	оз.м.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Чернозёмка 88	оз.м.	-	-	-	-	-	-	0	100	0	0	100	0	0	100	0
Альбидиум 28	яр.м.	-	-	-	13	72	15	-	-	-	0	100	0	0	100	0
Анюта	яр.м.	-	-	-	-	-	-	2	78	20	0	78	22	0	97	3
Биора	яр.м.	-	-	-	10	90	0	1	94	5	5	94	6	0	100	0
Волгоуральская	яр.м.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0	100	0	0	100	0
Воронежская 10	яр.м.	0	100	0	40	40	20	-	-	-	0	100	0	0	100	0
Воронежская 12	яр.м.	0	100	0	20	50	30	2	87	11	0	100	0	0	90	10
Воронежская 14	яр.м.	0	100	0	-	-	-	-	-	-	0	100	0	0	100	0

## Продолжение приложения 2

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
Воронежская 16	яр.м.	0	100	0	85	15	0	-	-	-	0	100	0	11	85	4
Воронежская 6	яр.м.	2	90	8	15	60	25	-	-	-	4	52	44	2	90	8
Гранни	яр.м.	0	100	0	4	72	24	9	76	15	10	69	21	4	85	11
Дарья	яр.м.	0	100	0	1	94	5	4	77	19	0	100	0	3	67	30
Жница	яр.м.	-	-	-	10	77	13	0	100	0	0	100	0	0	100	0
Иволга	яр.м.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0	100	0	0	100	0
Кинельская 97	яр.м.	-	-	-	-	-	-	0	100	0	0	100	0	10	60	30
Крестьянка	яр.м.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0	100	0	8	72	20
Курская 2038	яр.м.	-	-	-	-	-	-	0	100	0	0	100	0	0	100	0
Л – 400	яр.м.	-	-	-	15	62	23	-	-	-	0	100	0	0	100	0
Л – 503	яр.м.	0	100	0	4	80	16	2	98	0	2	98	0	0	100	0
Лебедушка	яр.м.	-	-	-	-	-	-	13	77	10	9	77	14	8	70	22
Обская 14	яр.м.	-	-	-	-	-	-	2	98	0	0	98	2	0	99	1
Прохоровка	яр.м.	-	-	-	7	83	10	0	100	0	0	83	17	0	100	0
Саратовская 29	яр.м.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0	100	0	0	100	0
Саратовская 42	яр.м.	-	-	-	0	100	0	0	100	0	0	100	0	0	100	0
Саратовская 60	яр.м.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0	100	0	0	100	0
Светлана	яр.м.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0	100	0	10	60	30
Симбирцит	яр.м.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0	100	0	0	100	0
Тризо	яр.м.	-	-	-	-	-	-	0	100	0	0	100	0	2	68	30
Тулайковская 10	яр.м.	0	100	0	0	87	13	2	90	8	7	74	19	2	94	4
Тулайковская 100	яр.м.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0	100	0	0	100	0
Тулайковская 5	яр.м.	-	-	-	5	80	15	0	100	0	0	100	0	0	100	0
Удача	яр.м.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Фаворит	яр.м.	0	97	3	4	84	12	2	88	10	6	88	6	5	60	35
Чернозёмноуральская	яр.м.	-	-	-	-	-	-	0	90	10	0	100	0	0	100	0

Окончание приложения 2

<i>1</i>	<i>2</i>	<i>3</i>	<i>4</i>	<i>5</i>	<i>6</i>	<i>7</i>	<i>8</i>	<i>9</i>	<i>10</i>	<i>11</i>	<i>12</i>	<i>13</i>	<i>14</i>	<i>15</i>	<i>16</i>	<i>17</i>
Безенчукская 139	яр.т.	-	-	-	5	57	38	38	52	40	0	100	0	1	98	1
Безенчукская 182	яр.т.	0	100	0	9	74	17	0	90	10	8	70	12	9	77	14
Безенчукская 200	яр.т.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0	96	4	10	70	20
Безенчукский янтарь	яр.т.	-	-	-	-	-	-	0	100	0	16	46	38	5	75	20
Валентина	яр.т.	0	97	3	7	64	19	12	53	35	0	92	8	7	80	13
Виза – Виза	яр.т.	-	-	-	-	-	-	0	96	4	21	43	36	13	68	19
Воронежская 7	яр.т.	4	62	34	14	55	31	-	-	-	30	35	35	0	100	0
Воронежская 9	яр.т.	15	55	30	3	67	30	-	-	-	0	100	0	0	100	0
Донская Элегия	яр.т.	0	100	0	0	97	3	4	64	32	7	67	26	0	100	0
Краснокутка 10	яр.т.	0	100	0	8	74	18	0	90	10	4	84	12	0	92	8
Ник	яр.т.	-	-	-	10	54	36	0	100	0	0	100	0	0	100	0
Оренбургская 10	яр.т.	0	100	0	0	100	0	4	72	12	10	62	28	12	49	39
Памяти Чеховича	яр.т.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0	100	0	3	57	40
Степь 3	яр.т.	-	-	-	10	60	30	-	-	-	0	100	0	0	100	0
Харьковская 23	яр.т.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0	100	0	0	100	0
Харьковская 46	яр.т.	-	-	-	15	65	20	0	100	0	0	100	0	0	100	0

Частота встречаемости видов септориоза на сортах пшеницы территории ЦЧР за 2015–2017 г.г., в %

Название сорта	Жизненная форма пшеницы	Виды септориоза на районированных и перспективных сортах пшеницы территории ЦЧР								
		<i>St.avenae</i>	<i>S.tritici</i>	<i>St.nodorum</i>	<i>St.avenae</i>	<i>S.tritici</i>	<i>St.nodorum</i>	<i>St.avenae</i>	<i>S.tritici</i>	<i>St.nodorum</i>
		2015			2016			2017		
<i>1</i>	<i>2</i>	<i>3</i>	<i>4</i>	<i>5</i>	<i>6</i>	<i>7</i>	<i>8</i>	<i>9</i>	<i>10</i>	<i>11</i>
Альмера	оз.м.	0	100	0	10	70	20	0	100	0
Августа	оз.м.	2	68	30	0	100	0	-	-	-
Антонивка	оз.м.	10	70	20	20	50	30	0	75	25
Ариадна	оз.м.	4	81	15	0	100	0	0	100	0
Базальт	оз.м.	0	95	5	10	90	0	15	50	35
Безенчукская 380	оз.м.	10	60	30	30	10	60	0	100	0
Белгородская 12	оз.м.	0	100	0	0	100	0	17	50	33
Белгородская 16	оз.м.	3	90	7	0	100	0	0	100	0
Бирюза	оз.м.	2	81	17	0	70	30	3	67	30
Богданка	оз.м.	0	100	0	0	100	0	0	100	0
Виктория Одесская	оз.м.	0	87	13	0	100	0	15	60	15
Волжская 100	оз.м.	0	100	0	-	-	-	0	100	0
Волжская К	оз.м.	7	80	13	0	94	6	12	63	25
Губернатор Дона	оз.м.	10	63	27	0	100	0	0	100	0
Дон 85	оз.м.	4	89	7	0	100	0	23	77	0
Дон 93	оз.м.	2	84	14	0	100	0	0	80	20

Продолжение приложения 3										
<i>1</i>	<i>2</i>	<i>3</i>	<i>4</i>	<i>5</i>	<i>6</i>	<i>7</i>	<i>8</i>	<i>9</i>	<i>10</i>	<i>11</i>
Донская Безостая	оз.м.	0	100	0	0	100	0	30	50	20
Донская Лира	оз.м.	7	72	21	3	91	6	4	59	37
Донской Сюрприз	оз.м.	0	100	0	0	100	0	0	100	0
Дриада	оз.м.	-	-	-	-	-	-	17	50	33
Донэко	оз.м.	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Заря	оз.м.	0	100	0	10	60	30	0	100	0
Звонница	оз.м.	8	70	12	10	70	20	0	67	33
Золушка	оз.м.	4	73	23	-	-	-	0	100	0
Инна	оз.м.	0	100	0	10	60	30	0	100	0
Камея	оз.м.	8	80	12	-	-	-	15	57	28
Корочанка	оз.м.	0	100	0	20	80	0	17	50	33
Косовица	оз.м.	0	100	0	0	60	40	0	100	0
Круиз	оз.м.	0	100	0	10	90	0	0	100	0
Лагуна	оз.м.	0	100	0	2	90	8	3	77	20
Латыневка	оз.м.	0	100	0	0	50	50	1	80	19
Льговская 167	оз.м.	0	100	0	0	100	0	0	100	0
Льговская 4	оз.м.	0	50	50	0	100	0	40	60	0
Мироновская 100	оз.м.	0	100	0	-	-	-	-	-	-
Мироновская 65	оз.м.	0	100	0	-	-	-	-	-	-
Мироновская 808	оз.м.	0	100	0	9	60	31	10	65	25
Московская 39	оз.м.	10	75	15	0	100	0	0	90	10
Московская 56	оз.м.	11	70	19	7	64	29	0	94	7
Московская 70	оз.м.	5	75	20	0	100	0	-	-	-
Немчиновская 17	оз.м.	0	100	0	-	-	-	-	-	-
Одесская 200	оз.м.	0	100	0	0	100	0	0	100	0

Продолжение приложения 3										
<i>1</i>	<i>2</i>	<i>3</i>	<i>4</i>	<i>5</i>	<i>6</i>	<i>7</i>	<i>8</i>	<i>9</i>	<i>10</i>	<i>11</i>
Одесская 267	оз.м.	0	100	0	0	100	0	10	70	20
Поволжская 86	оз.м.	0	100	0	0	100	0	0	100	0
Поэма	оз.м.	0	100	0	-	-	-	-	-	-
Престиж	оз.м.	0	90	10	0	100	0	0	100	0
Рубин	оз.м.	0	100	0	0	80	20	20	60	20
Северодонецкая Юбилейная	оз.м.	0	100	0	0	80	20	0	100	0
Селянка	оз.м.	0	73	27	0	100	0	0	100	0
Синтетик	оз.м.	0	90	10	10	64	26	2	78	20
Скипетр	оз.м.	0	100	0	7	64	29	9	74	27
Смуглянка	оз.м.	0	100	0	0	100	0	0	100	0
Сурава	оз.м.	0	100	0	0	100	0	0	100	0
Таловская 48	оз.м.	0	0	100	0	100	0	-	-	-
Тарасовская 24	оз.м.	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Тарасовская 29	оз.м.	0	100	0	0	100	0	-	-	-
Тарасовская 97	оз.м.	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Червонная	оз.м.	0	100	0	20	80	0	-	-	-
Чернозёмка 115	оз.м.	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Чернозёмка 212	оз.м.	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Чернозёмка 88	оз.м.	0	100	0	0	100	0	-	-	-
Альбидиум 28	яр.м.	13	67	20	10	85	5	-	-	-
Анюта	яр.м.	5	80	15	20	60	20	-	-	-
Биора	яр.м.	0	100	0	0	100	0	20	80	0
Волгоуральская	яр.м.	0	100	0	-	-	-	-	-	-
Воронежская 10	яр.м.	0	100	0	0	100	0	0	100	0
Воронежская 12	яр.м.	2	95	3	5	66	29	15	48	37

Продолжение приложения 3										
<i>1</i>	<i>2</i>	<i>3</i>	<i>4</i>	<i>5</i>	<i>6</i>	<i>7</i>	<i>8</i>	<i>9</i>	<i>10</i>	<i>11</i>
Воронежская 14	яр.м.	0	100	0	-	-	-	-	-	-
Воронежская 16	яр.м.	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Воронежская 6	яр.м.	-	-	-	0	100	0	13	67	20
Гранни	яр.м.	8	64	28	6	80	14	0	60	40
Дарья	яр.м.	0	92	8	0	77	23	4	72	24
Жница	яр.м.	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Иволга	яр.м.	25	50	25	25	75	0	0	100	0
Кинельская 97	яр.м.	-	-	-	-	-	-	20	80	0
Крестьянка	яр.м.	5	55	45	0	100	0	0	100	0
Курская 2038	яр.м.	45	55	0	5	90	5	-	-	-
Л – 400	яр.м.	5	98	0	-	-	-	-	-	-
Л – 503	яр.м.	10	75	15	0	90	10	23	50	27
Лебёдушка	яр.м.	0	90	10	-	-	-	27	50	23
Обская 14	яр.м.	0	100	0	0	100	0	12	80	8
Прохоровка	яр.м.	4	88	8	-	-	-	-	-	-
Саратовская 29	яр.м.	0	75	25	0	100	0	-	-	-
Саратовская 42	яр.м.	0	100	0	-	-	-	8	72	20
Саратовская 60	яр.м.	10	75	15	10	75	15	0	100	0
Светлана	яр.м.	13	74	13	0	40	60	0	100	0
Симбирцит	яр.м.	28	47	25	-	-	-	0	100	0
Тризо	яр.м.	10	80	10	-	-	-	-	-	-
Тулайковская 10	яр.м.	6	74	20	1	97	2	4	68	28
Тулайковская 100	яр.м.	0	75	25	-	-	-	-	-	-
Тулайковская 5	яр.м.	0	90	10	-	-	-	0	100	0
Удача	яр.м.	0	100	0	10	80	10	-	-	-
Фаворит	яр.м.	2	88	10	12	54	34	10	77	13

Окончание приложения 3										
<i>1</i>	<i>2</i>	<i>3</i>	<i>4</i>	<i>5</i>	<i>6</i>	<i>7</i>	<i>8</i>	<i>9</i>	<i>10</i>	<i>11</i>
Чернозёмноуральская	яр.м.	5	78	17	10	50	40	-	-	-
Безенчукская 139	яр.т.	-	-	-	0	100	0	-	-	-
Безенчукская 182	яр.т.	0	100	0	9	68	23	11	57	32
Безенчукская 200	яр.т.	0	100	0	20	40	60	0	100	0
Безенчукский янтарь	яр.т.	0	100	0	-	-	-	-	-	-
Валентина	яр.т.	0	74	26	12	59	29	0	94	6
Виза – Виза	яр.т.	0	100	0	0	100	0	10	70	20
Воронежская 7	яр.т.	0	100	0	20	40	40	20	80	0
Воронежская 9	яр.т.	-	-	-	-	-	-	20	68	12
Донская Элегия	яр.т.	0	77	23	0	100	0	10	64	26
Краснокутка 10	яр.т.	5	80	15	8	74	18	10	67	23
Ник	яр.т.	8	25	67	-	-	-	33	67	0
Оренбургская 10	яр.т.	5	78	17	19	49	32	0	100	0
Памяти Чеховича	яр.т.	0	100	0	-	-	-	-	-	-
Степь 3	яр.т.	0	100	0	-	-	-	18	50	32
Харьковская 23	яр.т.	0	60	40	-	-	-	-	-	-
Харьковская 46	яр.т.	0	100	0	-	-	-	-	-	-

Результаты лабораторных исследований изучения видового состава септориоза на сортах пшеницы, собранных на территории ЦЧР за период 2010–2017г.г. (частота встречаемости,  $M \pm m$ , в %)

Год наблюдений \ Вид септориоза	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016	2017
<i>S. tritici</i>	96,71±9,83 (n=35)	72,58±20,89 (n=56)	90,08±12,06 (n=67)	92,42±13,79 (n=89)	90,16±14,16 (n=75)	86,50±16,47 (n=96)	82,37±20,79 (n=76)	81,08±18,45 (n=75)
<i>St. nodorum</i>	2,69±7,59 (n=35)	15,20±12,48 (n=56)	7,68±9,28 (n=67)	4,97±9,50 (n=89)	7,59±11,24 (n=75)	10,04±13,17 (n=96)	14,08±19,66 (n=76)	11,97±13,39 (n=75)
<i>St. avenae</i>	0,60±2,61 (n=35)	11,84±16,00 (n=56)	2,52±5,82 (n=67)	2,56±6,60 (n=89)	2,11±3,52 (n=75)	3,43±6,80 (n=96)	6,56±13,39 (n=76)	7,10±9,67 (n=75)

Результаты лабораторных исследований изучения видового состава септориоза на пшенице территории ЦЧР за период 2010–2017 г.г. в зависимости от жизненной формы пшеницы (показатель частоты встречаемости,  $M \pm m$ , в %)

Жизненная форма пшеницы Вид септориоза	Озимая мягкая пшеница	Яровая мягкая пшеница	Яровая твёрдая пшеница
<i>S. tritici</i>	88,49±16,38 (n=287)	86,26±17,00 (n=176)	79,77±20,47 (n=90)
<i>St. nodorum</i>	8,18±12,87 (n=287)	8,99±11,88 (n=176)	27,97±19,01 (n=90)
<i>St. avenae</i>	3,98±9,92 (n=287)	7,82±9,54 (n=176)	5,90±8,14 (n=90)

Морфолого-культуральные свойства популяции вида *S. tritici* территории ЦЧР (2006-1017 г.г.)

