

ГЕНЕТИЧНІ ОСНОВИ СТІЙКОСТІ ДО ЖОВТОЇ ІРЖІ ПШЕНИЦІ

Т.В. ЧУГУНКОВА, Н.Л. ПАСТУХОВА, Я.В. ПІРКО, Я.Б. БЛЮМ

Державна установа «Інститут харчової біотехнології та геноміки Національної академії наук України»,
вул. Байди-Вишневецького, 2а, 04123, Київ, Україна

E mail: t.chugunko@gmail.com; cellbio@cellbio.freenet.viaduk.net

Автор для кореспонденції – Я.Б. Блюм, e-mail: cellbio@cellbio.freenet.viaduk.net

Жовта (смугаста) іржа, збудником якої є біотрофний гриб *Puccinia striiformis* West. f. sp. *tritici* (*Pst*), – одна із найбільш шкідливих хвороб пшениці. Створення стійких генотипів вважається екологічно безпечним та економічно вигідним засобом захисту рослин. На теперішній час відомо більше 80 ідентифікованих офіційно визначених генів стійкості до смугастої іржі (*Yr*), десятки генів з тимчасовим позначенням. Окремі гени *Yr* охарактеризовані, до них підібрані відповідні молекулярні маркери. Актуальним напрямком досліджень залишається пошук ефективних локусів кількісних ознак (*QTL*) для використання у програмах селекції на стійкість до іржі. За сучасними уявленнями генетична стійкість пшениці до жовтої іржі поділяється на стійкість проростків *ASR* та стійкість дорослих рослин *APR*. Більшість ідентифікованих генів стійкості до жовтої іржі вважаються расоспецифічними *ASR*-генами. На теперішній час проведено уніфікацію та систематизацію усіх рас із світових колекцій патогену, що дозволило прийняти до практичного використання біля 20 ідентифікованих генетичних груп *Pst*. Джерелом більшості генів стійкості до жовтої іржі вважається *Triticum aestivum* L.: більше 50 генів *Yr* походять від хлібної пшениці. Важливими джерелами генів стійкості є також дикорослі і культивовані види *Triticum* та генетично споріднені рослини, зокрема різні види егілопсів. Локалізація генів *Yr* на хромосомах геномів *A*, *B* і *D* *T. aestivum* L. засвідчила їх найбільшу кількість у геномі *B*. Генотипи з комплексами генів, які контролюють резистентність до декількох хвороб, вважаються особливо цінними і широко використовуються в селекційних програмах усього світу.

Ключові слова: пшениця, жовта іржа, стійкість, хромосоми, молекулярні маркери, гени стійкості, джерела стійкості, донори стійкості.

Вступ

Жовта або смугаста іржа пшениці, збудником якої є біотрофний гриб *Puccinia striiformis* West. f. sp. *tritici* (*Pst*), розповсюджена у всьому світі, спричиняє погіршення якості зерна і значні втрати врожаю (Wellings, 2011; Khanfri et al, 2018; Abebe, 2020; Bicas et al, 2022; Zhou et al, 2022; Chugunkova et al, 2023). Незважаючи на значні успіхи у розумінні механізмів поширення хвороби, молекулярних основ патогенезу та відкриття нових генів стійкості, іржа пшениці становить суттєву загрозу продовольчій безпеці (Chugunkova et al, 2023; Rehman et al, 2024). Серед різноманітних методів боротьби з цією та іншими хворобами злакових культур, безсумнівно, найбільш економічно вигідним та таким, що може бути запорукою виконання екологічних вимог, є селекція та впровадження стійких сортів (Bouvet et al, 2022a).

Слід зазначити, що сучасні генетичні дослідження в галузі захисту рослин, як правило, спираються на геномні технології (Hussain et al, 2017; Abou-Zeid and Mourad, 2021; Athiyannan et al, 2022), а пов'язана з ними система ідентифікації та групування (пірамідування) генів спрямована на забезпечення їх комбінованого ефекту для підвищення стійкості злакових культур (Feng et al, 2015; Gessese et al, 2021; Bariana et al, 2022; Pirko et al, 2021). У випадку хлібної пшениці (*Triticum aestivum* L.), яка має алополіплоїдний геном ($2n = 42$, AABBDD), сформований за участі видів *T. urartu* Thum. (AA), *Aegilops speltoides* Tausch. (BB) та *Ae. tauschii* Coss. (DD) як результат генетичних перетворень в процесі еволюції групи пшениць (Feldman and Levy, 2005), складна організація

геному утруднює функціональну ідентифікацію генів навіть за умов повногеномного секвенування. Для такого аналізу генів пшениці серед інших використовують методи порівняльної геноміки, спираючись на дані про локалізацію та структурно-функціональну організацію геному *T. aestivum*, розміщених у таких біоінформаційних базах даних, як Phytozome (<https://phytozome-next.jgi.doe.gov/>), UniProt (<https://www.uniprot.org/>), NCBI (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/>), Ensemblplants (<https://plants.ensembl.org/>), URGI BLAST (<https://urgi.versailles.inra.fr/blast/>).

