

А.А. БУЛОЙЧИК, В.С. БОРЗЯК, Е.А. ВОЛУЕВИЧ

Институт генетики и цитологии НАН Беларуси,

ул. Академическая, 27, Минск

E-mail: A.Buloichik@igc.bas-net.by

ВЛИЯНИЕ ЧУЖЕРОДНЫХ ХРОМОСОМ НА УСТОЙЧИВОСТЬ МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ К БИОТРОФНЫМ ГРИБНЫМ ПАТОГЕНАМ



*Изучена устойчивость к белорусским популяциям возбудителей мучнистой росы и бурой ржавчины 77 дигеномных хромосомно-дополненных и хромосомно-замещенных линий мягкой пшеницы, которые созданы на основе сорта Chinese Spring и имеют пару хромосом, привнесенных от 13 видов злаков, а также трех амфилоидов. Обнаружены эффективные, вероятно, новые гены устойчивости к биотрофным грибным патогенам в хромосомах 2S^s, 5S^s от вида *Aegilops searsii* и 6R^m от *Secale montanum*. Не исключено, что новый ген резистентности к мучнистой росе несет хромосома 6S^l от вида *Aegilops longissima* (line #4), а к бурой ржавчине — хромосома 3E от вида *Elytrigia elongata*.*

© А.А. БУЛОЙЧИК, В.С. БОРЗЯК, Е.А. ВОЛУЕВИЧ, 2008

ISSN 0564–3783. Цитология и генетика. 2008. № 1

Введение. В Республике Беларусь широко распространенными и вредоносными заболеваниями пшеницы являются мучнистая роса и бурая ржавчина. Экономически выгодным и экологически безопасным способом защиты от этих болезней считается выведение и возделывание устойчивых сортов.

Селекция на устойчивость основана на привлечении в скрещивания источников, несущих эффективные гены резистентности. В Республике Беларусь из 32 исследованных генов устойчивости к бурой ржавчине эффективны только Lr9, Lr19, Lr24 [1]. К белорусской популяции мучнистой росы высоко эффективны 6 одиночных генов (Pm7, Pm16, Pm17, Pm20, M1Ar, M1Fr) из 37 изученных и 11 комбинаций генов (Pm2+3d, Pm2+4b, Pm2+M1Ta2, Pm4b+6, Pm5+M1Ta2, Pm8+M1He2, Pm12+M1So, Pm2+3c+6, Pm2+4b+8, Pm2+5+6, Pm2+4b+6+8) из 34 исследованных [2]. Однако вследствие высокой репродуктивной способности возбудителей этих болезней (до 10 генераций в год), мутационного процесса и давления отбора, действующего в популяциях патогенов, устойчивость, контролируемая главными генами, преодолевается. В связи с этим сорта теряют резистентность в среднем за 4–5 лет возделывания в производственных масштабах [3]. Это приводит к необходимости поиска новых эффективных генов устойчивости. Их источниками могут быть не только родственные, но и отдаленные виды злаков. Из 131 идентифицированного гена устойчивости мягкой пшеницы к бурой ржавчине и мучнистой росе 53 гена были привнесены от других видов злаков [4]. Однако интрогрессивные гены не всегда экспрессируются в геноме мягкой пшеницы. Так, ген Pm8 от сорта культурной ржи Petkus не проявляется у некоторых сортов пшеницы из-за наличия у них доминантного супрессора [5, 6].

По данным Quinones et al. [7], в гексаплоидном тритикале не экспрессировался ген устойчивости к бурой ржавчине от ржи из-за присутствия межгеномного супрессора этого гена в А- или В-геномах пшеницы. В некоторых случаях интрогрессивный ген экспрессируется в геноме мягкой пшеницы, если привнесен в виде чужеродной транслокации. В то же время он не проявляется, если к геному пшеницы добавлена пара чужеродных хромосом с этим геном [8, 9].