Название сорта	Тип колоний										Скорость роста			Интенсивность споруляции		
	Дрожжеподобные			Смешанные					Мицелиальные		медленнорастущие	среднерастущие	быстрорастущие	слабоспорующие	среднеспорующие	высокоспорующие
	1а	2б	3в	4а	5б	6в	7г	8д	9а	10б						
<i>I</i>	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
2006																
Волжская 16	0	0	100	0	0	0	0	0	0	0	23	72	5	0	68	32
Малахит	50	50	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	100	0	25	75
Мироновская 808	0	0	0	50	0	50	0	0	0	0	0	67	33	8	37	55
Светлана	0	19	81	0	0	0	0	0	0	0	31	67	2	12	57	31
Тарасовская 29	0	50	0	50	0	0	0	0	0	0	13	25	62	0	50	50
Тулайковская 5	0	0	27	44	0	0	0	0	29	0	7	24	69	44	56	0
2007																

Продолжение приложения 6

<i>1</i>	<i>2</i>	<i>3</i>	<i>4</i>	<i>5</i>	<i>6</i>	<i>7</i>	<i>8</i>	<i>9</i>	<i>10</i>	<i>11</i>	<i>12</i>	<i>13</i>	<i>14</i>	<i>15</i>	<i>16</i>	<i>17</i>
Безенчукская 380	0	83	0	17	0	0	0	0	0	0	0	14	86	0	3	97
Дон 85	7	71	7	0	0	15	0	0	0	0	0	14	86	0	43	57
Донской Сюрприз	0	50	0	36	7	7	0	0	0	0	0	0	100	2	39	59
Круз	0	0	0	0	100	0	0	0	0	0	0	9	91	0	18	82
Льговская 167	0	82	0	9	0	0	8	0	8	0	2	41	57	0	32	68
Мироновская 61	0	10	30	44	0	0	0	0	0	0	8	70	23	5	45	50
Мироновская 808	0	75	0	21	0	0	0	0	4	0	0	6	94	19	25	56
Московская низкостебельная	0	73	18	0	0	9	0	0	5	0	0	32	68	0	25	75
Прохоровка	0	19	81	0	0	0	0	0	0	0	3	19	78	81	4	15
Степь 3	0	17	43	22	18	0	0	0	0	0	27	19	54	18	30	52
2008																
Базальт	0	36	18	36	0	0	0	0	5	5	0	27	73	7	27	66
Безенчукская 182	0	58	17	25	0	0	0	0	0	0	0	17	83	0	18	82
Безенчукская 380	0	100	0	0	0	0	0	0	0	0	0	75	25	0	50	50
Белгородская 12	0	68	11	16	0	5	0	0	0	0	0	32	68	7	45	48
Валентина	46	2	2	35	0	15	0	0	0	0	0	4	96	8	17	75
Волжская 100	0	0	58	33	9	0	0	0	0	0	0	8	92	5	25	70
Волжская К	28	28	11	33	0	0	0	0	0	0	0	11	89	3	22	75
Воронежская	0	56	0	44	0	0	0	0	0	0	0	2	98	2	35	63

Продолжение приложения 6

<i>1</i>	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
Воронежская 10	15	18	5	20	0	42	0	0	0	0	20	3	77	0	20	80
Воронежская 12	7	40	44	7	2	0	0	0	0	0	2	4	94	0	20	80
Воронежская 6	8	44	22	4	22	0	0	0	0	0	0	8	92	0	16	84
Дарья	0	0	0	100	0	0	0	0	0	0	0	17	83	0	50	50
Дон 93	0	100	0	0	0	0	0	0	0	0	10	85	5	0	26	74
Донская безостая	0	18	43	14	14	11	0	0	0	0	0	14	86	7	17	79
Заря	0	67	0	33	0	0	0	0	0	0	0	0	100	0	3	97
Иволга	0	81	0	12	0	0	0	0	1	6	26	29	45	3	19	78
Инна	0	52	7	0	0	34	0	0	0	7	0	20	80	5	11	84
Краснокутка 10	15	64	6	0	0	15	0	0	0	0	21	28	51	5	46	49
Крестьянка	0	100	0	0	0	0	0	0	0	0	0	67	33	0	0	100
Курская 2038	8	17	15	27	0	33	0	0	0	0	17	6	77	1	14	85
Л 503	0	30	14	27	14	14	0	0	0	1	0	5	95	7	34	59
Московская 39	21	44	0	8	27	0	0	0	0	0	0	2	98	0	8	92
Одесская	0	11	11	11	11	33	12	0	11	0	20	8	72	30	28	42

Продолжение приложения 6

<i>1</i>	<i>2</i>	<i>3</i>	<i>4</i>	<i>5</i>	<i>6</i>	<i>7</i>	<i>8</i>	<i>9</i>	<i>10</i>	<i>11</i>	<i>12</i>	<i>13</i>	<i>14</i>	<i>15</i>	<i>16</i>	<i>17</i>
Оренбургская	0	40	0	60	0	0	0	0	0	0	0	0	100	17	14	69
Престиж	0	25	14	13	48	0	0	0	0	0	0	12	88	3	34	63
Степь 37	3	73	0	20	5	0	0	0	0	0	0	55	45	0	15	85
Тарасовская 29	0	39	23	33	0	0	0	0	5	0	14	19	67	0	36	64
Тарасовская 97	8	21	0	19	0	44	0	0	8	0	0	6	94	8	21	71
Тризо	0	82	0	18	0	0	0	0	0	0	0	64	36	0	32	68
Черноземноуральская	17	24	0	8	0	33	17	0	0	0	0	32	68	0	26	74
2009																
Безенчукская 380	75	0	0	25	0	0	0	0	0	0	0	75	25	0	25	75
Белгородская 12	0	25	50	25	0	0	0	0	0	0	75	25	0	0	75	25
Валентина	0	0	0	100	0	0	0	0	0	0	0	100	0	100	0	0
Волжская 100	0	43	0	0	0	0	57	0	0	0	71	29	0	10	60	30
Дон 93	0	25	0	50	0	0	0	0	25	0	50	50	0	0	25	75
Круиз	0	3	0	0	0	0	97	0	0	0	53	47	0	24	41	35
Л 503	0	50	0	0	0	0	25	0	25	0	0	50	50	100	0	0

Продолжение приложения 6

<i>1</i>	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
Льговская 167	0	5	0	50	0	0	0	0	0	45	5	40	55	0	50	50
Мироновская 808	0	61	0	31	0	0	0	0	8	0	85	15	0	0	46	54
Московская	0	100	0	0	0	0	0	0	0	0	0	100	0	25	50	25
Московская 70	0	56	0	22	0	0	22	0	0	0	0	100	0	0	83	17
Одесская 267	0	36	55	9	0	0	0	0	0	0	9	58	33	0	0	100
Степь 37	0	0	0	0	0	0	50	0	50	0	12	63	25	50	0	50
Тарасовская 97	0	31	0	0	0	0	69	0	0	0	0	56	44	13	44	43
2010																
Губернатьр Дона	0	17	0	0	0	78	0		4	0	0	21	79	0	100	0
Донна	0	100	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	100	0	100	0
Сложный образец	0	84	0	0	0	0	0	0	16	0	6	44	50	0	100	0
2011																
Волжская К	0	20	0	40	0	0	0	0	40	0	0	50	50	60	40	0

<i>1</i>	<i>2</i>	<i>3</i>	<i>4</i>	<i>5</i>	<i>6</i>	<i>7</i>	<i>8</i>	<i>9</i>	<i>10</i>	<i>11</i>	<i>12</i>	<i>13</i>	<i>14</i>	<i>15</i>	<i>16</i>	<i>17</i>
Донская безостая	0	39	5	28	0	28	0	0	0	0	10	54	36	0	50	50
Заря	0	59	0	9	0	0	0	0	27	5	9	41	50	5	87	8
Корочанка	0	28	0	0	0	0	28	0	44	0	17	3	52	0	0	100
Мироновская 65	0	25	15	27	0	0	0	0	18	15	0	38	62	17	83	0
Поволжская	0	20	27	0	20	0	0	0	1	32	0	54	46	38	50	12
2012																
Безенчукский янтарь	0	0	0	0	0	0	0	0	100	0	0	0	100	0	100	0
Воронежская 12	37	24	24	0	0	0	0	0	0	24	0	85	15	0	10	90
Воронежская 9	0	0	0	0	0	0	0	0	100	0	0	60	40	0	100	0
Дон 93	0	0	0	0	0	0	0	0	0	100	0	4	96	0	0	100
Лебедушка	0	100	0	0	0	0	0	0	0	0	33	67	0	0	50	50
Льговская 4	0	83	17	0	0	0	0	0	0	0	8	67	25	0	0	100
Мироновская 65	0	0	0	0	0	50	0	0	50	0	0	0	100	0	50	50
Московская 70	0	62	0	0	0	0	0	0	0	38	0	14	86	0	100	0

<i>Продолжение приложения б</i>																
<i>1</i>	<i>2</i>	<i>3</i>	<i>4</i>	<i>5</i>	<i>6</i>	<i>7</i>	<i>8</i>	<i>9</i>	<i>10</i>	<i>11</i>	<i>12</i>	<i>13</i>	<i>14</i>	<i>15</i>	<i>16</i>	<i>17</i>
Обская 14	0	0	0	0	0	0	0	0	100	0	0	0	100	4	89	7
Одесская 267	0	71	23	0	0	0	0	0	0	6	18	47	35	0	100	0
Престиж	0	0	34	33	33	0	0	0	0	0	0	17	83	0	100	0
Рубин	0	55	0	0	45	0	0	0	0	0	0	0	100	0	100	0
Синтетик	33	27	0	0	0	0	0	0	0	40	0	40	60	0	100	0
Тулайковская	13	13	0	27	20	0	7	0	20	0	38	0	62	0	71	29
2013																
Безенчукская 380	0	40	40	20	0	0	0	0	0	0	0	22	78	0	0	100
Богданка	11	89	0	0	0	0	0	0	0	0	0	49	51	0	0	100
Дон 107	19	0	0	0	0	0	0	0	81	0	5	95	0	30	35	35
Дон 93	0	25	0	0	0	0	0	0	0	75	0	97	3	0	0	0
Донской Сюрприз	0	39	61	0	0	0	0	0	0	0	0	95	5	0	0	100
Мироновская 808	0	0	0	100	0	0	0	0	0	0	0	8	92	0	40	60
Сюрприз	0	55	18	0	27	0	0	0	0	0	9	64	27	27	23	50
Червоная	0	0	0	50	0	0	0	0	50	0	0	0	100	0	100	0
2014																
Белгородская 12	0	3	0	0	0	90	0	0	0	2	0	10	90	14	47	39

<i>Продолжение приложения 6</i>																
<i>1</i>	<i>2</i>	<i>3</i>	<i>4</i>	<i>5</i>	<i>6</i>	<i>7</i>	<i>8</i>	<i>9</i>	<i>10</i>	<i>11</i>	<i>12</i>	<i>13</i>	<i>14</i>	<i>15</i>	<i>16</i>	<i>17</i>
Мироновская 808	0	47	0	0	53	0	0	0	0	0	53	47	0	22	75	3
Московская 39	0	0	0	0	100	0	0	0	0	0	0	100	0	20	70	10
Сложный образец	0	39	0	50	0	0	0	0	0	11	8	46	46	10	16	74
2015																
Августа	0	0	0	100	0	0	0	0	0	0	0	25	75	14	39	47
Альбидум 28	0	100	0	0	0	0	0	0	0	0	0	46	74	0	100	0
Антонивка	0	57	0	43	0	0	0	0	0	0	2	52	46	0	100	0
Базальт	0	77	0	0	0	0	0	0	23	0	7	93	0	0	100	0
Белгородская 12	0	44	0	20	0	0	36	0	0	0	0	100	0	0	100	0
Белгородская 16	0	37	0	63	0	0	0	0	0	0	0	100	0	0	100	0
Бирюза	0	22	78	0	0	0	0	0	0	0	4	96	0	0	100	0
Волжская 100	0	64	0	0	36	0	0	0	0	0	0	100	0	0	100	0
Донская элегия	0	0	0	0	0	0	0	0	100	0	0	0	100	45	55	0
Дуэт Черноземья	0	87	0	0	0	0	0	0	13	0	20	27	53	40	60	0

<i>Продолжение приложения 6</i>																
<i>1</i>	<i>2</i>	<i>3</i>	<i>4</i>	<i>5</i>	<i>6</i>	<i>7</i>	<i>8</i>	<i>9</i>	<i>10</i>	<i>11</i>	<i>12</i>	<i>13</i>	<i>14</i>	<i>15</i>	<i>16</i>	<i>17</i>
Камея	0	100	0	0	0	0	0	0	0	0	12	12	76	0	100	0
Курская 2038	0	100	0	0	0	0	0	0	0	0	56	25	19	0	100	0
Лагуна	0	15	0	0	85	0	0	0	0	0	0	69	31	25	50	25
Латыновка	0	39	0	0	0	0	0	0	45	16	0	61	39	0	100	0
Льговская 167	0	100	0	0	0	0	0	0	0	0	0	80	20	0	100	0
Льговская 4	0	0	0	0	0	0	0	0	100	0	0	59	41	0	100	0
Мироновская 65	0	35	0	30	0	0	0	0	35	0	2	54	44	0	100	0
Мироновская 808	0	36	0	28	0	0	0	0	36	0	0	75	25	20	24	56
Московская 56	0	43	0	29	0	0	0	0	0	28	0	61	39	0	100	0
Одесская 200	0	100	0	0	0	0	0	0	0	0	0	82	18	0	100	0
Софья	0	100	0	0	0	0	0	0	0	0	57	29	14	17	80	3
Степь 3	0	0	0	0	0	0	0	0	100	0	0	0	100	20	70	10
Тесанко	0	100	0	0	0	0	0	0	0	0	57	14	29	0	100	0
Фаворит	0	15	0	0	0	0	0	0	85	0	0	44	56	20	80	0

<i>Продолжение приложения 6</i>																
<i>1</i>	<i>2</i>	<i>3</i>	<i>4</i>	<i>5</i>	<i>6</i>	<i>7</i>	<i>8</i>	<i>9</i>	<i>10</i>	<i>11</i>	<i>12</i>	<i>13</i>	<i>14</i>	<i>15</i>	<i>16</i>	<i>17</i>
2016																
Ариадна	0	100	0	0	0	0	0	0	0	0	0	57	43	0	100	0
Базальт	0	0	0	63	31	0	0	0	6	0	0	100	0	40	60	0
Богданка	0	9	0	0	0	0	0	0	91	0	0	27	73	50	50	0
Губернатьр Дона	0	0	0	100	0	0	0	0	0	0	0	75	25	0	45	55
Донская Лира	0	100	0	0	0	0	0	0	0	0	9	82	9	0	100	0
Заря	100	0	0	0	0	0	0	0	0	0	100	0	0	50	50	0
Инна	0	0	0	100	0	0	0	0	0	0	0	0	100	37	39	24
Корочанка	0	40	0	60	0	0	0	0	0	0	100	0	0	40	60	0
Круз	0	71	0	29	0	0	0	0	0	0	6	43	51	0	55	45
Латыновка	0	0	100	0	0	0	0	0	0	0	0	0	100	0	0	100
Льговская 167	0	70	0	0	0	0	0	0	22	8	0	39	61	13	17	70
Льговская 4	0	60	0	40	0	0	0	0	0	0	2	22	76	10	72	18
Мироновская 65	0	0	0	0	0	0	0	0	100	0	0	20	80	0	80	20
Мироновская 808	0	100	0	0	0	0	0	0	0	0	0	19	81	0	36	64
Синтетик	0	0	0	56	0	28	0	0	6	10	5	37	58	8	42	50

<i>Окончание приложения б</i>																
<i>1</i>	<i>2</i>	<i>3</i>	<i>4</i>	<i>5</i>	<i>6</i>	<i>7</i>	<i>8</i>	<i>9</i>	<i>10</i>	<i>11</i>	<i>12</i>	<i>13</i>	<i>14</i>	<i>15</i>	<i>16</i>	<i>17</i>
Сложный образец	0	0	0	100	0	0	0	0	0	0	6	19	75	2	57	41
2017																
Альбидум 28	0	0	0	0	0	0	0	0	100	0	12	49	39	50	50	0
Биора	0	100	0	0	0	0	0	0	0	0	0	100	0	0	100	0
Валентина	0	49	51	0	0	0	0	0	0	0	0	36	64	10	57	33
Дарья	0	100	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	100	0	100	0
Кинельская 97	0	100	0	0	0	0	0	0	0	0	37	59	4	20	55	25
Мичуринская 17	0	71	0	29	0	0	0	0	0	0	28	61	11	0	80	20
Саратовская 42	0	0	0	0	0	0	0	0	100	0	0	100	0	40	60	0
Союз 1	0	100	0	0	0	0	0	0	0	0	0	100	0	10	40	50
Тризо	0	0	0	100	0	0	0	0	0	0	0	0	100	0	70	30

Результаты лабораторных исследований по изучению морфологических типов колоний изолятов *S. tritici*, выращенных на КГА за период 2006–2017 г.г. (в %, М±m)

Тип колонии	Характеристика фенотипа	2006	2007	2008	2009	2011	2012
<i>I</i>	<i>2</i>	<i>3</i>	<i>4</i>	<i>5</i>	<i>6</i>	<i>7</i>	<i>8</i>
I Дрожжеподобный	1а	8,33±8,33 (n=6)	0,70±0,70 (n=10)	5,87±1,95 (n=30)	5,36±5,36 (n=14)	0,00±0,00 (n=14)	5,93±3,42 (n=14)
	2б	19,83±10,00 (n=6)	48,00±10,44 (n=10)	44,60±5,43 (n=30)	31,07±7,86 (n=14)	31,83±6,14 (n=14)	31,07±9,60 (n=14)
	3в	34,67±18,33 (n=6)	17,90±8,48 (n=10)	10,70±2,72 (n=30)	7,50±5,10 (n=14)	7,83±4,51 (n=14)	7,00±3,20 (n=14)
II Смешанный или stromopodopodobный	4а	24,00±10,77 (n=6)	14,90±5,06 (n=10)	21,87±3,82 (n=30)	22,29±7,71 (n=14)	17,33±6,81 (n=14)	4,29±2,93 (n=14)
	5б	0,00±0,00 (n=6)	12,50±9,89 (n=10)	5,07±1,97 (n=30)	0,00±0,00 (n=14)	3,33±3,33 (n=14)	7,00±3,94 (n=14)
	6в	8,33±8,33 (n=6)	3,10±1,70 (n=10)	9,30±2,70 (n=30)	0,00±0,00 (n=14)	4,67±4,67 (n=14)	3,57±3,57 (n=14)
	7г	0,00±0,00 (n=6)	0,80±0,80 (n=10)	0,97±0,68 (n=30)	22,86±8,68 (n=14)	4,67±4,67 (n=14)	0,50±0,50 (n=14)