Відомо, що класичний фенотипічний відбір на стійкість до жовтої іржі пшениці потребує значних ресурсів, і його успіх у великій мірі залежить від факторів навколишнього середовища. Результати робіт останніх років засвідчують, що прогнозування цінності рослинного матеріалу можна проводити на основі картування геномів. Для цього використовують маркер-асоційовану селекцію (MAC), яка спирається на попередньо відібраний набір маркерів, пов'язаних із важливими генами резистентності, і геномну селекцію, яка базується на загальногеномній інформації про маркери. Показано достатньо високий потенціал як MAC, так і геномної селекції для прогнозування резистентності до *Pst*. Однак, порівняння прогностичних можливостей обох підходів поки що не дозволяє зробити однозначний висновок щодо оптимального методу прогнозування стійкості рослин (Juliana et al, 2017; Muleta et al, 2017; Beukert et al, 2020). Тому метою цієї роботи є огляд та аналіз накопичених на сьогоднішній день даних стосовно молекулярно-генетичних основ стійкості пшениці до жовтої іржі.

Гени та локуси кількісних ознак стійкості до жовтої іржі пшениці

Інтегрована база даних генетичних ресурсів пшениці KOMUGI у генному каталозі містить понад 80 ідентифікованих генів стійкості до жовтої іржі та більше сорока генів-кандидатів (<https://shigen.nig.ac.jp/wheat/komugi/>). Дотепер продовжується ідентифікація локусів кількісних ознак стійкості QTL та відповідних хромосомних регіонів (Rosewarne et al, 2013; Cheng

et al, 2019; Li et al, 2020; Li et al, 2022; Shahinnia et al, 2022; Feng et al, 2023; Zhu et al, 2023; Cao et al, 2024). Згідно Каталогу генів пшениці (Wheat Gene Catalogue) бази даних GrainGenes на сьогодні відомо 87 генів стійкості до жовтої іржі (*Yr1–Yr87*) (<https://wheat.pw.usda.gov/GG3/WGC>), з яких клоновано та охарактеризовано невелику кількість як офіційних, так і генів-кандидатів (табл. 1).

Наразі пошуки нових ефективних QTL, пов'язаних зі стійкістю до іржі, їх ідентифікація та валідація, залишаються важливим завданням у програмах селекції (Ma et al, 2019; Qureshi et al, 2023). Серед двох десятків QTL, досліджених у баварської MAGIC популяції пшениці, було виявлено нові локуси генів стійкості на хромосомах 3D та 7D (Rollar et al, 2021). Використання синтетичної популяції пшениці для аналізу стійкості до нових рас *Pst*, дозволило серед 14 визначених QTL ідентифікувати чотири значущих локуси, розташованих на хромосомах 1A (QYr.niab-1A.1), 2A (QYr.niab-2A.1), 2B (QYr.niab-2B.1) і 2 D (QYr.niab-2D.1). Три із них були рідкісними для європейської пшениці. Виявлено, що фізичний інтервал локусу QYr.niab-2B.1 містить п'ять генів-кандидатів, два із яких відповідають клонованим генам стійкості *Yr7* та *Yr5/YrSP* (Bouvet et al, 2022b). Маркерні локуси на хромосомах 2BS (RAC875-c1226-652) і 6AL (Tdurum_contig29607-413), які значною мірою пов'язують зі стійкістю до смугастої іржі, виявлено в сучасній зародковій плазмі та перевірено їх наявність у декількох незалежних популяціях європейської озимої пшениці (Shahinnia et al, 2022).

Шляхом повногеномного дослідження асоціацій (GWAS) проаналізовано китайські місцеві сорти на наявність нових стабільних QTL, асоційованих зі стійкістю до жовтої іржі (Yao et al, 2021). Було ідентифіковано 17 QTL на хромосомах 1A, 1B, 2A, 2D, 3A, 3B, 5A, 5B, 6D, 7A. З них 8 були пов'язані зі стійкістю проростків, 9 — зі стійкістю дорослих рослин, а п'ять з них були, ймовірно, новими.

Расоспецифічна ASR та полігенна APR стійкість пшениці

Іржа у пшениці фенотипічно починає проявлятися зі стадії проростків, найбільше — у

рослин в період активної вегетації. В цьому зв'язку генетична стійкість пшениці до жовтої іржі за сучасними уявленнями поділяється на два основних типи: стійкість проростків ASR (adult seedling resistance) та стійкість дорослих рослин APR (adult plant resistance). Стійкість ASR проявляється на всіх стадіях розвитку рослин, починаючи з проростків, є расоспецифічною і залежить від експресії окремих генів (олігогенів). Більшість каталогізованих генів стійкості до жовтої іржі *Yr* вважаються расоспецифічними ASR-генами, ефективність яких залежить від появи нових рас патогена (Wang et al, 2020). Серед клонованих генів *Yr5*, *Yr7*, *YrSP*, *Yr10*, *Yr15*, *Yr27*, *YrAS2388*, *YrU1*, *YrNAM* – це ASR-гени, а *Yr18 (Lr34)*, *Yr36*, *Yr46 (Lr67)* – APR-гени (Long et al, 2024).