Целью работы явилась идентификация хромосом различных видов злаков с генами устойчивости к бурой ржавчине и мучнистой росе, экспрессирующимися в геноме мягкой пшеницы.

Материал и методы. Объектом исследования были амфиплоиды и анеуплоидные линии мягкой пшеницы, созданные на основе сорта Chinese Spring. Наряду с геномом этого сорта каждая линия содержит пару конкретных хромосом от другого вида злака, представленную в дополненном или замещенном состоянии. Амфиплоиды включали полные геномы мягкой пшеницы сорта Chinese Spring и видов *Aegilops searsii* (AABBDDS^S), *Aegilops longissima* (AABBDDS^S'), *Elytrigia elongata* (AABBDEE).

Для оценки устойчивости к мучнистой росе растения выращивали в сосудах с почвой. Популяцию патогена собирали в поле Биологической опытной станции ГНУ «Институт генетики и цитологии НАН Беларуси». На стадии полного развертывания первого листа растения опрыскивали водной суспензией спор гриба из пульверизатора. Спустя 2 недели учитывали тип реакции по шкале Mains, Dietz [10]. Образцы с типом реакции к болезни 0, 1, 2 считали устойчивыми, а с типом 3 и 4 – восприимчивыми. Повторность опыта четырехкратная. Выборка растений – 100.

Для полевой оценки растения высевали в поле тремя рядками длиной 1 м с нормой высева 25 зерен в ряд. Устойчивость 72 хромосомно-дополненных, 5 хромосомно-замещенных линий и 3 амфиплоидов оценивали в фазе начала колошения на третьем листе сверху. Учитывали процент поражения мучнистой ро-

сой по шкале Гешеле [11]. Выборка растений каждого образца составляла не менее 80 штук.

Оценку устойчивости к возбудителю бурой ржавчины осуществляли на отрезках листьев, используя пять патотипов, наиболее распространенных в Республике Беларусь. Клоны гриба поражали сорт Chinese Spring и различались по вирулентности к сортам Agatha (Lr19), Кавказ (Lr26) и изогенным линиям сорта Thatcher (Th) с генами Centenario/6*Th (Lr1), Webster/6*Th (Lr2a), Th*6/Transfer (Lr9), Th*6/Kenya W1483 (Lr15), Th*6/Agent (Lr24), Th*7/Transec (Lr25) (табл. 1).

Работу проводили, используя бензимидазольный метод [12], модифицированный нами [13]. Спустя 8 сут после инокуляции определяли тип реакции на исследуемых линиях по шкале Mains, Jackson [14]. Линии с типом реакции к болезни 0, 1, 2 считали устойчивыми, а с типом 3 и 4 – восприимчивыми. Повторность опыта – трехкратная. Выборка – 100 растений.

Результаты исследований и их обсуждение. Исследования показали, что хромосома 5S^S вида *Aegilops searsii* несет ген (или гены) резистентности к двум патотипам возбудителя бурой ржавчины – 91 и 98, но не эффективные к трем другим клонам (табл. 2). Общим в генотипе клонов бурой ржавчины 91 и 98 была авирулентность к генам устойчивости Lr1 и Lr2a. Упомянутые гены авирулентности имел и клон патогена 76, который поражал данную линию. Таким образом, резистентность этой линии обеспечивают другие гены. Однако в белорусской популяции патогена широко встречаются клоны возбудителя бурой ржавчины, вирулентные к указанному гену (или генам).

Таблица 1

Характеристика использованных в эксперименте клонов возбудителя бурой ржавчины

Шифр клона	Гены устойчивости изогенных линий							
	Lr1	Lr2a	Lr9	Lr15	Lr19	Lr24	Lr25	Lr26
76	R	R	R	R	R	R	S	R
9.2	S	R	R	R	R	S	S	R
91	R	R	R	S	R	R	S	S
98	R	R	R	R	R	S	R	S
59	S	S	R	S	R	R	S	R

Примечание. R – реакция устойчивости; S – реакция восприимчивости.