Продолжение приложения 7

<i>1</i>	<i>2</i>	<i>3</i>	<i>4</i>	<i>5</i>	<i>6</i>	<i>7</i>	<i>8</i>
	8д	0,00±0,00 (n=6)	0,00±0,00 (n=10)	0,00±0,00 (n=30)	0,00±0,00 (n=14)	0,00±0,00 (n=14)	0,00±0,00 (n=14)
III Мицелиальный	9а	4,83±4,83 (n=6)	1,70±0,92 (n=10)	1,00±0,49 (n=30)	7,71±4,05 (n=14)	21,67±7,69 (n=14)	26,43±11,27 (n=14)
	10 б	0,00±0,00 (n=6)	0,00±0,00 (n=10)	0,63±0,34 (n=30)	3,21±3,21 (n=14)	8,67±5,24 (n=14)	14,86±7,62 (n=14)
I Дрожжеподобный		2010	2013	2014	2015	2016	2017
	1а	0,00±0,00 (n=3)	14,88±12,47 (n=8)	0,00±0,00 (n=4)	0,00±0,00 (n=24)	6,25±6,25 (n=16)	0,00±0,00 (n=9)
	2б	67,00±25,42 (n=3)	30,00±11,18 (n=8)	22,25±12,11 (n=4)	52,96±7,81 (n=24)	34,37±10,47 (n=16)	57,78±15,54 (n=9)
	3в	0,00±0,00 (n=3)	12,50±8,32 (n=8)	0,00±0,00 (n=4)	3,25±3,25 (n=24)	6,25±6,25 (n=16)	5,67±5,67 (n=9)
II Смешанный или стромоподобный	4а	0,00±0,00 (n=3)	19,25±12,88 (n=8)	12,50±12,50 (n=4)	13,04±5,15 (n=24)	34,25±10,08 (n=16)	14,33±11,18 (n=9)
	5б	0,00±0,00 (n=3)	1,38±3,38 (n=8)	38,25±24,08 (n=4)	5,04±3,79 (n=24)	1,94±1,94 (n=16)	0,00±0,00 (n=9)

Окончание приложения 7

<i>I</i>	<i>2</i>	<i>3</i>	<i>4</i>	<i>5</i>	<i>6</i>	<i>7</i>	<i>8</i>
	6в	26,00±26,00 (n=3)	0,00±0,00 (n=8)	22,50±22,50 (n=4)	0,00±0,00 (n=24)	1,75±1,75 (n=16)	0,00±0,00 (n=9)
	7г	0,00±0,00 (n=3)	0,00±0,00 (n=8)	0,00±0,00 (n=4)	1,50±1,50 (n=24)	0,00±0,00 (n=16)	0,00±0,00 (n=9)
	8д	0,00±0,00 (n=3)	0,00±0,00 (n=8)	0,00±0,00 (n=4)	0,00±0,00 (n=24)	0,00±0,00 (n=16)	0,00±0,00 (n=9)
III Мицелиальный	9а	6,67±4,81 (n=3)	16,38± (n=8)	0,00±0,00 (n=4)	22,38±7,43 (n=24)	14,06±8,08 (n=16)	22,22±14,70 (n=9)
	10 б	0,00±0,00 (n=3)	5,61±11,11 (n=8)	3,25±2,63 (n=4)	1,83±1,32 (n=24)	1,13±0,77 (n=16)	0,00±0,00 (n=9)

Зависимость частоты встречаемости морфологических типов колоний изолятов *S. tritici*, выращенных на КГА от жизненной формы растения-хозяина, обобщённые результаты за период 2006–2017 г.г. (в %, М±m)

Тип колонии	Характеристика фенотипа	Озимая мягкая пшеница	Яровая мягкая пшеница	Яровая твёрдая пшеница
I Дрожжеподобный	1а	4,64±1,71 (n=101)	3,50±1,46 (n=30)	3,77±3,53 (n=13)
	2б	41,51±3,39 (n=101)	46,33±7,15 (n=30)	22,62±7,75 (n=13)
	3в	8,53±2,00 (n=101)	10,43±4,02 (n=30)	10,08±4,90 (n=13)
II Смешанный или стромоподобный	4а	18,87±2,62 (n=101)	15,57±4,87 (n=30)	20,15±8,42 (n=13)
	5б	6,13±1,87 (n=101)	1,93±1,06 (n=30)	3,85±2,38 (n=13)
	6в	4,92±1,52 (n=101)	4,07±2,05 (n=30)	1,15±1,15 (n=13)
	7г	3,26±1,38 (n=101)	1,63±1,01 (n=30)	3,85±3,85 (n=13)
	8д	0,00±0,00 (n=101)	0,00±0,00 (n=30)	0,00±0,00 (n=13)
III Мицелиальный	9а	8,65±2,08 (n=101)	15,77±6,05 (n=30)	34,62±13,14 (n=13)
	10 б	4,39±1,46 (n=101)	1,03±0,82 (n=30)	0,00±0,00 (n=13)

Результаты лабораторных исследований по изучению скорости роста колоний изолятов *S. tritici*, выращенных на КГА за период 2006–2017 г.г.

(в %, М±m)

Группы изолятов	Диаметр, мм	2006	2007	2008	2009	2010	2011
1 – медленнорастущие	< 10	12,33±5,15 (n=6)	4,00±2,68 (n=10)	4,33±1,49 (n=30)	25,71±8,83 (n=14)	2,00±2,00 (n=3)	8,00±2,91 (n=6)
2 – среднерастущие	10-15	42,50±12,28 (n=6)	22,40±6,51 (n=10)	22,00±4,35 (n=30)	57,71±7,40 (n=14)	21,67±12,71 (n=3)	40,67±7,89 (n=6)
3- быстрорастущие	> 15	45,17±15,79 (n=6)	73,70±7,45 (n=10)	73,67±4,58 (n=30)	16,57±5,72 (n=14)	76,33±14,50 (n=3)	51,33±3,45 (n=6)
		2012	2013	2014	2015	2016	2017
1 – медленнорастущие	< 10	6,93±3,52 (n=14)	1,75±1,21 (n=8)	15,25±12,72 (n=14)	9,04±3,88 (n=24)	14,25±8,40 (n=16)	8,56±4,77 (n=9)
2 – среднерастущие	10-15	28,64±8,33 (n=14)	53,75±14,26 (n=8)	50,75±18,54 (n=14)	54,33±6,63 (n=24)	33,75±7,76 (n=16)	56,11±13,21 (n=9)
3- быстрорастущие	> 15	64,43±9,52 (n=14)	44,50±14,68 (n=8)	34,00±21,59 (n=14)	37,46±6,26 (n=24)	52,00±8,82 (n=16)	35,33±14,20 (n=9)

Зависимость частоты встречаемости групп изолятов *S. tritici*, выращенных на КГА, по скорости роста, от жизненной формы растения-хозяина  
(обобщённые результаты за период 2006–2017 г.г.), (в %, М±m)

Группы изолятов	Диаметр, мм	Озимая мягкая пшеница	Яровая мягкая пшеница	Яровая твёрдая пшеница
1 – медленнорастущие	< 10	9,52±2,15 (n=101)	11,00±2,86 (n=30)	3,69±2,23 (n=13)
2 – среднерастущие	10-15	41,16±3,21 (n=101)	35,33±5,68 (n=30)	32,15±9,20 (n=13)
3- быстороастущие	> 15	49,05±3,50 (n=101)	54,33±6,43 (n=30)	64,15±9,67 (n=13)

Результаты лабораторных исследований по изучению спорулирующей способности колоний изолятов *S. tritici*, выращенных на КГА, в условиях *in vitro* за период 2006–2017 г.г. (в %,  $M \pm m$ )

Группы изолятов	Споруляц ия, млн. спор/см <sup>2</sup>	2006	2007	2008	2009	2010	2011
1 – слабоспорулирующие	< 10	10,67±6,98 (n=6)	12,50±7,97 (n=10)	3,93±1,15 (n=30)	23,00±9,54 (n=14)	0,00±0,00 (n=3)	20,00±9,93 (n=6)
2 – среднеспорулирующие	10-50	48,83±6,31 (n=6)	26,40±4,65 (n=10)	24,30±2,36 (n=10)	35,64±7,53 (n=14)	100,00±0,00 (n=3)	51,67±12,96 (n=6)
3- высокоспорулирующие	> 50	40,50±10,48 (n=6)	61,10±6,95 (n=10)	71,87±2,67 (n=10)	41,36±7,68 (n=14)	0,00±0,00 (n=3)	28,33±16,22 (n=6)
		2012	2013	2014	2015	2016	2017
1 – слабоспорулирующие	< 10	0,29±0,29 (n=14)	11,63±4,67 (n=8)	16,50±2,75 (n=4)	8,38±2,78 (n=24)	15,62±5,00 (n=16)	14,44±6,26 (n=9)
2 – среднеспорулирующие	10-50	69,29±10,70 (n=14)	28,75±12,29 (n=8)	52,00±13,46 (n=4)	85,75±4,75 (n=24)	53,94±6,58 (n=16)	68,00±7,13 (n=9)
3- высокоспорулирующие	> 50	30,43±10,75 (n=14)	59,62±14,98 (n=8)	31,50±16,17 (n=4)	5,88±3,08 (n=24)	30,44±7,83 (n=16)	17,56±6,17 (n=9)

Зависимость частоты встречаемости групп изолятов *S. tritici*, по спорулирующей способности колоний в условиях *in vitro*, от жизненной формы растения-хозяина (обобщённые результаты за период 2006–2017 г.г.), (в %, М±m)

Группы изолятов	Споруляция, млн. спор/см <sup>2</sup>	Озимая мягкая пшеница	Яровая мягкая пшеница	Яровая твёрдая пшеница
1 – слабоспорулирующие	< 10	7,31±1,29 (n=101)	14,13±4,70 (n=30)	22,69±7,90 (n=30)
2 – среднеспорулирующие	10-50	53,94±3,37 (n=101)	48,60±5,85 (n=30)	38,38±9,64 (n=30)
3- высокоспорулирующие	> 50	38,79±3,44 (n=101)	37,27±6,45 (n=30)	38,92±9,31 (n=30)

Коэффициенты корреляции между показателями внутривидовой дифференциации *S. tritici* по морфолого-культуральным признакам и многолетними погодными характеристиками (Отмеченные корреляции значимы на уровне  $p \leq 0,05$ )

Сравниваемые показатели	Развитие септориоза в поле	Дрожжеподобные 1а	Дрожжеподобные 2б	Дрожжеподобные 3в	Дрожжеподобные все	Смшанные 4а	Смшанные 5б	Смшанные 6в	Смшанные 7г	Смшанные все	Мицелиальные 9а	Мицелиальные 10б	Мицелиальные все	Медленнорастущие	Среднерастущие	Быстрорастущие	Слабо-спорулирующие	Средне-спорулирующие	Высоко-спорулирующие
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
Дрожжеподобные 1а	0,07	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Дрожжеподобные 2б	<b>0,24</b>	-0,16	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Дрожжеподобные 3в	-0,14	-0,05	-0,10	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Дрожжеподобные все	0,12	0,21	<b>0,76</b>	<b>0,37</b>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Смшанные 4а	0,00	-0,09	<b>-0,36</b>	-0,16	<b>-0,45</b>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Смшанные 5б	-0,12	-0,06	-0,10	-0,03	-0,14	-0,09	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Смшанные 6в	0,02	-0,05	-0,17	-0,07	-0,22	-0,05	-0,06	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Смшанные 7г	0,14	-0,05	-0,05	-0,09	-0,11	-0,11	-0,06	-0,05	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Смшанные все	0,01	-0,14	<b>-0,43</b>	-0,21	<b>-0,57</b>	<b>0,77</b>	<b>0,31</b>	<b>0,27</b>	<b>0,26</b>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Мицелиальные 9а	-0,21	-0,12	<b>-0,40</b>	-0,20	<b>-0,52</b>	<b>-0,23</b>	-0,14	-0,03	-0,10	<b>-0,32</b>	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Мицелиальные 10б	0,00	0,04	-0,13	-0,06	0,01	-0,12	-0,06	-0,04	-0,08	-0,17	-0,15	-	-	-	-	-	-	-	-
Мицелиальные все	-0,20	-0,10	<b>-0,45</b>	<b>-0,23</b>	<b>-0,49</b>	<b>-0,28</b>	-0,17	-0,05	-0,14	<b>-0,39</b>	<b>0,88</b>	<b>0,33</b>	-	-	-	-	-	-	-
Медленнорастущие	<b>0,34</b>	<b>0,26</b>	0,10	-0,03	0,16	-0,02	-0,02	-0,07	<b>0,26</b>	0,05	-0,18	-0,14	<b>-0,24</b>	-	-	-	-	-	-

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
Среднерастущие	-0,07	-0,03	0,20	0,01	0,22	-0,08	0,16	-0,18	0,06	-0,04	-0,15	-0,02	-0,15	<b><u>-0,23</u></b>	-	-	-	-	-
Быстрорастущие	-0,15	-0,14	<b><u>0,24</u></b>	0,01	<b><u>0,30</u></b>	0,08	-0,13	0,21	<b><u>-0,24</u></b>	0,00	<b><u>0,25</u></b>	0,11	<b><u>0,29</u></b>	<b><u>-0,46</u></b>	<b><u>-0,76</u></b>	-	-	-	-
Слабо-спорулирующие	-0,08	0,08	<b><u>-0,29</u></b>	-0,16	<b><u>-0,32</u></b>	0,15	0,06	-0,04	0,12	0,18	<b><u>0,24</u></b>	-0,13	0,16	0,10	0,01	-0,08	-	-	-
Средне-спорулирующие	0,08	-0,13	<b><u>0,23</u></b>	<b><u>-0,24</u></b>	-0,02	-0,13	0,15	-0,08	-0,04	-0,10	0,14	-0,18	0,05	-0,02	0,03	-0,01	<b><u>-0,31</u></b>	-	-
Высоко-спорулирующие	0,02	0,09	-0,04	<b><u>0,36</u></b>	0,15	0,07	-0,18	0,12	-0,02	0,01	<b><u>-0,27</u></b>	0,10	-0,21	-0,02	-0,10	0,10	<b><u>-0,29</u></b>	<b><u>-0,76</u></b>	-
Сред. температура в апреле	-0,05	0,16	-0,06	0,02	0,03	0,03	0,04	0,04	-0,11	0,02	-0,08	0,09	-0,04	0,04	<b><u>-0,26</u></b>	0,20	-0,11	-0,18	<b><u>0,24</u></b>
Сред. температура в мае	<b><u>-0,27</u></b>	-0,06	0,03	0,03	0,08	-0,09	0,18	0,14	<b><u>-0,41</u></b>	-0,11	0,04	0,10	0,09	<b><u>-0,31</u></b>	-0,13	<b><u>0,32</u></b>	-0,21	0,03	0,03
Сред. температура в июне	-0,07	-0,07	0,03	0,03	0,06	0,04	<b><u>-0,23</u></b>	-0,21	0,06	-0,12	0,07	0,06	0,10	-0,13	0,17	-0,06	-0,19	0,10	-0,03
Сред. температура в июле	0,16	0,08	-0,11	0,03	-0,07	-0,03	0,15	0,19	-0,06	0,09	-0,11	0,17	-0,03	0,04	-0,19	0,14	0,12	-0,17	0,12
Сред. температура за 4 месяца	-0,10	0,08	-0,06	0,05	0,04	-0,02	0,11	0,12	<b><u>-0,26</u></b>	-0,03	-0,06	0,21	0,04	-0,14	<b><u>-0,25</u></b>	<b><u>0,32</u></b>	-0,16	-0,14	0,20
Влажность в апреле	0,02	-0,06	0,01	-0,03	-0,05	<b><u>-0,25</u></b>	0,14	0,12	-0,19	-0,19	0,11	<b><u>0,25</u></b>	<b><u>0,23</u></b>	<b><u>-0,25</u></b>	-0,03	0,19	-0,19	<b><u>0,29</u></b>	-0,16
Влажность в мае	0,01	-0,11	0,03	-0,10	-0,10	-0,19	0,17	0,08	-0,02	-0,07	0,13	0,03	0,14	-0,14	0,19	-0,07	-0,13	<b><u>0,42</u></b>	<b><u>-0,31</u></b>
Влажность в июне	0,07	-0,08	0,06	-0,12	-0,11	-0,22	0,12	0,07	-0,07	-0,14	0,17	0,04	0,18	-0,13	0,11	0,00	-0,09	<b><u>0,48</u></b>	<b><u>-0,36</u></b>
Влажность в июле	-0,03	-0,12	0,04	-0,08	-0,07	<b><u>-0,23</u></b>	0,18	0,10	-0,14	-0,14	0,15	0,10	0,20	<b><u>-0,24</u></b>	0,12	0,05	-0,19	<b><u>0,43</u></b>	<b><u>-0,29</u></b>
Средний показатель влажности за 4 месяца	0,02	-0,10	0,04	-0,09	-0,09	<b><u>-0,24</u></b>	0,16	0,10	-0,11	-0,14	0,15	0,10	0,20	-0,20	0,11	0,04	-0,15	<b><u>0,44</u></b>	<b><u>-0,31</u></b>

Характеристика вирулентности изолятов *S. tritici* за период 2012–2015 г.г. (в баллах,  $M \pm m$ ),  $n=15$

(метод изучения вирулентности на изолированных листьях)

Название сорта пшеницы	Жизненная форма	Год исслед.	Stb 7	St 5	Stb 2	Stb 3	Stb 4	Stb 1	Среднее	НСР <sub>0,5</sub>	Группа вирулентности <sup>8</sup>
<i>1</i>	<i>2</i>	<i>3</i>	<i>4</i>	<i>5</i>	<i>6</i>	<i>7</i>	<i>8</i>	<i>9</i>	<i>10</i>	<i>11</i>	<i>12</i>
Мироновская 808	оз. м.	2012	2±1,33	2±1,50	2±1,74	2±1,65	2±1,73	2±1,81	<b>2±0,14</b>	<b>0,62</b>	<b>II</b>
Лагуна	оз. м.	2012	1±1,31	1±1,24	1±1,75	2±1,85	2±1,53	1±1,29	<b>1±0,32</b>	<b>1,02</b>	<b>I</b>
Базальт	оз. м.	2013	0±0,47	1±0,51	1±0,51	1±0,58	1±0,50	1±0,73	<b>1±0,26</b>	<b>0,61</b>	<b>I</b>
Антонивка	оз. м.	2013	0±0,36	1±1,09	1±1,54	1±0,52	1±0,51	1±1,01	<b>1±0,37</b>	<b>0,95</b>	<b>I</b>
Бирюза	оз. м.	2013	1±0,91	1±0,65	1±0,89	1±0,86	1±0,84	1±1,38	<b>1±0,20</b>	<b>0,97</b>	<b>I</b>
Белгородская 12	оз. м.	2013	0±0,51	1±0,51	1±1,03	0±0,50	1±1,10	2±1,45	<b>1±0,45</b>	<b>1,06</b>	<b>I</b>
Белгородская 16	оз. м.	2013	0±0,50	0±0,51	1±1,05	1±1,19	1±1,29	2±1,70	<b>1±0,56</b>	<b>1,22</b>	<b>I</b>
Волжская 100	оз. м.	2013	4±0,47	3±0,50	2±1,11	3±0,77	1±0,99	1±0,73	<b>2±1,10</b>	<b>0,94</b>	<b>II</b>
Льговская 4	оз. м.	2013	1±1,24	2±0,97	0±0,59	2±0,64	1±0,86	1±0,74	<b>1±0,68</b>	<b>0,93</b>	<b>I</b>
Льговская 167	оз. м.	2013	1±0,54	0±0,62	0±0,51	1±0,49	1±0,00	1±0,96	<b>1±0,36</b>	<b>0,71</b>	<b>I</b>

<sup>8</sup> **I** - среднее поражение проростков пшеницы изолятом на 0-1 балл;

**II** - среднее поражение проростков пшеницы на 2 балла;

**III** - среднее поражение проростков пшеницы на 3-4 балла.

<i>1</i>	<i>2</i>	<i>3</i>	<i>4</i>	<i>5</i>	<i>6</i>	<i>7</i>	<i>8</i>	<i>9</i>	<i>10</i>	<i>11</i>	<i>12</i>
Латыневка	оз. м.	2013	2±0,90	1±0,51	1±0,82	1±0,70	1±0,83	1±1,03	<b>1±0,48</b>	<b>1,07</b>	<b>I</b>
Московская 56	оз. м.	2013	2±1,38	1±0,95	2±1,12	1±1,06	2±0,80	2±1,01	<b>2±0,60</b>	<b>1,19</b>	<b>II</b>
Мироновская 65	оз. м.	2013	2±1,11	0±0,52	1±0,74	1±0,64	0±0,62	1±1,10	<b>1±0,53</b>	<b>1,06</b>	<b>I</b>
Ариадна	оз. м.	2014	1±0,38	1±0,60	2±0,59	2±0,90	1±0,00	1±0,82	<b>1±0,43</b>	<b>0,66</b>	<b>I</b>
Базальт	оз. м.	2014	1±0,74	1±0,41	2±0,46	2±0,53	3±0,41	4±0,85	<b>2±0,94</b>	<b>0,5</b>	<b>II</b>
Богданка	оз. м.	2014	1±0,50	2±0,82	3±0,59	3±0,64	3±0,64	3±0,41	<b>3±0,68</b>	<b>0,59</b>	<b>III</b>
Волжская 100	оз. м.	2014	1±0,64	3±0,60	3±0,44	1±0,46	1±0,00	2±0,50	<b>2±0,97</b>	<b>0,48</b>	<b>II</b>
Дон 85	оз. м.	2014	2±0,44	2±0,41	3±0,71	2±1,13	3±0,82	3±0,41	<b>2±0,50</b>	<b>0,66</b>	<b>II</b>
Дон 93	оз. м.	2014	1±0,57	1±0,79	2±0,70	3±0,46	3±0,20	2±0,00	<b>2±0,88</b>	<b>0,57</b>	<b>II</b>
Донская Безостая	оз. м.	2014	3±0,47	2±1,04	3±0,46	2±0,76	2±0,41	3±0,00	<b>2±0,48</b>	<b>0,57</b>	<b>II</b>
Донская Лира	оз. м.	2014	3±0,43	2±0,62	1±0,44	1±0,79	1±0,82	1±0,82	<b>2±0,69</b>	<b>0,61</b>	<b>II</b>
Донская юбилейная	оз. м.	2014	2±0,42	3±0,41	2±0,82	3±0,58	2±0,53	3±0,82	<b>2±0,57</b>	<b>0,59</b>	<b>II</b>
Заря	оз. м.	2014	2±0,61	3±0,67	2±0,44	2±1,06	2±0,82	2±0,41	<b>2±0,38</b>	<b>0,81</b>	<b>II</b>
Звонница	оз. м.	2014	2±0,78	1±0,41	3±0,38	2±0,82	4±0,41	3±0,41	<b>2±1,04</b>	<b>0,59</b>	<b>II</b>

<i>1</i>	<i>2</i>	<i>3</i>	<i>4</i>	<i>5</i>	<i>6</i>	<i>7</i>	<i>8</i>	<i>9</i>	<i>10</i>	<i>11</i>	<i>12</i>
Инна	оз. м.	2014	1±0,43	2±0,82	3±0,79	3±1,22	3±0,00	3±0,53	<b>2±0,82</b>	<b>0,79</b>	<b>II</b>
Круз	оз. м.	2014	3±0,74	2±0,45	2±0,49	3±1,07	3±0,41	1±0,87	<b>2±0,76</b>	<b>0,96</b>	<b>II</b>
Корочанка	оз. м.	2014	2±0,62	2±0,76	3±0,79	3±0,41	2±0,82	2±0,82	<b>2±0,49</b>	<b>0,8</b>	<b>II</b>
Льговская 4	оз. м.	2014	3±0,67	2±0,82	4±0,79	4±1,22	3±0,41	2±0,41	<b>3±0,58</b>	<b>0,9</b>	<b>III</b>
Льговская 167	оз. м.	2014	2±0,67	2±0,00	3±0,49	3±0,41	3±0,92	2±0,00	<b>2±0,58</b>	<b>0,43</b>	<b>II</b>
Латынивка	оз. м.	2014	1±0,71	2±0,45	2±0,58	2±0,82	3±0,41	3±0,46	<b>2±0,66</b>	<b>0,59</b>	<b>II</b>
Северодонецкая Юбилейная	оз. м.	2014	3±0,67	3±0,30	3±0,79	2±0,79	3±0,82	2±0,41	<b>3±0,25</b>	<b>0,72</b>	<b>III</b>
Мироновская 808	оз. м.	2014	2±0,49	3±0,56	2±0,38	3±0,74	2±0,63	1±0,62	<b>2±0,57</b>	<b>0,7</b>	<b>II</b>
Мироновская 65	оз. м.	2014	1±0,54	3±0,41	2±0,38	3±0,88	3±0,41	2±0,82	<b>2±0,68</b>	<b>0,72</b>	<b>II</b>
Синтетик	оз. м.	2014	2±0,49	3±0,82	2±0,79	2±0,41	3±0,61	1±0,60	<b>2±0,70</b>	<b>0,8</b>	<b>II</b>
Одесская 200	оз. м.	2014	3±0,79	4±0,78	3±0,49	3±0,75	3±0,82	3±0,41	<b>3±0,35</b>	<b>0,53</b>	<b>III</b>
Валентина	яр.г.	2015	1±0,93	2±0,65	2±0,79	2±0,83	1±0,69	1±0,74	<b>2±0,57</b>	<b>0,95</b>	<b>II</b>
Тризо	яр.м.	2015	3±0,50	3±0,67	3±0,62	3±0,75	2±0,60	3±0,79	<b>3±0,44</b>	<b>0,75</b>	<b>III</b>
Кинельская 97	яр.м.	2015	3±1,08	3±0,75	3±0,74	3±0,79	1±0,65	2±0,58	<b>2±0,67</b>	<b>0,9</b>	<b>II</b>

<i>1</i>	<i>2</i>	<i>3</i>	<i>4</i>	<i>5</i>	<i>6</i>	<i>7</i>	<i>8</i>	<i>9</i>	<i>10</i>	<i>11</i>	<i>12</i>
Саратовская 42	яр.м.	2015	3±0,49	2±0,87	1±0,83	1±0,74	2±0,90	1±0,75	<b>2±0,82</b>	<b>0,87</b>	<b>II</b>
Альбидум 28	яр.м.	2015	2±0,85	3±0,74	1±0,90	1±0,74	1±0,83	1±0,78	<b>2±0,74</b>	<b>0,91</b>	<b>II</b>
Биора	яр.м.	2015	3±1,00	1±0,97	3±1,00	3±0,90	3±0,67	2±0,62	<b>2±0,57</b>	<b>1,04</b>	<b>II</b>
Дарья	яр.м.	2015	2±0,98	3±0,74	2±0,65	2±1,22	1±1,23	2±1,42	<b>2±0,58</b>	<b>1,3</b>	<b>II</b>
Гранни	яр.м.	2015	2±0,83	1±0,75	1±0,89	3±1,00	2±0,71	2±0,62	<b>2±0,46</b>	<b>0,99</b>	<b>II</b>
Иволга	яр.м.	2015	3±0,49	1±0,67	3±0,83	3±0,79	1±1,08	2±1,04	<b>2±0,72</b>	<b>1,03</b>	<b>II</b>
<b>Среднее</b>			<b>2±0,82</b>	<b>2±0,92</b>	<b>2±0,84</b>	<b>2±0,88</b>	<b>2±0,87</b>	<b>2±0,80</b>	-	-	-
<b>НСР<sub>0,5</sub></b>			<b>0,48</b>	<b>0,63</b>	<b>0,69</b>	<b>0,75</b>	<b>0,75</b>	<b>0,78</b>	-	-	-
<b>ошибка опыта (S<sup>x</sup>), %</b>			<b>13,38</b>	<b>16,07</b>	<b>17,6</b>	<b>19,6</b>	<b>23,12</b>	<b>23,1</b>	-	-	-

Интенсивность поражения сортов пшеницы септориозом и бурой ржавчиной в условиях ЦЧР  
(результаты полевых исследований за период 2008–2012 г.г.), в %.

Название сорта	Жизненная форма пшеницы	Бурая ржавчина	Бурая ржавчина	Септориоз						
		2008	2009		2010		2011		2012	
<i>1</i>	<i>2</i>	<i>3</i>	<i>4</i>	<i>5</i>	<i>6</i>	<i>7</i>	<i>8</i>	<i>9</i>	<i>10</i>	<i>11</i>
Альмера	оз.м	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Августа	оз.м	50	30	-	0	-	30	-	50	40
Антонивка	оз.м	-	-	-	0	-	20	-	60	53
Ариадна	оз.м	80	40	40	0	20	50	70	40	40
Базальт	оз.м	30	20	80	0	17	20	70	40	47
Безенчукская 380	оз.м	40	30	55	0	10	40	70	40	47
Белгородская 12	оз.м	30	0	70	0	10	15	60	40	67
Белгородская 16	оз.м	-	-	-	0	12	40	50	10	47
Бирюза	оз.м	-	-	-	0	5	20	50	20	50
Богданка	оз.м	30	-	60	10	10	25	20	40	47
Волжская 100	оз.м	50	30	60	5	7	20	70	20	63
Волжская К	оз.м	50	20	70	0	9	30	50	20	33
Губернатор Дона	оз.м	50	0	45	0	10	30	60	20	77
Дон 85	оз.м	10	20	50	0	15	20	60	60	57
Дон 93	оз.м	40	0	60	5	30	5	50	30	37

<i>Продолжение приложения 15</i>										
<i>1</i>	<i>2</i>	<i>3</i>	<i>4</i>	<i>5</i>	<i>6</i>	<i>7</i>	<i>8</i>	<i>9</i>	<i>10</i>	<i>11</i>
Донская Безостая	оз.м	25	5	60	0	10	5	50	40	77
Донская Лира	оз.м	-	-	-	-	7	-	40	40	47
Донской Сюрприз	оз.м	10	-	55	0	40	5	70	40	50
Донэко	оз.м	-	-	-	-	-	-	-	20	45
Заря	оз.м	80	5	80	3	30	15	60	20	40
Звонница	оз.м	-	0	-	3	30	20	30	20	63
Инна	оз.м	60	5	70	0	20	30	70	40	67
Корочанка	оз.м	40	10	60	0	-	5	-	10	40
Косовица	оз.м	-	-	-	-	-	-	-	10	50
Круиз	оз.м	60	30	60	3	30	40	60	60	70
Лагуна	оз.м	-	-	-	-	-	10	60	10	43
Латыневка	оз.м	-	-	-	-	-	-	-	30	50
Льговская 167	оз.м	80	60	80	0	30	15	60	40	53
Льговская 4	оз.м	-	-	-	0	30	40	40	50	70
Мироновская 100	оз.м	-	-	-	-	-	-	70	40	47
Мироновская 65	оз.м	60	60	50	0	25	20	70	40	60
Мироновская 808	оз.м	90	80	70	3	20	80	70	40	77
Московская 39	оз.м	60	60	60	0	20	60	70	60	47
Московская 56	оз.м	-	-	-	0	20	20	50	30	47
Московская 70	оз.м	70	60	60	0	20	20	30	30	50
Одесская 200	оз.м	-	-	-	0	5	60	30	40	53
Одесская 267	оз.м	80	20	40	0	25	10	40	30	77
Поволжская 86	оз.м	80	70	60	0	10	20	50	60	46
Престиж	оз.м	50	10	70	0	20	15	60	50	43
Рубин	оз.м	40	-	50	0	30	10	40	40	40

<i>Продолжение приложения 15</i>										
<i>1</i>	<i>2</i>	<i>3</i>	<i>4</i>	<i>5</i>	<i>6</i>	<i>7</i>	<i>8</i>	<i>9</i>	<i>10</i>	<i>11</i>
Северодонецкая Юбилейная	оз.м	70	10	30	3	17	30	50	50	47
Селянка	оз.м	-	-	40	30	15	10	60	70	50
Синтетик	оз.м	-	-	40	0	15	20	60	70	77
Скипетр	оз.м	-	-	-	-	4	-	45	10	77
Смуглянка	оз.м	-	5	30	0	30	10	50	60	40
Сурава	оз.м	-	-	-	0	20	40	70	20	47
Тарасовская 24	оз.м	-	-	-	5	10	20	30	20	73
Тарасовская 29	оз.м	70	30	50	3	10	30	50	30	60
Тарасовская 97	оз.м	-	-	-	0	15	30	40	40	35
Червонная	оз.м	-	-	-	0	-	20	80	60	53
Чернозёмка 115	оз.м	-	-	-	0	-	40	50	40	60
Чернозёмка 212	оз.м	-	-	-	0	-	50	50	70	53
Чернозёмка 88	оз.м	70	20	40	0	20	40	70	20	50
Альбидиум 28	яр.м	80	30	-	0	-	80	50	90	40
Анюта	яр.м	30	40	20	0	-	50	30	50	30
Биора	яр.м	10	10	40	0	-	50	40	80	40
Волгоуральская	яр.м	-	-	-	0	-	10	40	10	50
Воронежская 10	яр.м	80	40	60	0	-	80	40	90	40
Воронежская 12	яр.м	80	20	60	0	5	60	40	90	50
Воронежская 14	яр.м	40	10	70	0	-	60	40	80	40
Воронежская 16	яр.м	80	50	-	0	-	30	60	90	40
Воронежская 6	яр.м	80	40	60	0	-	70	50	90	40
Гранни	яр.м	-	-	-	0	2	50	40	60	60
Дарья	яр.м	80	15	40	0	3	60	60	90	50
Жница	яр.м	20	40	40	0	-	80	30	90	40

<i>Продолжение приложения 15</i>										
<i>1</i>	<i>2</i>	<i>3</i>	<i>4</i>	<i>5</i>	<i>6</i>	<i>7</i>	<i>8</i>	<i>9</i>	<i>10</i>	<i>11</i>
Иволга	яр.м	50	60	-	0	2	60	40	80	50
Кинельская 97	яр.м	80	40	60	0	-	40	50	90	50
Крестьянка	яр.м	80	50	-	0	3	50	60	90	40
Курская 2038	яр.м	80	40	60	0	-	70	35	90	40
Л – 400	яр.м	80	-	35	0	-	5	35	10	10
Л – 503	яр.м	80	60	60	0	2	60	30	80	30
Лебёдушка	яр.м	-	-	30	0	-	30	60	80	50
Обская 14	яр.м	80	-	50	0	2	-	25	80	50
Прохоровка	яр.м	80	20	70	0	-	40	-	50	50
Саратовская 29	яр.м	60	60	-	0	-	50	50	90	50
Саратовская 42	яр.м	80	30	60	0	-	60	40	60	50
Саратовская 60	яр.м	-	-	-	0	3	80	40	60	50
Светлана	яр.м	40	30	-	0	-	20	30	30	30
Симбирцит	яр.м	-	-	-	0	2	50	50	90	50
Тризо	яр.м	60	30	20	0	-	50	60	80	30
Тулайковская 10	яр.м	30	40	20	0	1	20	15	40	20
Тулайковская 100	яр.м	-	-	-	0	-	80	35	90	40
Тулайковская 5	яр.м	5	0	-	0	-	0	40	1	40
Удача	яр.м	1	0	-	0	-	0	30	5	10
Фаворит	яр.м	-	-	20	0	3	-	25	10	10
Чернозёмноуральская	яр.м	80	10	40	0	-	30	40	80	40
Безенчукская 139	яр.т	60	5	10	0	2	-	40	50	20
Безенчукская 182	яр.т	10	40	-	0	3	60	20	60	50
Безенчукская 200	яр.т	30	30	-	0	0	-	15	50	20
Валентина	яр.т	20	10	20	0	2	-	50	30	20
Виза – Виза	яр.т	30	40	40	0	0	40	60	90	50

<i>Окончание приложения 15</i>										
<i>1</i>	<i>2</i>	<i>3</i>	<i>4</i>	<i>5</i>	<i>6</i>	<i>7</i>	<i>8</i>	<i>9</i>	<i>10</i>	<i>11</i>
Воронежская 7	яр.т	30	-	40	0	0	30	20	30	20
Воронежская 9	яр.т	10	-	60	0	0	80	60	30	10
Донская Элегия	яр.т	20	20	-	0	3	30	40	30	10
Краснокутка 10	яр.т	60	30	40	0	2	20	40	40	30
Ник	яр.т	20	5	20	0	0	30	60	40	10
Оренбургская 10	яр.т	30	20	25	0	2	0	25	30	10
Памяти Чеховича	яр.т	30	30	-	0	3	30	35	10	10
Степь 3	яр.т	20	5	5	0	0	20	50	40	40
Харьковская 23	яр.т	60	40	-	0	2	30	40	50	30
Харьковская 46	яр.т	10	5	40	0	0	30	60	40	20

Интенсивность поражения сортов пшеницы септориозом и бурой ржавчиной в условиях ЦЧР  
(результаты полевых исследований за период 2013–2017 г.г.), в %.