Таблица 2

Устойчивость к клонам бурой ржавчины амфилоидов, хромосомно-дополненным и хромосомно-замещенным линиям мягкой пшеницы, созданных на основе генома сорта Chinese Spring

Вид – донор хромосомы или название амфилоида	Дополненная (замещенная) пара хромосом или формула генома	Тип реакции линии при заражении клоном возбудителя бурой ржавчины					Устойчивость к белорусской популяции возбудителя мучнистой росы	
		76	9.2	91	98	59	Проросток, тип реакции	Взрослое растение, % поражения третьего листа сверху
<i>Aegilops searsii</i> *	1S ^s	4	4	4	4	4	3–4	15–25
	2S ^s	3–4	4	4	3–4	4	0	0
	3S ^s	4	4	4	4	4	4	5
	4S ^s	4	3–4	4	4	3–4	4	25
	5S ^s	4	4	0	0	3–4	4	25
	6S ^s	4	3–4	4	4	4	4	15
	7S ^s	4	4	4	4	4	4	25
<i>Triticum aestivum</i> cv. Chinese Spring × <i>Aegilops searsii</i> *	AABBDDS ^s S ^s	1	1	1	0	1	0	0
<i>Aegilops longissima</i> (line 7011) *	1S ^l	4	4	4	4	3	4	15
	2S ^l	4	4	4	4	4	3–4	25
	3S ^l	4	3	4	4	4	41(4)+17(1)	65(25 %)+27(0 %)
	4S ^l	4	4	4	3	4	4	10–15
	5S ^l	4	3	4	4	4	4	25
	6S ^l (43 + telo S)	–	–	–	–	–	4	25
	6S ^l (ditelo S)	4	4	4	4	3	–	25
	6B/6S ^l	4	3–4	4	4	4	–	25
	7S ^l	4	4	4	4	4	4	25
<i>Aegilops longissima</i> (line #4) *	1S ^l	4	4	4	3–4	4	4	25
	2S ^l	4	4	4	4	4	3 (мало)	25
	4S ^l	4	4	3–4	4	4	4 (мало)	15
	5S ^l	4	4	4	4	4	4 (мало)	0–5
	6S ^l	4	4	3–4	4	4	0	0
	7S ^l (43 + telo S ^l)	4	4	4	4	4	4	25
<i>Triticum aestivum</i> cv. Chinese Spring × <i>Ae. longissima</i> (7961–1) *	ABBDDS ^s S ^l	4	4	4	4	4	0	0
<i>Aegilops sharonensis</i> **	2S ^l (ditelo L)	4	4	4	4	4	–	–
	2S ^l	–	–	–	–	–	–	25
	4A/4S ^l	4	4	4	4	4	4	25
	4D/4S ^l	4	4	4	4	4	3–4	25
	5S ^l	4	4	3–4	4	3	–	25
	6S ^l	4	4	4	4	4	4	25–40
	7S ^l	4	4	4	4	4	4	25