Название сорта	Жизненная форма пшеницы	Бурая ржавчина	Септориоз								
		2013		2014		2015		2016		2017	
<i>1</i>	<i>2</i>	<i>3</i>	<i>4</i>	<i>5</i>	<i>6</i>	<i>7</i>	<i>8</i>	<i>9</i>	<i>10</i>	<i>11</i>	<i>12</i>
Альмера	оз.м	-	-	-	-	40	40	60	40	40	30
Августа	оз.м	80	30	40	60	80	60	30	50	80	50
Антонивка	оз.м	60	40	40	40	60	40	20	45	60	30
Ариадна	оз.м	90	40	70	50	80	60	40	45	60	40
Базальт	оз.м	90	35	80	60	90	80	60	60	90	60
Безенчукская 380	оз.м	70	30	50	40	40	30	40	55	50	40
Белгородская 12	оз.м	80	60	30	50	80	50	40	60	80	30
Белгородская 16	оз.м	60	40	30	60	60	30	30	40	60	40
Бирюза	оз.м	80	40	30	30	80	30	40	60	80	30
Богданка	оз.м	80	35	40	40	80	50	70	40	80	40
Волжская 100	оз.м	60	40	60	30	60	40	60	40	60	30
Волжская К	оз.м	60	40	80	40	60	30	40	50	60	30
Губернатор Дона	оз.м	50	30	50	30	50	40	40	45	50	40
Дон 85	оз.м	60	30	20	15	-	-	40	5	40	20
Дон 93	оз.м	40	30	20	60	40	30	60	40	40	30

<i>Продолжение приложения 16</i>											
<i>1</i>	<i>2</i>	<i>3</i>	<i>4</i>	<i>5</i>	<i>6</i>	<i>7</i>	<i>8</i>	<i>9</i>	<i>10</i>	<i>11</i>	<i>12</i>
Донская Безостая	оз.м	40	30	10	40	40	50	30	60	40	50
Донская Лира	оз.м	50	40	30	30	50	40	30	40	50	40
Донской Сюрприз	оз.м	40	60	20	60	40	40	30	50	40	30
Донэко	оз.м	40	50	20	30	-	-	40	55	40	40
Заря	оз.м	50	40	80	80	50	50	60	50	50	50
Звонница	оз.м	30	30	40	40	30	30	30	80	30	30
Инна	оз.м	60	60	60	50	60	50	30	40	60	40
Корочанка	оз.м	60	60	30	40	60	60	50	70	60	50
Косовица	оз.м	80	40	10	30	80	50	50	60	80	60
Круиз	оз.м	60	50	30	30	-	-	20	40	30	40
Лагуна	оз.м	80	30	30	40	-	-	30	50	40	40
Латыневка	оз.м	10	20	30	50	32	40	40	30	30	30
Льговская 167	оз.м	40	50	50	40	-	-	60	40	70	20
Льговская 4	оз.м	70	40	60	50	70	50	30	80	60	50
Мироновская 100	оз.м	40	30	70	40	40	60	70	50	50	40
Мироновская 65	оз.м	80	80	20	30	-	-	70	50	60	40
Мироновская 808	оз.м	80	40	80	60	80	70	80	60	80	50
Московская 39	оз.м	40	30	40	30	40	40	10	60	40	30
Московская 56	оз.м	40	50	20	30	40	50	60	40	60	40
Московская 70	оз.м	80	40	60	50	80	40	80	40	80	30
Одесская 200	оз.м	60	40	40	30	60	50	10	50	60	40
Одесская 267	оз.м	30	50	70	60	30	40	70	40	30	40
Поволжская 86	оз.м	60	40	60	60	60	40	50	40	50	40
Престиж	оз.м	60	60	60	50	-	-	30	50	30	30
Рубин	оз.м	30	50	10	40	-	-	40	40	30	30

<i>Продолжение приложения 16</i>											
<i>1</i>	<i>2</i>	<i>3</i>	<i>4</i>	<i>5</i>	<i>6</i>	<i>7</i>	<i>8</i>	<i>9</i>	<i>10</i>	<i>11</i>	<i>12</i>
Северодонецкая Юбилейная	оз.м	80	60	50	50	40	40	50	30	40	40
Селянка	оз.м	80	20	70	60	-	-	40	40	60	30
Синтетик	оз.м	40	60	80	60	40	50	40	40	40	40
Скипетр	оз.м	80	40	40	40	80	40	40	50	80	40
Смуглянка	оз.м	30	60	30	60	-	-	30	40	30	40
Сурава	оз.м	80	40	70	60	80	30	40	40	80	40
Тарасовская 24	оз.м	40	60	70	60	-	-	50	50	50	50
Тарасовская 29	оз.м	80	60	10	60	-	-	30	50	30	50
Тарасовская 97	оз.м	20	40	20	60	-	-	10	60	20	50
Червонная	оз.м	60	40	60	30	-	40	30	50	60	40
Чернозёмка 115	оз.м	70	40	60	45	70	50	30	50	70	40
Чернозёмка 212	оз.м	80	40	20	60	-	50	30	60	40	50
Чернозёмка 88	оз.м	60	50	40	50	-	-	30	40	40	30
Альбидиум 28	яр.м	90	60	70	60	-	60	60	50	60	50
Анюта	яр.м	80	40	60	40	-	40	50	30	50	30
Биора	яр.м	60	20	70	20	-	50	10	40	20	40
Волгоуральская	яр.м	20	40	20	40	-	40	20	40	10	40
Воронежская 10	яр.м	90	60	80	60	-	50	80	60	50	50
Воронежская 12	яр.м	80	60	90	60	90	60	60	60	40	50
Воронежская 14	яр.м	90	40	70	40	-	60	60	70	50	50
Воронежская 16	яр.м	90	40	90	50	-	50	50	40	60	40
Воронежская 6	яр.м	90	60	70	60	-	60	10	50	10	50
Гранни	яр.м	70	40	10	40	60	40	40	50	30	50
Дарья	яр.м	90	50	40	60	90	60	60	40	60	60
Жница	яр.м	90	60	70	60	-	-	60	40	60	40

<i>Продолжение приложения 16</i>											
<i>1</i>	<i>2</i>	<i>3</i>	<i>4</i>	<i>5</i>	<i>6</i>	<i>7</i>	<i>8</i>	<i>9</i>	<i>10</i>	<i>11</i>	<i>12</i>
Иволга	яр.м	80	60	50	60	-	40	70	50	30	40
Кинельская 97	яр.м	80	60	70	60	-	50	30	60	40	50
Крестьянка	яр.м	80	60	70	60	90	70	60	60	40	60
Курская 2038	яр.м	90	60	70	60	90	60	50	60	80	50
Л – 400	яр.м	5	10	10	20	-	30	10	35	30	30
Л – 503	яр.м	50	20	20	20	-	30	20	35	20	30
Лебедушка	яр.м	10	60	60	60	-	50	80	40	50	40
Обская 14	яр.м	60	40	40	40	-	40	30	50	30	40
Прохоровка	яр.м	60	60	60	60	50	70	60	70	60	50
Саратовская 29	яр.м	90	40	80	60	-	60	80	60	80	60
Саратовская 42	яр.м	80	60	60	60	-	50	80	50	40	50
Саратовская 60	яр.м	80	60	80	60	-	60	80	60	50	50
Светлана	яр.м	10	60	40	60	-	50	30	60	10	60
Симбирцит	яр.м	40	60	70	60	-	60	20	60	40	60
Тризо	яр.м	90	70	80	70	40	50	30	50	40	50
Тулайковская 10	яр.м	10	20	10	20	40	50	20	40	20	40
Тулайковская 100	яр.м	60	50	60	50	-	50	50	60	40	50
Тулайковская 5	яр.м	5	30	0	30	-	40	5	40	0	40
Удача	яр.м	0	10	1	10	-	30	1	30	0	50
Фаворит	яр.м	20	20	5	20	-	30	10	30	20	30
Чернозёмноуральская	яр.м	60	50	40	50	-	50	30	30	40	40
Безенчукская 139	яр.т	10	20	5	20	-	20	10	20	10	20
Безенчукская 182	яр.т	60	40	10	40	-	30	10	30	5	30
Безенчукская 200	яр.т	10	20	10	20	-	30	5	30	10	30
Валентина	яр.т	40	40	10	40	-	30	40	20	5	30
Виза – Виза	яр.т	80	50	80	50	-	-	50	40	60	40

<i>Окончание приложения 16</i>											
<i>1</i>	<i>2</i>	<i>3</i>	<i>4</i>	<i>5</i>	<i>6</i>	<i>7</i>	<i>8</i>	<i>9</i>	<i>10</i>	<i>11</i>	<i>12</i>
Воронежская 7	яр.т	30	70	10	70	30	40	20	30	10	30
Воронежская 9	яр.т	30	50	5	50	-	-	30	50	5	40
Донская Элегия	яр.т	10	60	20	20	-	30	30	30	10	30
Краснокутка 10	яр.т	10	50	30	50	-	35	50	30	30	30
Ник	яр.т	10	60	10	60	-	40	40	40	10	40
Оренбургская 10	яр.т	10	10	10	10	-	20	20	25	10	20
Памяти Чеховича	яр.т	20	20	5	20	-	25	30	25	20	20
Степь 3	яр.т	20	40	10	40	-	30	40	35	40	30
Харьковская 23	яр.т	10	60	30	40	-	30	40	40	30	30
Харьковская 46	яр.т	20	20	20	30	-	20	30	30	20	20

Интенсивность поражения сортов пшеницы септориозом в условиях ЦЧР  
(результаты полевых исследований за период 2008–2017 г.г.), в %.

№ п/п	Название сорта	Жизненная форма пшеницы	Степень поражения септориозом (в %, $M \pm m$ )	Типы эпидемической устойчивости сортов
1	2	3	4	5
1	Дон 85	оз.м	$31,5 \pm 21,33$ (n = 8)	ER II
2	Донская Лира	оз.м	$35,5 \pm 12,4$ (n = 8)	ER II
3	Альмера	оз.м	$36,67 \pm 5,77$ (n = 3)	ER II
4	Латыневка	оз.м	$36,67 \pm 12,11$ (n = 6)	ER II
5	Бирюза	оз.м	$36,88 \pm 17,10$ (n = 8)	ER II
6	Одесская 200	оз.м	$37,25 \pm 15,74$ (n = 8)	ER II
7	Богданка	оз.м	$38 \pm 15,16$ (n = 9)	ER II
8	Волжская К	оз.м	$39,11 \pm 16,97$ (n = 9)	ER II
9	Селянка	оз.м	$39,38 \pm 17$ (n = 8)	ER II
10	Белгородская 16	оз.м	$39,88 \pm 14,31$ (n = 8)	ER II
11	Московская 70	оз.м	$40 \pm 12,25$ (n = 9)	ER II
12	Рубин	оз.м	$40 \pm 7,56$ (n = 8)	ER II
13	Северодонецкая Юбилейная	оз.м	$40,44 \pm 13,12$ (n = 9)	ER III
14	Дон 93	оз.м	$40,78 \pm 12,76$ (n = 9)	ER III
15	Московская 56	оз.м	$40,88 \pm 10,97$ (n = 8)	ER III
16	Антонивка	оз.м	$41,33 \pm 7,53$ (n = 6)	ER III
17	Звонница	оз.м	$41,63 \pm 19,30$ (n = 8)	ER III

*Продолжение приложения 17*

1	2	3	4	5
18	Безенчукская 380	оз.м	41,89 ± 17,56 (n = 9)	ER III
19	Губернатор Дона	оз.м	41,89 ± 19 (n = 9)	ER III
20	Скипетр	оз.м	42 ± 19,85 (n = 8)	ER III
21	Волжская 100	оз.м	42,22 ± 19,60 (n = 9)	ER III
22	Тарасовская 97	оз.м	42,86 ± 15,7 (n = 7)	ER III
23	Поволжская 86	оз.м	42,89 ± 14,84 (n = 9)	ER III
24	Московская 39	оз.м	43 ± 17,20 (n = 9)	ER III
25	Сурава	оз.м	43,38 ± 15,85 (n = 8)	ER III
26	Смуглянка	оз.м	43,75 ± 11,88 (n = 8)	ER III
27	Чернозёмка 88	оз.м	43,75 ± 15,06 (n = 8)	ER III
28	Лагуна	оз.м	43,83 ± 10,21 (n = 6)	ER III
29	Донэко	оз.м	44 ± 9,62 (n = 5)	ER III
30	Ариадна	оз.м	45 ± 14,14 (n = 9)	ER III
31	Одесская 267	оз.м	45,78 ± 14,97 (n = 9)	ER III
32	Льговская 167	оз.м	46,63 ± 18,59 (n = 8)	ER III
33	Донская Безостая	оз.м	47,44 ± 19,27 (n = 9)	ER III
34	Круиз	оз.м	47,5 ± 14,88 (n = 8)	ER III
35	Тарасовская 24	оз.м	47,57 ± 21,16 (n = 7)	ER III
36	Червонная	оз.м	47,57 ± 16,16 (n = 7)	ER III
37	Чернозёмка 115	оз.м	47,86 ± 6,99 (n = 7)	ER III
38	Престиж	оз.м	47,88 ± 16,53 (n = 8)	ER III
39	Мироновская 100	оз.м	48,14 ± 13,45 (n = 7)	ER III
40	Августа	оз.м	48,33 ± 11,69 (n = 6)	ER III
41	Косовица	оз.м	48,33 ± 11,69 (n = 6)	ER III
42	Тарасовская 29	оз.м	48,75 ± 16,42 (n = 8)	ER III

*Продолжение приложения 17*

1	2	3	4	5
43	Синтетик	оз.м	49,11 ± 17,84 (n = 9)	ER III
44	Донской Сюрприз	оз.м	50,56 ± 12,36 (n = 9)	ER III
45	Мироновская 65	оз.м	50,63 ± 18,98 (n = 8)	ER III
46	Белгородская 12	оз.м	50,78 ± 19,31 (n = 9)	ER III
47	Льговская 4	оз.м	51,25 ± 16,42 (n = 8)	ER III
48	Чернозёмка 212	оз.м	51,86 ± 6,89 (n = 7)	ER III
49	Инна	оз.м	51,89 ± 16,8 (n = 9)	ER III
50	Заря	оз.м	53,33 ± 17,32 (n = 9)	ER III
51	Корочанка	оз.м	54,29 ± 11,34 (n = 7)	ER III
52	Базальт	оз.м	56,56 ± 20,73 (n = 9)	ER III
53	Мироновская 808	оз.м	57,44 ± 18,13 (n = 9)	ER III
1	Фаворит	яр.м	20,89 ± 9,40 (n = 9)	ER II
2	Удача	яр.м	24,29 ± 15,12 (n = 7)	ER II
3	Тулайковская 10	яр.м	25,11 ± 15,21 (n = 9)	ER II
4	Л – 400	яр.м	25,63 ± 10,84 (n = 8)	ER II
5	Л – 503	яр.м	28,56 ± 15,37 (n = 9)	ER II
6	Анюта	яр.м	32,5 ± 7,07 (n = 8)	ER II
7	Биора	яр.м	36,25 ± 10,61 (n = 8)	ER II
8	Тулайковская 5	яр.м	37,14 ± 4,88 (n = 7)	ER II
9	Обская 14	яр.м	37,44 ± 15,45 (n = 9)	ER II
10	Гранни	яр.м	40,25 ± 17,09 (n = 8)	ER III
11	Волгоуральская	яр.м	41,43 ± 3,78 (n = 7)	ER III
12	Чернозёмноуральская	яр.м	42,5 ± 7,07 (n = 8)	ER III
13	Иволга	яр.м	42,75 ± 18,45 (n = 8)	ER III
14	Жница	яр.м	44,29 ± 11,34 (n = 7)	ER III
15	Воронежская 16	яр.м	45,71 ± 7,87 (n = 7)	ER III

*Продолжение приложения 17*

1	2	3	4	5
16	Дарья	яр.м	47 ± 18,47 (n = 9)	ER III
17	Тулайковская 100	яр.м	47,86 ± 8,09 (n = 7)	ER III
18	Саратовская 60	яр.м	47,88 ± 19,54 (n = 8)	ER III
19	Лебедушка	яр.м	48,75 ± 11,26 (n = 8)	ER III
20	Воронежская 12	яр.м	49,44 ± 18,1 (n = 9)	ER III
21	Светлана	яр.м	50 ± 14,14 (n = 7)	ER III
22	Тризо	яр.м	50 ± 17,73 (n = 8)	ER III
23	Симбирцит	яр.м	50,25 ± 20,01 (n = 8)	ER III
24	Воронежская 14	яр.м	51,25 ± 13,56 (n = 8)	ER III
25	Крестьянка	яр.м	51,63 ± 21,34 (n = 8)	ER III
26	Воронежская 10	яр.м	52,5 ± 8,86 (n = 8)	ER III
27	Саратовская 42	яр.м	52,5 ± 7,07 (n = 8)	ER III
28	Альбидиум 28	яр.м	52,86 ± 7,56 (n = 7)	ER III
29	Курская 2038	яр.м	53,13 ± 10,33 (n = 8)	ER III
30	Воронежская 6	яр.м	53,75 ± 7,44 (n = 8)	ER III
31	Саратовская 29	яр.м	54,29 ± 7,87 (n = 7)	ER III
32	Кинельская 97	яр.м	55 ± 5,35 (n = 8)	ER III
33	Прохоровка	яр.м	61,43 ± 9 (n = 7)	ER III
1	Оренбургская 10	яр.т	16,33 ± 8,5 (n = 9)	ER II
2	Безенчукская 139	яр.т	19,11 ± 10,11 (n = 9)	ER II
3	Памяти Чеховича	яр.т	19,75 ± 9,74 (n = 8)	ER II
4	Безенчукская 200	яр.т	20,63 ± 10,16 (n = 8)	ER II
5	Харьковская 46	яр.т	26,67 ± 16,58 (n = 9)	ER II
6	Донская Элегия	яр.т	27,88 ± 17,7 (n = 8)	ER II
7	Валентина	яр.т	28 ± 14,35 (n = 9)	ER II
8	Степь 3	яр.т	30 ± 16,77 (n = 9)	ER II

<i>Окончание приложения 17</i>				
1	2	3	4	5
9	Безенчукская 182	яр.т	$30,38 \pm 14,28$ (n = 8)	ER II
10	Харьковская 23	яр.т	$34 \pm 16,28$ (n = 8)	ER II
11	Краснокутка 10	яр.т	$34,11 \pm 14,39$ (n = 9)	ER II
12	Воронежская 7	яр.т	$35,56 \pm 22,97$ (n = 9)	ER II
13	Ник	яр.т	$36,67 \pm 22,36$ (n = 9)	ER II
14	Воронежская 9	яр.т	$40 \pm 22,68$ (n = 8)	ER II
15	Виза – Виза	яр.т	$41,25 \pm 18,08$ (n = 8)	ER III

Интенсивность поражения сортов пшеницы бурой ржавчиной в условиях ЦЧР  
(результаты полевых исследований за период 2008–2017 г.г.), в %.

Название сорта	Жизненная форма пшеницы	Степень поражения бурой ржавсиной (в %, $M \pm m$ )	Типы эпидемической устойчивости сортов
1	2	3	4
Тарасовская 97	оз.м	20,00 ± 12,91 (n = 7)	ER II
Звонница	оз.м	22,56 ± 13,37 (n = 9)	ER II
Донская Безостая	оз.м	23,50 ± 16,84 (n = 10)	ER II
Смуглянка	оз.м	24,38 ± 19,17 (n = 8)	ER II
Донской Сюрприз	оз.м	25 ± 16,58 (n = 9)	ER II
Рубин	оз.м	25 ± 16,04 (n = 8)	ER II
Дон 93	оз.м	28 ± 19,75 (n = 10)	ER II
Латыневка	оз.м	28,67 ± 9,93 (n = 6)	ER II
Дон 85	оз.м	30 ± 21,21 (n = 9)	ER II
Донэко	оз.м	32 ± 10,95 (n = 5)	ER II
Корочанка	оз.м	32,50 ± 24,64 (n = 10)	ER II
Лагуна	оз.м	33,33 ± 25,82 (n = 6)	ER II
Московская 56	оз.м	33,75 ± 20,66 (n = 8)	ER II
Престиж	оз.м	33,89 ± 22,33 (n = 9)	ER II
Губернатор Дона	оз.м	34 ± 20,66 (n = 10)	ER II
Тарасовская 29	оз.м	34,78 ± 25,06 (n = 9)	ER II

<i>Продолжение приложения 18</i>			
1	2	3	4
Чернозёмка 88	оз.м	35,56 ± 21,28 (n = 9)	ER II
Белгородская 16	оз.м	36,25 ± 23,26 (n = 8)	ER II
Тарасовская 24	оз.м	36,43 ± 22,49 (n = 7)	ER II
Круиз	оз.м	37 ± 19,96 (n = 9)	ER II
Одесская 267	оз.м	37 ± 27,10 (n = 10)	ER II
Белгородская 12	оз.м	39,5 ± 31,31 (n = 10)	ER II
Антонивка	оз.м	40 ± 23,90 (n = 8)	ER II
Безенчукская 380	оз.м	40 ± 17,64 (n = 10)	ER II
Инна	оз.м	40,5 ± 23,62 (n = 10)	ER III
Московская 39	оз.м	41 ± 21,32 (n = 10)	ER III
Одесская 200	оз.м	41,25 ± 24,16 (n = 8)	ER III
Синтетик	оз.м	41,25 ± 25,32 (n = 8)	ER III
Заря	оз.м	41,30 ± 28,87 (n = 10)	ER III
Червонная	оз.м	41,43 ± 24,78 (n = 7)	ER III
Чернозёмка 212	оз.м	41,43 ± 27,95 (n = 7)	ER III
Донская Лира	оз.м	41,67 ± 9,83 (n = 6)	ER III
Волжская К	оз.м	42 ± 24,40 (n = 10)	ER III
Северодонецкая Юбилейная	оз.м	42,30 ± 23,84 (n = 10)	ER III
Волжская 100	оз.м	42,50 ± 21,51 (n = 10)	ER III
Бирюза	оз.м	43,75 ± 32,04 (n = 8)	ER III
Мироновская 65	оз.м	45,56 ± 26,98 (n = 9)	ER III
Льговская 167	оз.м	46,11 ± 25,71 (n = 9)	ER III
Альмера	оз.м	46,67 ± 11,55 (n = 3)	ER III
Августа	оз.м	47 ± 26,69 (n = 10)	ER III
Льговская 4	оз.м	47,5 ± 23,75 (n = 8)	ER III
Чернозёмка 115	оз.м	47,5 ± 24,93 (n = 8)	ER III

<i>Продолжение приложения 18</i>			
1	2	3	4
Богданка	оз.м	50,56 ± 27,21 (n = 9)	ER III
Поволжская 86	оз.м	51 ± 23,78 (n = 10)	ER III
Сурава	оз.м	51,25 ± 30,91 (n = 8)	ER III
Селянка	оз.м	51,43 ± 25,45 (n = 7)	ER III
Косовица	оз.м	51,67 ± 34,3 (n = 6)	ER III
Мироновская 100	оз.м	51,67 ± 14,72 (n = 6)	ER III
Базальт	оз.м	52 ± 34,25 (n = 10)	ER III
Ариадна	оз.м	55 ± 26,77 (n = 10)	ER III
Скипетр	оз.м	55 ± 29,50 (n = 6)	ER III
Московская 70	оз.м	56 ± 29,14 (n = 10)	ER III
Мироновская 808	оз.м	69,3 ± 26,84 (n = 10)	ER III
Удача	яр.м	1 ± 4 (n = 9)	ER I
Тулайковская 5	яр.м	2 ± 3 (n = 9)	ER I
Фаворит	яр.м	10,83 ± 8,01 (n = 6)	ER I
Волгоуральская	яр.м	15 ± 3,78 (n = 8)	ER I
Л – 400	яр.м	18,75 ± 26,29 (n = 8)	ER II
Тулайковская 10	яр.м	23,00 ± 14,18 (n = 10)	ER II
Светлана	яр.м	23,33 ± 14,14 (n = 9)	ER II
Биора	яр.м	34,44 ± 30,46 (n = 9)	ER II
Гранни	яр.м	40,00 ± 25,07 (n = 8)	ER II
Чернозёмноуральская	яр.м	41,11 ± 28,04 (n = 9)	ER III
Л – 503	яр.м	43,33 ± 29,15 (n = 9)	ER III
Лебёдушка	яр.м	44,29 ± 32,07 (n = 7)	ER III
Симбирцит	яр.м	44,29 ± 29,92 (n = 7)	ER III
Анюта	яр.м	45,56 ± 21,86 (n = 9)	ER III

<i>Продолжение приложения 18</i>			
1	2	3	4
Обская 14	яр.м	45,71 ± 29,36 (n = 7)	ER III
Прохоровка	яр.м	48,00 ± 23,00 (n = 10)	ER III
Тризо	яр.м	50,00 ± 27,89 (n = 10)	ER III
Воронежская 14	яр.м	51,11 ± 30,18 (n = 9)	ER III
Воронежская 6	яр.м	51,11 ± 36,55 (n = 9)	ER III
Кинельская 97	яр.м	52,22 ± 29,49 (n = 9)	ER III
Иволга	яр.м	53,33 ± 25,50 (n = 9)	ER III
Тулайковская 100	яр.м	54,29 ± 29,36 (n = 7)	ER III
Саратовская 42	яр.м	54,44 ± 26,98 (n = 9)	ER III
Жница	яр.м	56,67 ± 31,22 (n = 9)	ER III
Дарья	яр.м	58,50 ± 31,80 (n = 10)	ER III
Воронежская 16	яр.м	60 ± 31,22 (n = 9)	ER III
Воронежская 12	яр.м	61 ± 31,78 (n = 10)	ER III
Крестьянка	яр.м	61 ± 27,67 (n = 10)	ER III
Саратовская 60	яр.м	61,43 ± 29,68 (n = 7)	ER III
Альбидиум 28	яр.м	62,22 ± 29,91 (n = 9)	ER III
Воронежская 10	яр.м	65,56 ± 30,05 (n = 9)	ER III
Саратовская 29	яр.м	65,56 ± 28,33 (n = 9)	ER III
Курская 2038	яр.м	66,00 ± 28,75 (n = 10)	ER III
Оренбургская 10	яр.т	14,44 ± 11,30 (n = 9)	ER I
Безенчукская 200	яр.т	18,13 ± 16,89 (n = 8)	ER II
Ник	яр.т	18,33 ± 15,00 (n = 9)	ER II
Безенчукская 139	яр.т	18,75 ± 22,80 (n = 8)	ER II
Донская Элегия	яр.т	18,89 ± 10,54 (n = 9)	ER II
Валентина	яр.т	19,38 ± 15,68 (n = 8)	ER II
Памяти Чеховича	яр.т	19,44 ± 11,84 (n = 9)	ER II

<i>Окончание приложения 18</i>			
1	2	3	4
Харьковская 46	яр.т	19,44 ± 12,86 (n = 9)	ER II
Воронежская 7	яр.т	20,00 ± 11,95 (n = 8)	ER II
Степь 3	яр.т	21,67 ± 15,41 (n = 9)	ER II
Воронежская 9	яр.т	23,75 ± 26,02 (n = 8)	ER II
Безенчукская 182	яр.т	28,33 ± 26,22 (n = 9)	ER II
Краснокутка 10	яр.т	30,00 ± 18,71 (n = 9)	ER II
Харьковская 23	яр.т	32,22 ± 18,56 (n = 9)	ER II
Виза – Виза	яр.т	52,22 ± 28,63 (n = 9)	ER III

Результаты полевых исследований изучения интенсивности поражения септориозом и бурой ржавчиной пшеницы за период 2008-2017г.г.  
в зависимости от агроэкологических условий года  
(в %,  $M \pm m$ )

Год	2008	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016	2017
Бурая ржавчина	51,07 ± 25,01 (n = 70)	27,92 ± 19,74 (n = 65)	0,78 ± 3,41 (n = 93)	35,45 ± 21,38 (n = 89)	48,6 ± 25,07 (n = 100)	55,25 ± 26,62 (n = 100)	43,4 ± 25,37 (n = 100)	60,04 ± 19,36 (n = 45)	41,04 ± 19,52 (n = 101)	43,81 ± 21,29 (n = 101)
Септориоз	-	48,52 ± 18,04 (n = 61)	11,64 ± 10,56 (n = 67)	47,63 ± 14,97 (n = 93)	44,39 ± 16,63 (n = 100)	43,8 ± 15,01 (n = 100)	45,3 ± 15,29 (n = 100)	44,4 ± 12,67 (n = 84)	45,69 ± 12,92 (n = 101)	39,8 ± 10,2 (n = 101)

Результаты полевых исследований изучения интенсивности поражения септориозом и бурой ржавчиной пшеницы за период 2008–2017 г.г. в зависимости от жизненной формы растения  
(в %,  $M \pm m$ )

Название патогена	Озимая мягкая пшеница	Яровая мягкая пшеница	Яровая твёрдая пшеница
<b>Бурая ржавчина</b>	40,39 ± 24,63 (n=447)	46,92 ± 29,67 (n=287)	23,85 ± 19,54 (n=131)
<b>Септориоз</b>	44,75 ± 15,75 (n=419)	43,78 ± 16,05 (n=260)	29,29 ± 17,14 (n=128)

Коэффициенты корреляции между показателями частоты встречаемости видов септориоза и интенсивности поражения пшеницы в инфекционных питомниках

(Отмеченные корреляции значимы на уровне  $p \leq 0,05$ )

	<b>Бурая ржавчина</b>	<b>Септориоз</b>
<b>Септориоз</b>	<b>0,20</b>	-
<b>Stagonospora avenum</b>	0,01	-0,10
<b>Septoria tritici</b>	-0,02	0,07
<b>Stagonospora nodorum</b>	0,01	-0,03
<b>Сред. Температура в апреле</b>	<b>0,19</b>	-0,05
<b>Сред. Температура в мае</b>	<b>0,17</b>	<b>-0,27</b>
<b>Сред. Температура в июне</b>	<b>0,14</b>	-0,07
<b>Сред. Температура в июле</b>	<b>0,13</b>	0,16
<b>Сред. Температура за 4 месяца</b>	<b>0,18</b>	-0,10
<b>Влажность в апреле</b>	<b>0,38</b>	0,02
<b>Влажность в мае</b>	-0,07	0,01
<b>Влажность в июне</b>	0,10	0,07
<b>Влажность в июле</b>	0,08	-0,03
<b>Средний показатель влажности за 4 месяца</b>	<b>0,27</b>	0,02

## Характеристика вирулентности изолятов бурой ржавчины на сортах озимой и яровой пшеницы (2014 г.)

Сорт-хозяин	Неэффективные гены	Эффективные гены	Наличие генов устойчивости
1	2	3	4
<i>Озимая пшеница</i>			
Безенчукская 380	1; 2a; 2b; 2c; 3bg; 10; 11; 20; 23; 25; 36	3ка; 9; 14a; 14b; 15; 16; 17; 18; 19; 21; 24; 26; 28; 29; 32; 38; 41; 43	-
Донская Лира	1; 2a; 2b; 2c; 3ка; 3bg; 10; 11; 14a; 14b; 16; 20; 25; 26; 28; 29; 36; 38	9; 15; 17; 18; 19; 21; 23; 24; 32; 41; 43	<i>Lr34</i> [Гульятеева и др., 2008]
Московская 56	1; 2a; 2b; 2c; 3bg; 10; 11; 14b; 16; 26; 38	3ка; 9; 14a; 15; 17; 18; 19; 20; 21; 23; 24; 25; 28; 29; 32; 36; 41; 43	-
Августа	1; 2a; 2b; 2c; 3ка; 3bg; 10; 11; 14a; 14b; 15; 16; 23; 25	9; 17; 18; 19; 20; 21; 24; 26; 28; 29; 32; 36; 38; 41; 43	-
Косовыца	1; 2a; 2b; 2c; 3bg; 10; 11; 14a; 14b; 24; 28; 29; 32; 36	3ка; 9; 15; 16; 17; 18; 19; 20; 21; 23; 25; 26; 38; 41; 43	<i>Lr34</i> [Гульятеева и др., 2008]
Тарасовская 97	1; 2a; 2b; 2c; 3bg; 10; 11; 14a; 14b; 15; 16; 17; 18; 26; 28; 29	3ка; 9; 19; 24; 25; 20; 21; 23; 32; 36; 38; 41; 43	-
Смуглянка	1; 2a; 2b; 2c; 3bg; 3ка; 10; 11; 14a; 14b; 15; 16; 17; 18; 29; 36	9; 19; 20; 21; 23; 24; 25; 26; 28; 32; 38; 41; 43	-