Вид – донор хромосомы или название амфилоида	Дополненная (замещенная) пара хромосом или формула генома	Тип реакции линии при заражении клоном возбудителя бурой ржавчины					Устойчивость к белорусской популяции возбудителя мучнистой росы	
		76	9.2	91	98	59	Проросток, тип реакции	Взрослое растение, % поражения третьего листа сверху
<i>Triticum umbellulatum</i> **	1U	4	4	4	4	4	4	25
	2U	4	4	4	4	4	4	25
	5U	4	4	4	4	4	4	25
	6U	0	0	0	0	0	0	25
	7U	4	4	4	3	4	3–4	25
<i>Aegilops uniaristata</i> **	1N	4	4	4	4	4	4	25
	2N(?)	4	4	4	4	4	3	25
	3N	4	4	4	3	4	4	25
	7N	4	4	4	4	4	4	25
<i>Aegilops comosa</i> **	2M	4	4	4	4	4	—	25
	2DL/2ML	4	4	3	4	4	—	25
<i>Hordeum chilense</i> **	1A/1H ^{ch}	4	3	4	4	4	—	25
	2H ^{ch} (ditelo L)	4	3	4	4	4	4	25
	4H ^{ch}	4	4	4	4	4	4	25
	5H ^{ch}	4	4	4	4	4	4	25
	6H ^{ch}	4	4	3	4	4	4	25
	7H ^{ch}	4	4	4	4	3	3	25
<i>Elymus trachycaulus</i> ***	5H ^r	4	3	4	4	4	4	25
	6H ^r	4	4	4	4	4	4	25
	7H ^r	3	4	4	4	4	4	25
<i>Elytrigia elongata</i> ***	1E	4	4	4	4	4	4	25
	2E	4	4	4	4	4	4	25
	3E	3	3	2	3	3	3	25
	4E	4	4	4	4	4	4	25
	5E	4	4	4	4	4	4	25
	6E	4	4	4	4	4	4	25
	7E	4	4	4	4	4	4	25
<i>Triticum aestivum</i> cv. Chinese Spring × <i>Elytrigia elongata</i> ***	AABBDEE	4	4	4	4	4	4	25
<i>Thinopyrum bessarabicum</i> **	1E ^b	4	4	4	4	4	4	25
	2E ^b	4	4	4	4	4	4	25
	4E ^b	4	4	4	4	4	4	25
	5E ^b	4	4	4	4	4	4	25
	6E ^b	4	4	4	4	4	4	25

Вид – донор хромосомы или название амфиплоида	Дополненная (замещенная) пара хромосом или формула генома	Тип реакции линии при заражении клоном возбудителя бурой ржавчины					Устойчивость к белорусской популяции возбудителя мучнистой росы	
		76	9.2	91	98	59	Проросток, тип реакции	Взрослое растение, % поражения третьего листа сверху
<i>Haynaldia villosa</i> ***	1V	4	4	4	4	4	4	25
	2V	–	–	–	–	–	–	25
	4V	4	4	3	3	4	4	25
	5V	4	4	4	4	4	4	25
	6V	4	4	4	4	4	3	25
	7V	4	4	4	4	4	4	25
	<i>Secale cereale</i> cv. Imperial **	1R	4	4	4	3	4	4
2R(43 + teloc)		4	4	4	4	4	4 (отмирает)	10–15
3R		4	4	3	4	3	4	25
4R		4	3	4	4	4	4	25
5R		4	4	4	4	4	4	10
6R		4	3	4	4	4	4	15
7R		4	4	4	4	4	4	15
<i>Secale montanum</i> **	1R ^m	4	4	4	4	4	4	25
	2R ^m	4	4	4	4	3	4	25
	4R ^m	4	4	4	4	4	3–4	15
	6R ^m	0	0	0	0	0	4	15

Примечание. Линии получены: * – от Neal A. Tuleen Texas A&M University, Soil and Crop Sciences College of Agriculture and Life Sciences, College Station, Texas, USA; ** – от T.E. Miller John Innes Centre, Cereal Research Department, Norwich, UK; *** – из The Wheat Genetics Resource Center, Manhattan, Kansas, USA.

Амфиплоид *Triticum aestivum* cv. Chinese Spring × *Ae. searsii* был устойчив ко всем клонам патогена. Это свидетельствует о том, что гены устойчивости, эффективно защищающие от клонов 91 и 98, локализованы не только в хромосоме 5S^S, но и в других хромосомах генома *Ae. searsii*. Устойчивость к трем остальным патотипам гриба 76, 9.2 и 59 обуславливалась комплементарным взаимодействием генов. Ранее Dhaliwal et al. [15] обнаружили сильную восприимчивость к мучнистой росе моно- и дисомных дополненных линий сорта Chinese Spring с хромосомами культурной ржи сорта Imperial (7 линий) и King II (6 линий), хотя оба сорта ржи были устойчивы. Авторы также предположили, что устойчивость контролируется несколькими комплементарными локусами, находящимися в разных хромосомах генома *Secale cereale*.