<i>Продолжение приложения 22</i>			
1	2	3	4
Одесская 200	1; 2a; 2b; 2c; 3ка; 3bg; 10; 11; 14a; 14b; 15; 16; 17; 20; 21; 28; 36	9; 18; 19; 23; 24; 25; 26; 29; 32; 38; 41; 43	-
Синтетик	1; 2a; 2b; 2c; 3ка; 3bg; 10; 11; 14b; 20	9; 14a; 15; 16; 17; 18; 19; 21; 23; 24; 25; 26; 28; 29; 32; 36; 38; 41; 43	-
Сурава	1; 2a; 2b; 2c; 3ка; 3bg; 10; 11; 14a; 14b; 15; 16; 20; 26	9; 17; 18; 19; 21; 23; 24; 25; 28; 29; 32; 36; 38; 41; 43	-
Корочанка	1; 2a; 2b; 2c; 3bg; 10; 11; 14a; 14b; 15; 16; 25; 26;	3ка; 9; 17; 18; 19; 20; 21; 23; 24; 28; 29; 32; 36; 38; 41; 43	<i>Lr34</i> [Гультяева и др., 2008]
Волжская К	1; 2a; 2b; 2c; 3ка; 3bg; 10; 11; 14a; 14b; 15; 16; 20; 23; 26; 34	9; 17; 18; 19; 21; 24; 25; 28; 29; 32; 36; 38; 41;	-
Смуглянка	1; 2a; 2b; 2c; 3bg; 10; 11; 14a; 14b; 15; 16; 23; 25; 32	3ка; 9; 17; 18; 19; 20; 21; 24; 26; 28; 29; 36; 38; 41; 43	-
Донской Сюрприз	1; 2a; 2b; 2c; 3bg; 10; 11; 14a; 14b; 16; 17; 23; 38	3ка; 9; 15; 18; 19; 20; 21; 24; 25; 26; 28; 29; 32; 36; 41; 43	-
Мироновская 808	1; 2a; 2b; 2c; 3ка; 3bg; 10; 11; 14a; 14b; 20; 23; 26	9; 15; 16; 17; 18; 19; 21; 24; 25; 28; 29; 32; 36; 38; 41; 43	-

<i>Продолжение приложения 22</i>			
1	2	3	4
Губернатор Дона	1; 2a; 2b; 2c; 3bg; 10; 11; 14a; 14b; 15; 16; 25	3ка; 9; 17; 18; 19; 20; 21; 23; 24; 26; 28; 29; 32; 36; 38; 41; 43	-
Базальт	1; 2a; 2b; 2c; 3ка; 3bg; 10; 11; 14a; 14b; 15; 16; 17; 18; 20; 21; 23; 26; 36	9; 19; 24; 25; 28; 29; 32; 38; 41; 43	-
Заря	1; 2a; 2b; 2c; 3ка; 3bg; 10; 11; 14a; 14b; 15; 16; 23; 26	9; 17; 18; 19; 20; 21; 24; 25; 28; 29; 32; 36; 38; 41; 43	-
<i>Яровая пшеница</i>			
Прохоровка	1; 2a; 2b; 2c; 3bg; 10; 11; 14a; 14b; 23; 26; 3ка; 16; 17; 20; 21; 36	9; 15; 18; 19; 24; 25; 28; 29; 32; 38; 41; 43	<i>Lr10, Lr26</i> [Гультяева и др., 2009; Садовая и др., 2014]
Л-503	1; 2a; 2b; 2c; 3ка; 3bg; 10; 11; 14a; 14b; 16; 17; 20	9; 15; 18; 19; 21; 23; 24; 25; 26; 28; 29; 32; 36; 38; 41; 43	<i>Lr10, Lr19</i> [Гультяева и др., 2008; Гультяева, 2012; Гультяева, 2008; Гультяева и др., 2009; on-line-база "wheat Pedigree and Identified Alleles of Genes On Line-Accession info" <a href="http://genbank.vurv.ez/wheat/pedigree/gene1_2.asp">http://genbank.vurv.ez/wheat/pedigree/gene1_2.asp</a> ]
Крестьянка	1; 2a; 2b; 3ка; 3bg; 2c; 10; 11; 14a; 18; 20; 21; 23; 25; 26; 29	9; 14b; 15; 16; 17; 19; 24; 28; 32; 36; 38; 41; 43	<i>Lr10</i> [Садовая и др., 2014]
Тризо	1; 2b; 2c; 3ка; 3bg; 10; 11; 14a; 19; 21; 23; 36	2a; 9; 14b; 15; 16; 17; 18; 20; 24; 25; 26; 28; 29; 32; 38; 41; 43	<i>Lr20</i> [Гультяева и др., 2008; Гультяева, 2008; Гультяева и др., 2009; Гультяева, Алпатьева, 2011]

<i>Окончание приложения 22</i>			
1	2	3	4
Курская 2038	1; 2с; 3ка; 3bg; 10; 11; 14а; 19; 26; 28; 29	2а; 2b; 9; 14b; 15; 16; 17; 18; 20; 21; 23; 24; 25; 32; 36; 38; 41; 43	-
Воронежская 10	1; 2а; 2b; 2с; 3ка; 3bg; 10; 11; 14а; 14b; 15; 16; 17; 18; 21; 25; 29; 36	9; 19; 20; 23; 24; 26; 28; 32; 38; 41; 43	<i>Lr10</i> [Садовая и др., 2014]
Воронежская 12	1; 2а; 2b; 2с; 3bg; 10; 11; 14а; 14b; 15; 16; 17; 20; 25; 26	3ка; 9; 18; 19; 21; 23; 24; 28; 29; 32; 36; 38; 41; 43	<i>Lr10</i> [Садовая и др., 2014]
Воронежская 6	3bg; 1; 2с; 10; 11; 14а; 14b; 15; 16; 23; 25; 38	2а; 2b; 3ка; 9; 17; 18; 19; 20; 21; 24; 26; 28; 29; 32; 36; 41; 43	-

## Характеристика вирулентности изолятов бурой ржавчины на сортах озимой и яровой пшеницы (2015 г.)

Сорт-хозяин	Неэффективные гены	Эффективные гены	Наличие генов устойчивости
1	2	3	4
<i>Озимая пшеница</i>			
Мироновская 808	1; 2a; 2b; 2c; 3ка; 3bg; 10; 11; 14a; 14b; 20; 23; 26;	9; 15; 16; 17; 18; 19; 21; 24; 25; 28; 29; 32; 36; 38; 41; 43	-
Ариадна	1; 2a; 2b; 2c; 3ка; 3bg; 10; 11; 14a; 14b; 16; 20;	9; 15; 17; 18; 19; 21; 23; 24; 25; 26; 28; 29; 32; 36; 38; 41; 43	-
Базальт	1; 2a; 2b; 2c; 3ка; 3bg; 10; 11; 14a; 14b; 15; 16; 17; 18; 20; 21; 23; 25; 26; 29; 32; 36	9; 19; 24; 28; 38; 41; 43	-
Заря	2b; 2c; 10; 11; 14a; 14b; 20; 21; 26; 29	3bg; 1; 2a; 3ка; 9; 15; 16; 17; 18; 19; 23; 24; 25; 28; 32; 36; 38; 41; 43	-
Безенчукская 380	1; 2b; 2c; 3ка; 3bg; 10; 11; 14a; 14b; 16; 18; 20; 26	2a; 9; 15; 17; 19; 21; 23; 24; 25; 28; 29; 32; 36; 38; 41; 43	-
Губернатор Дона	1; 2b; 2c; 3ка; 3gb; 10; 14a; 14b; 17; 20; 21; 26	2a; 9; 11; 15; 16; 18; 19; 23; 24; 25; 28; 29; 32; 36; 38; 41; 43	-
Авеста	1; 2a; 2b; 2c; 3ка; 3bg; 10; 11; 14a; 14b; 15; 16; 20; 26	9; 17; 18; 19; 21; 23; 24; 25; 28; 29; 32; 36; 38; 41; 40	-
Арфа	1; 2a; 2b; 3ка; 3bg; 10; 11; 14a; 14b; 15; 16; 20; 23; 25; 26; 37	2c; 9; 17; 18; 19; 21; 24; 28; 29; 32; 36; 38; 41; 40; 39; 43	-

Окончание приложения 23

1	2	3	4
Тарасовская 70	1; 2a; 2b; 2c; 3ка; 3bg; 10; 11; 14a; 14b; 15; 16; 20; 23; 26	9; 17; 18; 19; 21; 24; 25; 28; 29; 32; 36; 38; 41; 43	-
Дуэт	1; 2c; 3ка; 3bg; 10; 11; 14a; 14b; 16; 20; 23; 25; 26	2a; 2b; 9; 15; 17; 18; 19; 21; 24; 28; 29; 32; 36; 38; 41; 43	<i>Lr9, Lr10</i> [Гульятеева и др., 2008; Гульятеева, 2012; Гульятеева, 2008; Гульятеева и др., 2009; Садовая и др., 2014]
Рубин 96	1; 2a; 2b; 2c; 3bg; 10; 11; 14a; 14b; 15; 16; 23; 25	3ка; 9; 17; 18; 19; 20; 21; 24; 26; 28; 29; 32; 36; 38; 41; 43	<i>Lr24</i> [Гульятеева и др., 2009]
Маргарита	1; 2a; 2b; 2c; 3bg; 10; 11; 14a; 14b; 16; 23	3ка; 9; 15; 17; 18; 19; 20; 21; 24; 25; 26; 28; 29; 32; 36; 38; 41; 43	-
<i>Яровая пшеница</i>			
Гранни	1; 2a; 2b; 2c; 3bg; 10; 3ка; 11; 14a; 18; 21; 23	9; 14b; 15; 16; 17; 19; 20; 24; 25; 26; 28; 29; 32; 36; 38; 41; 43	-
Воевода	1; 2c; 3ка; 3bg; 10; 11; 14a; 14b; 16; 20; 23; 25; 26	2a; 2b; 9; 15; 17; 18; 19; 21; 24; 29; 28; 32; 36; 38	устойчивый сорт [Гульятеева, 2012]
Кинельская 61	1; 2a; 2b; 2c; 3bg; 10; 11; 14a; 14b; 15; 16; 23; 25; 38	3ка; 9; 17; 18; 19; 20; 21; 24; 26; 28; 29; 32; 36; 41; 43	<i>Lr19</i> [Гульятеева, 2012]
Обская 14	1; 2a; 2b; 2c; 3ка; 3bg; 10; 11; 14a; 14b; 15; 16; 20; 21; 23; 29; 32	9; 17; 18; 19; 24; 25; 26; 28; 36; 38; 41; 43	-
Виза-Виза	1; 2a; 2b; 2c; 3ка; 3bg; 10; 11; 14a; 14b; 15; 16; 20; 21; 23; 26; 29; 32	9; 17; 18; 19; 24; 25; 28; 36; 38; 41; 43	-
Курская 2038	1; 2a; 2b; 2c; 3ка; 3bg; 9; 10; 11; 14a; 14b; 15; 16; 20; 21; 23; 29; 32	17; 18; 19; 24; 25; 26; 28; 36; 38; 41; 43	-

## Характеристика вирулентности изолятов бурой ржавчины на сортах озимой и яровой пшеницы (2016 г.)

Сорт-хозяин	Неэффективные гены	Эффективные гены	Наличие генов устойчивости
1	2	3	4
<i>Озимая пшеница</i>			
Волжская К	1; 2a; 2b; 2c; 3ка; 3bg; 10, 11, 14a; 14b; 16; 17; 18; 21; 23; 32; 36; 25; 26	9; 15; 19; 20; 24; 28; 29; 38; 41; 43	-
Волжская 100	1; 2a; 2b; 2c; 3ка; 3bg; 10, 11, 14a; 14b; 16; 17; 18; 21; 23; 32; 36; 25; 26	9; 15; 19; 20; 24; 28; 29; 38; 41; 43	-
Дон 85	1; 2a; 2b; 2c; 3ка; 3bg; 10, 11, 14a; 14b; 15; 16; 17; 18; 21; 23; 32; 36; 26	9; 19; 20; 24; 25; 28; 29; 38; 41; 43	-
Дон 93	1; 2a; 2b; 2c; 3ка; 3bg; 10, 11, 14a; 14b; 16; 17; 18; 20; 21; 23; 32; 36; 26	9; 15; 19; 24; 25; 28; 29; 38; 41; 43	-
Доминанта	1; 2a; 2b; 2c; 3ка; 3bg; 10, 11, 14a; 14b; 16; 17; 18; 20; 21; 26; 23; 32; 36	9; 15; 19; 24; 25; 28; 29; 38; 41; 43	-
Изюминка	1; 2a; 2b; 2c; 3ка; 3bg; 10, 11, 14a; 14b; 16; 17; 18; 21; 23; 32; 36; 26	9; 15; 19; 20; 24; 25; 28; 29; 38; 41; 43	Единичные пустулы, болезнь не превышала 1% [Гульятеева, Садовая, Шайдаюк, 2014]

1	2	3	4
Звонница	1; 2a; 2b; 2c; 3ка; 3bg; 10, 11, 14a; 14b; 16; 17; 18; 21; 23; 32; 36	9; 15; 19; 20; 24; 25; 26; 28; 29; 38; 41; 43	-
Инна	1; 2a; 2b; 2c; 3ка; 3bg; 10, 11, 14a; 14b; 16; 17; 18; 21; 23; 32; 36; 26	9; 15; 19; 20; 24; 25; 28; 29; 38; 41; 43	-
Донэко	1; 2a; 2b; 2c; 3ка; 3bg; 10, 11, 14a; 14b; 16; 17; 18; 21; 23; 32; 36; 29	9; 15; 19; 20; 24; 25; 26; 28; 38; 41; 43	-
Донская безостая	1; 2a; 2b; 2c; 3ка; 3bg; 10, 11, 14a; 14b; 16; 17; 18; 20; 21; 23; 32; 36	9; 15; 19; 24; 25; 26; 28; 29; 38; 41; 43	-
Донской сюрприз	1; 2a; 2b; 2c; 3ка; 3bg; 10, 11, 14a; 14b; 16; 17; 18; 21; 23; 32; 36; 25; 29	9; 15; 19; 20; 24; 26; 28; 38; 41; 43	-
Мироновская 808	1; 2a; 2b; 2c; 3ка; 3bg; 10, 11, 14a; 14b; 16; 17; 20; 21; 23; 28; 32; 36; 38; 26	9; 15; 18; 19; 24; 25; 29; 41; 43	-
Губернатор Дона	1; 2a; 2b; 2c; 3ка; 3bg; 10, 11, 14a; 14b; 16; 17; 18; 21; 23; 32; 36; 25; 38; 26	9; 15; 19; 20; 24; 28; 29; 41; 43	-
Донская лира	1; 2a; 2b; 2c; 3ка; 3bg; 10, 11, 14a; 14b; 16; 17; 18; 21; 23; 32; 36; 26	9; 15; 19; 20; 24; 25; 28; 29; 38; 41; 43	<i>Lr34</i> [Гультяева и др., 2008]

1	2	3	4
Базальт	1; 2a; 2b; 2c; 3ka; 3bg; 10, 11, 14a; 14b; 15; 16; 17; 18; 20; 21; 23; 32; 36; 25; 38; 29; 26	9; 19; 24; 28; 41; 43	-
Чернозёмка 88	1; 2a; 2b; 2c; 3ka; 3bg; 10, 11, 14a; 14b; 16; 17; 18; 20; 21; 23; 32; 36; 25; 26	9; 15; 19; 24; 28; 29; 38; 41; 43	-
Сурава	1; 2a; 2b; 2c; 3ka; 3bg; 10, 11, 14a; 14b; 16; 17; 18; 21; 23; 32; 36; 26	9; 15; 19; 20; 24; 25; 28; 29; 38; 41; 43	-
Московская 39	1; 2a; 2b; 2c; 3ka; 3bg; 10, 11, 14a; 14b; 16; 17; 18; 21; 23; 32; 36; 25; 29; 26	9; 15; 19; 20; 24; 28; 38; 41; 43	<i>Lr1</i> [Гульятеева, Алпатьева, 2011]
Белгородская 12	1; 2a; 2b; 2c; 3ka; 3bg; 10, 11, 14a; 14b; 15; 16; 17; 18; 21; 23; 32; 36; 26	9; 19; 20; 24; 25; 28; 29; 38; 41; 43	-
Базальт	1; 2a; 2b; 2c; 3ka; 3bg; 10, 11, 14a; 14b; 15; 16; 17; 18; 20; 21; 23; 32; 36; 25; 38; 29	9; 19; 24; 26; 28; 41; 43	-
Альмера	1; 2a; 2b; 2c; 3ka; 3bg; 10, 11, 14a; 14b; 16; 17; 18; 21; 23; 32; 36; 25; 26	9; 15; 19; 20; 24; 28; 29; 38; 41; 43	<i>Lr10, Lr34</i> [Гульятеева, Садовая, Шайдаюк, 2014; Гульятеева и др., 2008]
Бирюза	1; 2a; 2b; 2c; 3ka; 3bg; 10, 11, 14a; 14b; 16; 17; 18; 21; 23; 32; 36; 26	9; 15; 19; 20; 24; 25; 28; 29; 38; 41; 43	-
Смуглянка	1; 2a; 2b; 2c; 3ka; 3bg; 10, 11, 14a; 14b; 16; 17; 18; 21; 23; 32; 36; 25; 29; 26	9; 15; 19; 20; 24; 28; 38; 41; 43	-