Высокую устойчивость ко всем клонам возбудителя бурой ржавчины показала линия с хромосомой 6U от вида *T. umbellulatum*. Известно, что от этого вида в мягкую пшеницу был интродуцирован ген Lr9, локализованный в хромосоме 6B. Friebe et al. [16] показали, что ген Lr9 привнесен от хромосомы 6U.

Устойчивость к клону возбудителя бурой ржавчины 91 на уровне 2 балла по шкале [14] проявила дополненная линия с парой хромосом 3E3E *Elytrigia elongata*. Этот вид не использовался для интродукции генов устойчивости к бурой ржавчине, но он малоэффективен против белорусской популяции патогена.

В присутствии пары хромосом 6R^m6R^m от вида *Secale montanum* обнаружена устойчивость дополненной линии ко всем использованным в эксперименте клонам возбудителя бурой ржавчины. Поскольку этот вид ранее

не привлекался в качестве источника устойчивости к бурой ржавчине, можно предположить, что в хромосоме 6R^m находится новый ген устойчивости. Этот ген высокоэффективен к белорусской популяции патогена, и поэтому его можно рекомендовать для использования в селекционном процессе.

При сильном искусственном заражении популяцией возбудителя мучнистой росы на ранних этапах онтогенеза оказались устойчивыми линия с парой хромосом 2S^s2S^s от вида *Ae. searsii* и амфиплоид, включающий весь геном этого вида наряду с геномом восприимчивого сорта Chinese Spring (табл. 2). Высокой устойчивостью обладала линия с парой хромосом 6S^l6S^l от *Ae. longissima* (line #4). Три дополненные линии с хромосомами 2S^l, 4S^l, 5S^l этого же вида были частично устойчивыми, т.е. на листьях развивались очаги поражения мучнистой росой, но число их было незначительным. Возможно, что на чужеродных хромосомах этих линий имеются малые гены резистентности. Среди дисомно-дополненных линий мягкой пшеницы с хромосомами вида *Ae. longissima* (line 7011) одна (с 3S^l) оказалась гетерогенной по устойчивости. При оценке этой линии выщеплялось около 30 % восприимчивых растений. По-видимому, эти растения утратили чужеродную хромосому в процессе предыдущих циклов репродуцирования линии. Известно, что потеря чужеродных хромосом может быть обусловлена более низкой частотой их трансмиссии, вероятно, через мужские $n + 1$ гаметы, которые являются менее конкурентоспособными [17].

Дополненная линия с хромосомой 2R от *Secale cereale* cv. Imperial в моно-телосомном состоянии (43 + teloo) проявляла сильную реакцию сверхчувствительности. Это выражалось в быстром отмирании первого листа после заражения растений. В результате инфекция оказывалась локализованной в мертвых тканях и погибала, не успев распространиться на соседние листья.

При оценке устойчивости растений в фазу цветения в полевых условиях на естественном фоне развития мучнистой росы обнаружили полную резистентность двух амфиплоидов: *T. aestivum* cv. Chinese Spring × *Ae. searsii* и *T. aestivum* cv. Chinese Spring × *Ae. longissima* (7961-1)

(табл. 2). Из хромосомно-дополненных и хромосомно-замещенных линий устойчивыми были только две, имеющие в своем геноме пару хромосом 2S^s2S^s от вида *Ae. searsii* и 6S^l6S^l от вида *Ae. longissima* (line #4). Линии с парой хромосом 5S^l5S^l и 3S^s3S^s этих видов поражались слабо. Дисомно-дополненная линия с парой хромосом 3S^l3S^l вида *Ae. longissima* (line 7011) была гетерогенна по устойчивости: 70 % растений оказались резистентными, а 30 % поражались до 25 %.