## Продолжение приложения 24

1	2	3	4
Скиперт	1; 2a; 2b; 2c; 3ka; 3bg; 10, 11, 14a; 14b; 16; 17; 18; 20; 21; 23; 32; 36; 26	9; 15; 19; 24; 25; 28; 29; 38; 41; 43	-
Чернозёмка 212	1; 2a; 2b; 2c; 3ka; 3bg; 10, 11, 14a; 14b; 16; 17; 18; 21; 23; 32; 36; 25; 26	9; 15; 19; 20; 24; 28; 29; 38; 41; 43	-
<i>Яровая пшеница</i>			
Воронежская 16	1; 2a; 2b; 2c; 3ka; 3bg; 10; 11; 14b; 15; 16; 17; 18; 19; 21; 23; 26; 36; 38; 25	9; 14a; 20; 24; 28; 29; 32; 41; 43	<i>Lr10</i> [Гульятёва, Алпатьёва, 2011]
Воронежская 10	1; 2a; 2b; 2c; 3ka; 3bg; 10; 11; 14a; 14b; 16; 17; 18; 23; 26; 32; 36; 25	9; 15; 19; 20; 21; 24; 28; 29; 38; 41; 43	<i>Lr1</i> [Садовая и др., 2014]
Воронежская 14	1; 2a; 2b; 2c; 3ka; 3bg; 10; 11; 14b; 18; 20; 23; 26; 28; 32; 36; 29	9; 14a; 15; 16; 17; 19; 21; 24; 25; 38; 41; 43	-
Волгоуральская	1; 2a; 2b; 2c; 3bg; 14a; 14b; 15; 16; 17; 18; 23; 32; 36; 29	3ka; 9; 10; 11; 19; 20; 21; 24; 25; 26; 28; 38; 41; 43	<i>Lr19</i> [Гульятёва, Садовая, 2014; Гульятёва, 2012; Гульятёва, 2008; Гульятёва и др., 2009; on-line- база "wheat Pedigree and Identified Alleles of Genes On Line-Accession info" <a href="http://genbank.vurv.ez/wheat/pedigree/gene1_2.asp">http://genbank.vurv.ez/wheat/pedigree/gene1_2.asp</a> ]
Кинельская 97	1; 2a; 2b; 2c; 3ka; 3bg; 10; 11; 14a; 14b; 15; 16; 17; 23; 25; 32; 36	9; 18; 19; 20; 21; 24; 26; 28; 29; 38; 41; 43	-
Кинельская 10	1; 2a; 2b; 2c; 3ka; 3bg; 9; 11; 14b; 15; 16; 17; 18; 19; 21; 23; 32; 36	10; 14a; 20; 24; 25; 26; 28; 29; 38; 41; 43	-

1	2	3	4
Пирамида	1; 2а; 2b; 2с; 3ка; 3bg; 10; 11; 14а; 14b; 15; 16; 17; 18; 20; 21; 23; 32; 36; 38; 25	9; 19; 24; 26; 28; 29; 41; 43	<i>Lr9</i> [Гультьева и др., 2009]
Мичуринская 17	1; 2а; 2b; 2с; 3ка; 3bg; 10; 11; 14а; 14b; 15; 16; 17; 18; 20; 21; 23; 32; 36	9; 19; 24; 25; 26; 28; 29; 38; 41; 43	-
Гранни	1; 2а; 2b; 2с; 3ка; 3bg; 10; 11; 14а; 14b; 15; 17; 18; 21; 23; 28; 32; 36; 29	9; 16; 19; 20; 24; 25; 26; 38; 41; 43	-
Курьер	1; 2а; 2b; 2с; 3ка; 3bg; 10; 11; 14b; 16; 17; 18; 19; 23; 38; 25	9; 14а; 15; 20; 21; 24; 26; 28; 29; 32; 36; 41; 43	<i>Lr1, Lr10, Lr26</i> [Гультьева, Садовая, Шайдаюк, 2014; Гультьева и др., 2008]
Курская 2038	1; 2а; 2b; 2с; 3bg; 10; 11; 14а; 14b; 36	3ка; 9; 15; 16; 17; 18; 19; 20; 21; 23; 24; 25; 26; 28; 29; 32; 38; 41; 43	-
Краснокутка 10	1; 2а; 2b; 2с; 3ка; 3bg; 10; 11; 14b; 15; 16; 17; 18; 21; 23; 32; 36; 29	9; 14а; 19; 20; 24; 25; 26; 28; 38; 41; 43	-
Крестьянка	1; 2а; 2b; 2с; 3ка; 3bg; 10; 14а; 14b; 15; 16; 17; 18; 20; 21; 23; 32; 36	9; 11; 19; 24; 25; 26; 28; 29; 38; 41; 43	<i>Lr10</i> [Садовая и др., 2014]
Прохоровка	1; 2а; 2b; 2с; 3ка; 3bg; 11; 14а; 14b; 15; 16; 20; 21; 23; 32; 36; 25	9; 10; 17; 18; 19; 24; 26; 28; 29; 38; 41; 43	<i>Lr10, Lr26</i> [Гультьева и др., 2009; Садовая и др., 2014]
Дарья	1; 2а; 2b; 2с; 3bg; 9; 10; 11; 14а; 14b; 15; 16; 17; 18; 20; 21; 23; 28; 32; 36; 38; 25	3ка; 19; 24; 26; 29; 41; 43	<i>Lr20</i> [Гультьева, Алпатъева, 2011]



РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ НАУК  
 ГОСУДАРСТВЕННОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ  
 ГОСУДАРСТВЕННЫЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ

**ВСЕРОССИЙСКИЙ НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ  
 ИНСТИТУТ РАСТЕНИЕВОДСТВА им. Н. И. ВАВИЛОВА**

19.03.15 № 67-11/238  
 На №

190000, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42  
 Телефон 314-7948, 314-2234  
 Факс 54-8728  
 E-mail: kancelyariya@vir.nw.ru

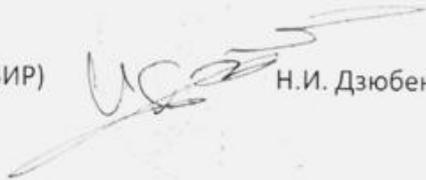
В Дирекцию Среднерусского филиала Тамбовского НИИСХ

**Справка**

Настоящей справкой сообщаем, что линии яровой мягкой пшеницы Вашего учреждения, присланные в 2014 г. в ФГБНУ Всероссийский НИИ растениеводства им. Н.И. Вавилова (ВИР), включены во временный каталог отдела ГР пшеницы ВИР под следующими номерами:

RL-3	И-148680
RL-6	И-148681
RL-27-8	И-148682
RL-6-4	И-148683
RL-6-8	И-148684
СФР 34396-2	И-148685
СФР 193-12-8-6-1	И-148686
СФР 135-17-20-2	И-148687
RL-16	И-148688
СФР 32338-1-17-1	И-148689
СФР 33809-7-3	И-148690
СФР 135-17-16-15	И-148691

Директор ФГБНУ Всероссийский НИИ  
 растениеводства им. Н.И. Вавилова (ВИР)  
 16 марта 2015 г.

  
 Н.И. Дзюбенко

Вход. № 54  
 26.03.15

## Инфекционные питомники лаборатории иммунитета, 2016 г.



Питомник пыльной головни

Развитие стеблевой ржавчины на  
естественном фонеПитомник *S. tritici*

Питомник бурой ржавчины

## АКТ

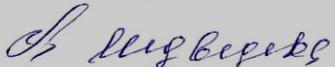
о внедрении результатов исследований по докторской диссертационной работе старшего научного сотрудника лаборатории иммунитета растений Среднерусского филиала ФГБНУ «ФНЦ им. И.В. Мичурина» Зеленовой Юлии Витальевны

Настоящий акт составлен в том, что ежегодно с 2005 по 2018 г.г. диссертантом передаётся инфекционный материал грибов *S. tritici*, *P. triticina*, *U. tritici*, *T. caries* в лаборатории иммунитета растений, защиты растений и патофизиологии растений Среднерусского филиала ФГБНУ «ФНЦ им. И.В. Мичурина» для проведения испытаний химических препаратов на искусственном инфекционном фоне и выявления источников и доноров устойчивости к возбудителям болезней пшеницы.

Старший научный сотрудник  
лаборатории иммунитета растений  В.П. Судникова

Старший научный сотрудник  
лаборатории защиты растений  В.А. Лавринова

Старший научный сотрудник  
лаборатории патофизиологии растений  В.В. Чекмарёв

 Судникова Ю.В. Лавринова В.А.  
Чекмарев В.В. 27 августа 2018 года  
спец. по пат. физиол.  27.08.2018

Утверждаю

ВРИО директора Среднерусского филиала

ФГБНУ «ФНЦ им. И.В. Мичурина»



И.В. Гусев

1.08.2018

АКТ

о передаче научно-технической информации

Настоящий акт составлен в том, что в за период с 2011 по 2018 г.г. в Среднерусский филиал ФГБНУ «ФНЦ им. И.В. Мичурина» переданы для применения в научно исследовательской работе и образовательном процессе следующие методические пособия и рекомендации:

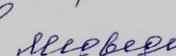
- Чекмарёв В.В., Зеленева Ю.В., Фирсов В.Ф., Лёвин В.А. Методические рекомендации по испытанию химических препаратов и других средств против твёрдой головни пшеницы на искусственном инфекционном фоне. М-во обр. и науки РФ (и др.). - Тамбов: Издательский дом ТГУ им. Г.Р. Державина, 2011. - 46с.
- Судникова В.П., Зеленева Ю.В., Плахотник В.В. Возбудители септориоза пшеницы, изучение популяций по морфолого-физиологическим свойствам, устойчивость сортообразцов к патогену (методическое пособие). М-во обр. и науки РФ (и др.). - Тамбов: Издательский дом ТГУ им. Г.Р. Державина, 2011. - 35с.
- Чекмарёв В.В., Зеленева Ю.В., Лёвин В.А. Рекомендации по оценке экономической эффективности применения средств защиты (методическое пособие). М-во обр. и науки Р.Ф. [и др.]. - Тамбов: Издательский дом ТГУ им. Г.Р. Державина, 2012. 21с.
- Зеленева Ю.В., Судникова В.П. Источники инфекции септориоза зерновых культур: методическое пособие (методическое пособие) М-во обр. и науки Р.Ф. [и др.]. - Тамбов: Издательский дом ТГУ им. Г.Р. Державина, 2012. - 21с.
- Чекмарёв В.В., Зеленева Ю.В., Бучнева Г.Н., Корабельская О.И., Вислобокова Л.Н., Левин В.А., Фирсов В.Ф. Методика определения фунгицидной активности химических препаратов и других средств в отношении возбудителей болезней растений - грибов рода *Fusarium*. М-во обр. и науки Р.Ф. [и др.]. - Тамбов: Издательский дом ТГУ им. Г.Р. Державина, 2013. - 45с.

- Чекмарёв В.В., Зеленева Ю.В., Вислобокова Л.Н., Фирсов В.Ф., Лёвин В.А., Ковальчук Я.М. Технология совместного применения электромагнитного излучения низкой частоты (ЭМИ), микро- и макроэлементов для повышения болезнестойчивости и урожайности зерновых колосовых культур. М-во обр. и науки Р.Ф. [и др.]. - Тамбов: Издательский дом ТГУ им. Г.Р. Державина, 2013. - 34с.
- Плахотник В.В., Зеленева Ю.В., Судникова В.П., Бакунова Л.В. Источники и доноры устойчивости яровой пшеницы к эпифитотийно и особо опасным болезням в Центрально-чернозёмном регионе (каталог). М-во обр. и науки Р.Ф. [и др.]. - Тамбов: Издательский дом ТГУ им. Г.Р. Державина, 2013. - 26с.
- Зеленева Ю.В., Кузнецова Н.В. Практикум по молекулярной биологии (Методическое пособие) М-во обр. и науки Р.Ф. [и др.]. - Тамбов: Издательский дом ТГУ им. Г.Р. Державина, 2013. - 59с.
- Чекмарёв В.В., Зеленева Ю.В., Лёвин В.А., Фирсов В.Ф., Якунина И.В. Методика составления краткосрочного прогноза развития ржавчинных заболеваний зерновых культур (для условий Тамбовской области) М-во обр. и науки Р.Ф. [и др.]. - Тамбов: Издательский дом ТГУ им. Г.Р. Державина, 2014. - 30с.
- Чекмарёв В.В., Зеленева Ю.В., Бучнева Г.Н., Корабельская О.И., Дубровская Н.Н., Лёвин В.А., Фирсов В.Ф. Методика определения биологической эффективности фунгицидов в отношении грибов рода *Fusarium* и их резистентности к химическим препаратам. М-во обр. и науки Р.Ф. [и др.]. - Тамбов: Принт-Сервис, 2015. - 61с.
- Чекмарёв В.В., Зеленева Ю.В., Бучнева Г.Н., Дубровская Н.Н., Корабельская О.И., Гусев И.В. Методика определения эффективности химических препаратов в отношении возбудителей фузариозных корневых гнилей пшеницы и резистентности грибов рода *Fusarium* к фунгицидам-протравителям семян. М-во обр. и науки РФ, ФГБОУ ВО "Тамб. гос. ун-т им. Г.Р. Державина". - Тамбов, 2018. - 54 с.

Методические пособия и рекомендации разработаны для селекционеров, работающих в области генетики и селекции зерновых культур, специалистов по защите растений, научных сотрудников, преподавателей ВУЗов, аспирантов, студентов биологических специальностей

Ученый секретарь Среднерусского филиала

ФГБНУ «ФНЦ им. И.В. Мичурина» В Судникова В.П. Судникова

Подпись  В Судникова В.П. Судникова 1 августа 2018 года  
 спец. по интересам  17.08.2018



## АКТ

о внедрении результатов исследований по докторской диссертационной работе старшего научного сотрудника лаборатории иммунитета растений Среднерусского филиала ФГБНУ «ФНЦ им. И.В. Мичурина» Зеленовой Юлии Витальевны

Настоящий акт составлен в том, что в коллекцию Всероссийского института растениеводства им. Н.И. Вавилова направлены источники устойчивости яровой мягкой пшеницы к эпифитотийно и особо опасным возбудителям болезней, созданные в лаборатории иммунитета растений Среднерусского филиала ФГБНУ «ФНЦ им. И.В. Мичурина»:

Таблица 1

Источники и доноры устойчивости яровой мягкой пшеницы к эпифитотийно и особо опасным болезням, созданные в Среднерусском филиале ФГБНУ «ФНЦ им. И.В. Мичурина» и переданные в коллекцию ВИР в 2014 г. (данные за 2009–2013 гг.)

ГИБРИДНЫЕ ЛИНИИ							
№ п/п	Линия, разновидность	Поражаемость болезнями					Наличие генов устойчивости к болезням
		Бурая ржавчина, балл/%	Септориоз, %	Мучнистая роса, балл	Головня, %		
						пыльная	твердая
1	2	3	4	5	6	7	8
1	RL-3 , lutec.	1/10	30	0	4	0	<i>Lr19, Sr25</i>
2	RL-6, lutec.	1/5	10	5	0	0	не выявлено
3	RL-27-8, lutec.	1/5	20	10	13	28	не выявлено
4	RL-6-4, lutec.	2/20	30	10	0	0	не выявлено
5	RL-6-8, lutec.	1/10	20	5	0	0	не выявлено
6	СФР 34396-2, lutec.	1/5	30	10	21	17	<i>Lr10, Lr20</i>
7	СФР 193-12-8-6-1, lutec.	2/10	20	0	-	-	<i>Lr10, Lr19, Sr25, Lr26, Pm8, Sr31, Yr9</i>

Продолжение таблицы 1

1	2	3	4	5	6	7	8
8	СФР 135-17-20-2, lutec.	1/10	20	5	-	-	Lr10, Lr19, Sr25, Lr20, Lr26, Pm8, Sr31, Yr9
9	RL-16, lutec.	1/5	20	30	-	58	Lr19, Sr25, Lr20
10	СФР 32338-1-17-1, lutec.	1/5	20	0	-	-	Lr19, Sr25
11	СФР 33809-7-3, lutec.	2/10	30	0	-	-	Lr19, Sr25
12	СФР 135-17-16-15, lutec.	2/10	20	0	-	-	Lr10

Таблица 2

Генетические источники устойчивости яровой мягкой пшеницы, созданные в Среднерусском филиале ФГБНУ «ФНЦ им. И.В. Мичурина, к эпифитотийно и особо опасным болезням и переданные в коллекцию ВИР в 2017 г.  
(данные за 2009–2017 гг.)

№ п/п	Сорт, линия	Поражение болезнями				Наличие генов устойчивости к болезням
		Бурая ржавчина, тип/степень	Септориоз, %	Головня		
				пыльная, %	твердая, %	
1	2	3	4	5	6	7
1	Д-869(7), lutec.	2/10	20	2	5	Lr9
2	St.3/09-1, lutec.	2/10	10	4	32	не выявлено
3	St.3/09-2, eritr	2/10	10	4	32	не выявлено
4	St. 1/10. lutec.	2/10	10	-	-	не выявлено
5	St.10/10 lutec..	2/10	10	0	8	не выявлено
6	St.18/10-68/4- lutec.	1-2/10	15	-	-	не выявлено
7	RL 1443(08), lutec	2/10	20	0	4	не выявлено
8	RL2034(08), lutec.	2/10	20	0	2	Lr19, Sr25
9	RL2198(06) lutec.	1/5	10	10	35	Lr19, Sr25
10	RL7917 eritr.	1/5	10	-	55	не выявлено
11	RL8494, lutec	2/30	20	0	58	Lr19, Sr25

Продолжение таблицы 2						
1	2	3	4	5	6	7
12	R18498(a), lutec	2/10	20	24	8	Lr19, Sr25
13	RL 8498(б), lutec	2/20	20	16	15	Lr19, Sr25

ВРИО директора Среднерусского филиала

ФГБНУ «ФНЦ им. И.В. Мичурина» *И.В. Гусев* И.В. Гусев

Ученый секретарь Среднерусского филиала

ФГБНУ «ФНЦ им. И.В. Мичурина» *В.П. Судникова* В.П. Судникова

*Судникова В.П.*  
*Зав. сект. инт. информ. и связи*  
*Судникова В.П.*

1 июня 2018 года

*Судникова В.П.*