Сравнение устойчивости линий и амфиплоидов на ранних и поздних стадиях развития показало, что не все линии сохраняли резистентность на протяжении онтогенеза. Так, в частности, на стадии проростков проявляла устойчивость по типу реакции сверхчувствительности дополненная линия с парой хромосом от ржи *S. cereale* cv. Imperial 2R2R (43 + teloo). Однако при оценке развития болезни на третьем листе сверху в фазу цветения растений эта линия имела степень поражения до 10–15 %. Две линии с парами хромосом 2S^l2S^l и 4S^l4S^l от вида *Ae. longissima* (line #4) в полевых условиях не обеспечивали более высокого уровня полигенной устойчивости, как было отмечено на стадии проростков. Такие различия в резистентности могут быть связаны как с разной экспрессией полигенов устойчивости на определенной стадии развития растения-хозяина, так и неидентичной вирулентностью генотипов в популяциях патогена, к которым была проведена оценка. Однако вне зависимости от вирулентных особенностей популяций возбудителя мучнистой росы и стадии онтогенеза растений полную резистентность проявляли дисомно-дополненные линии с парой хромосом 2S^s2S^s от вида *Ae. searsii* и 6S^l6S^l от вида *Ae. longissima* (line #4). У дополненной линии с парой хромосом 3S^l3S^l вида *Ae. longissima* (line 7011) было отмечено аналогичное расщепление по устойчивости как при оценке проростков, так и взрослых растений.

Судя по литературным данным, вид *Ae. searsii* пока не применяли в качестве источника устойчивости для интрогрессии генов резистентности к мучнистой росе в геном *T. aestivum*. Это позволяет предположить наличие в хромосоме 2S^s вида *Ae. searsii* нового гена устойчивости к мучнистой росе.

По данным нашей оценки проростков дополненных линий сорта Chinese Spring, эффективный на ранних стадиях онтогенеза ген устойчивости к мучнистой росе локализован в хромосоме 2R сорта Imperial. Известно также, что хромосома 2R сорта Rosen являлась донором гена Pm7 [18], который не эффективен на ранних стадиях развития растений [2, 19, 20]. В этой связи можно предположить, что в хромосоме 2R сорта Imperial имеется иной, чем у сорта Rosen, ген (или гены) устойчивости пшеницы к мучнистой росе. Этот ген оказался высокоэффективным к белорусской популяции патогена на стадии проростков, но не защищал растения на поздних этапах онтогенеза. Однако по данным Dhaliwal et al. [15], дополненная линия сорта Chinese Spring с парой хромосом 2R2R от сорта ржи Imperial была сильно восприимчива на ранних этапах онтогенеза. Для инокуляции проростков авторы использовали изолят возбудителя мучнистой росы, превалирующий в популяции гриба в провинции Пенджаб в Индии. По данным Коебнер [21], хромосома 2R^m *Secale montanum* обуславливает проростковую устойчивость пшеницы к мучнистой росе. Однако к белорусской популяции гриба дополненная линия с этой парой хромосом была восприимчива.

Известно также, что рекомбинантные линии мягкой пшеницы по хромосомам 3BS и 3DS и короткому плечу 3S¹ вида *Ae. longissima* несут ген Pm13 [22]. Он обеспечивает хорошую защиту против широкого спектра биотипов возбудителя мучнистой росы, распространенных в Италии и других странах [22]. Не исключено, что устойчивость, которую проявляли к белорусской популяции гриба 44-хромосомные растения линии сорта Chinese Spring с дополненной парой хромосом 3S¹3S¹ от *Ae. longissima* (line 7011), обусловлена геном Pm13.

Следует также отметить, что по результатам наших исследований дополненная линия сорта Chinese Spring с парой хромосом 6V6V вида *H. villosa* была восприимчива к возбудителю мучнистой росы на обеих стадиях онтогенеза. По данным Li et al. [23], на коротком плече хромосомы 6V вида *H. villosa* локализован ген устойчивости к мучнистой росе. Таким образом, этот ген не эффективен к белорусской популяции гриба, если находится в целой хромо-

соме *H. villosa*, дополненной к геному Chinese Spring. Однако проведенная нами оценка линии *T. aestivum* × *H. villosa* 6AL/6VS с геном Pm21 от *H. villosa* показала высокую его эффективность в условиях Беларуси [2]. Так, при испытании в поле линия с транслокацией от *H. villosa*, имеющей ген Pm21, была абсолютно устойчивой как на третьем листе сверху (стадия колошения), так и на флаговом листе (период молочно-восковой спелости). Вероятно, ген Pm21 экспрессируется только в том случае, если включен в геном мягкой пшеницы в виде транслокации. Аналогичный факт был установлен при оценке устойчивости к бурой ржавчине амфиплоида и дисомно-дополненных линий сорта Inia 66 с хромосомами от *Thinopyrum distichum*. Все дополненные линии и амфиплоид были восприимчивы [8]. Однако, как известно, линия мягкой пшеницы Indis является устойчивой к бурой ржавчине благодаря транслокации на хромосоме 7D от *Th. distichum* [9].

Выводы. Таким образом, выявленные эффективные гены резистентности к биотрофным грибным патогенам в хромосомах 2S^s, 5S^s от вида *Ae. searsii* и 6R^m от *S. montanum* представляют наибольший интерес, так как указанные виды, судя по литературным данным, пока не использовали в качестве источников устойчивости в селекции. Не исключено, что новый ген резистентности к мучнистой росе несет хромосома 6S¹ от вида *Ae. longissima* (line #4), а к бурой ржавчине — хромосома 3E от вида *Elytrigia elongata*.

SUMMARY. Effective, perhaps new genes of resistance to brown rust and powdery mildew expressed in common wheat genome in plant ontogenesis were revealed on additive chromosomes of *Aegilops searsii*, *Aegilops longissima*, *Secale montanum* and *Elytrigia elongata*.

РЕЗЮМЕ. Виявлено гени стійкості до бурої іржі і борошнистої роси на доповнених хромосомах видів *Aegilops searsii*, *Aegilops longissima*, *Secale montanum* та *Elytrigia elongata*, які експресуються у геномі м'якої пшениці на протязі онтогенезу рослин.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Булойчик А.А., Волуевич Е.А. Изменение частоты встречаемости генов вирулентности в белорусской популяции *Puccinia triticina* Erikss. в 1980, 1984 и 1994 гг. // Микология и фитопатология. — 1997. — 31, вып. 5. — С. 55–59.

2. Волуевич Е.А., Булойчик А.А., Гриб С.И., Борзяк В.С., Кучинская Л.В. Эффективность генов устойчивости к мучнистой росе мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) в Беларуси // Весці НАН Беларусі. Сер. біял. навук. — 2006. — № 3. — С. 51–56.
3. Лесовой М.П. Явления потери устойчивости сортов пшеницы к бурой листовой ржавчине и факторы, их обуславливающие // VIII Международный конгресс по защите растений : Тез. докл. — М., 1975. — С. 232–233.
4. McIntosh R.A. et al. Catalogue of gene symbols for wheat. — 2005. — <http://www.grs.nig.ac.ip/wheat/komugi/genes>.
5. Hanusova R. Powdery mildew resistance of wheat cultivars with 1B/1R translocation/substitution // Vort. Pflanzenzucht. — 1992. — **24**. — P. 237–238.
6. Ren S.X., McIntosh R.A., Lu Z.J. Genetic suppression of the cereal rye — derived gene Pm8 in wheat // Euphytica. — 1997. — **93**. — P. 353–360.
7. Quinones M.A., Larter E.N., Samborski D.J. The inheritance of resistance to *Puccinia recondita* in hexaploid triticale // Can. J. Genet. Cytol. — 1972. — **14**. — P. 495–505.
8. Littlejohn G.M., Pienaar R. V. *Thinopyrum distichum* addition lines: production, morphological and cytological characterisation of 11 disomic addition lines and stable addition–substitution line // Theor. Appl. Genet. — 1995. — **90**. — P. 33–42.
9. Marais G.F., Marais A. The assignment of a *Thinopyrum distichum* (Thunb.) Love-derived translocation to the long arm of chromosome 7D using endopeptidase polymorphisms // Theor. Appl. Genet. — 1990. — **79**. — P. 182–186.
10. Mains E.B., Dietz S.M. Physiologic forms of barley mildew, *Erysiphe graminis hordei* Marchal // Phytopathology. — 1930. — **20**, № 3. — P. 229–239.
11. Гешеле Э.Э. Основы фитопатологической оценки в селекции растений. — М.: Колос, 1978. — 208 с.
12. Михайлова Л.А., Квитко К.В. Лабораторные методы культивирования возбудителя бурой ржавчины пшеницы *Puccinia recondita* Rob. ex. Desm. f.sp. *tritici* // Микология и фитопатология. — 1970. — **4**, вып. 3. — С. 269–273.
13. Волуевич Е.А., Булойчик А.А., Палилова А.Н. Эффекты чужеродных и внутривидовых цитоплазм на проявление главных ядерных генов устойчивости пшеницы к бурой ржавчине. Сообщ. 1. Анализ реципрочных гибридов в F₂ // Генетика. — 1995. — **31**, № 1. — С. 72–80.
14. Mains E.B., Jackson H.S. Physiological specialization in the leaf rust of wheat, *Puccinia triticina* Erikss. // Phytopathology. — 1926. — **16**, № 8. — P. 89–120.
15. Dhaliwal H.S., Bains S.S., Multani D.S. Resistance of wheat-rye and wheat-barley addition lines, and *Triticum*, *Aegilops* and allied species, to *Erysiphe graminis* f.sp. *tritici* // Ann. Appl. Biol. — 1987. — **110**, suppl. — P. 122–123.
16. Friebe B., Jiang J., Tuleen N., Gill B.S. Standard karyotype of *Triticum umbellulatum* and the characterization of derived chromosome addition and translocation lines in common wheat // Theor. Appl. Genet. — 1995. — **90**, № 1. — P.150–156.
17. Khush G.S. Cytogenetics of aneuploids. — London: Acad. press, 1973. — 301 p.
18. Friebe B., Jiang J., Raupp W.J., McIntosh R.A., Gill B.S. Characterization of wheat–alien translocations conferring resistance to diseases and pests: current status // Euphytica. — 1996. — **91**. — P. 59–87.
19. Bennett F.G.A. Resistance to powdery mildew in wheat : a review of its use in agriculture and breeding programmes // Plant Pathol. — 1984. — **33**, № 3. — P. 279–300.
20. Лебедева Т.В. Генетический анализ устойчивости к мучнистой росе образцов мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) // Генетика. — 1986. — **22**, № 9. — С. 2303–2309.
21. Koebner R.M.D. Introduction into wheat of disease resistance from related species // Annual report of the Plant Breeding Institute, 1986. — Cambridge, 1987. — P. 69–70.
22. Ceoloni C., Del Signore G., Ercoli L., Donini P. Locating the alien chromatin segment in common wheat — *Aegilops longissima* mildew resistant transfers // Hereditas. — 1992. — **116**, № 3. — P. 239–245.
23. Li W.L., Chen P.D., Qi L.L., Liu D.J. Isolation, characterization and application of a species–specific repeated sequence from *Haynaldia villosa* // Theor. Appl. Genet. — 1995. — **90**, № 3/4. — P. 526–533.

Поступила 17.11.06