Стійкість APR є неспецифічною, полігенною і забезпечує помірний довготривалий рівень захисту рослин. Генотипи з APR-стійкістю виявляються досить ефективними до біль-

шості рас збудника, можуть протистояти патогену за різноманітних умов, незважаючи на зміни його расового складу (Abou-Zeid and Mourad, 2021). Рівень стійкості рослин може у значній мірі залежати від температури. Окремі гени APR є генами стійкості до високих температур (HTAR) (Bux et al, 2012; Chen, 2013). Для досягнення високого комерційного рівня стійкості сортів рекомендується використовувати комбінації генів APR з ефективними генами ASR (Gessese et al, 2021).

Втім, зазначений поділ генів на дві системи є досить умовним, оскільки одні й ті ж можуть відповідати як за стійкість проростків, так і стійкість дорослих рослин. Зокрема, проведення досліджень з 6404 маркерами, які охоплювали весь геном, дозволило виявити ряд нових QTL на хромосомах пшениці м'якої китайської місцевої селекції. Чотири стабільних QTL, ідентифікованих на хромосомах 1B, 2B, 3B, 5B і зумовлювали приблизно 10–23 % фенотипіч-

Таблиця 1. Клоновані гени стійкості пшениці до жовтої іржі

Ген	Функціональна роль	Першоджерело
<i>Yr 5(Yr SP)</i>	кодує білок NLR з додатковим доменом BED	Marchal et al, 2018
<i>Yr 7</i>	кодує білок NLR з додатковим доменом BED	Marchal et al, 2018
<i>Yr 9</i>	кодує білок NLR з додатковим доменом BED	Yu et al, 2024
<i>Yr 10</i>	кодує унікальну послідовність CC-NBS-LRR, забезпечує стійкість проростків до іржі	Liu et al, 2020
<i>Yr 15</i>	кодує білок із кіназними та псевдокіназними доменами	Klymiuk et al, 2018
<i>Yr 18(Lr 34)</i>	кодує ABC-транспортёр (ATP-binding cassette) плейотропної стійкості	Krattinger et al, 2009
<i>Yr 27</i>	кодує внутрішньоклітинний імунний рецептор як основний фактор резистентності; має 97 % ідентичність до білку, що кодується геном <i>Lr13</i>	Athiyannan et al, 2022
<i>Yr 36</i>	кодує білок з кіназним доменом і ліпід-зв'язувальним доменом START, надає стійкість до широкого спектру рас іржі та температурного стресу	Fu et al, 2009
<i>Yr 46(Lr67)</i>	кодує гексозо-протонний симпортер (LR67res), забезпечує стійкість до більшості збудників іржі пшениці	Moore et al, 2015 Cao et al, 2024
<i>YrU1</i>	кодує лейцин-збагачений білок з N-кінцевим анкіриновим повтором і C-кінцевим доменом WRKY, унікальну структуру NLR у рослин; кодує білки з нуклеотид-зв'язуючим сайтом та лейцин-багатими повторами – NBS-LRR (nucleotide binding site – leucine-rich repeat), характерними для генів стійкості	Krattinger et al, 2009 Wang et al, 2020
<i>YrAS2388</i>	кодує рецептор олігомеризації нуклеотидів (NLR), має 3'-не-трансльовані ділянки та характеризується альтернативним сплайсингом продукту транскрипції у нуклеотид-зв'язувальному домені	Zhang et al, 2019
<i>YrNAM</i>	кодує білок стійкості з доменами NAM і ZnF-BED	Ni et al, 2023

ної варіації, були одночасно пов'язані зі стійкістю проростків і дорослих рослин (Wang et al, 2021). Три нових QTL (*QYr076.jaas-24*, *QYr076.jaas-4D.1*, *QYr076.jaas-4D.2*), виявлені шляхом молекулярного картування у популяціях рекомбінантних інбредних ліній ярої пшениці, пов'язані як зі стійкістю всіх стадій (ASR), так і з полігенною неспецифічною APR-стійкістю. Ідентифіковані QTL були ефективними проти значної кількості патогенів, а досліджувана лінія PI660076 рекомендована для майбутнього використання як джерело генів стійкості до смугастої іржі (Ren et al, 2024).

Не зважаючи на наявність у геномі рослин генів різних типів стійкості, нові вірулентні раси *Pst* часто знижують їх ефективність. За наявності лише одного гену ASR рейтинг сорту може змінитися від високостійкого до чутливого (Massaferri et al, 2015; Krattinger and Keller, 2016). Так, австралійський сорт пшениці 'Mace' з одним геном ASR *Yr17* до певного часу характеризувався високою стійкістю до жовтої іржі. З появою нових рас патогена сорт втратив стійкість і став чутливим до збудника на півдні Австралії, хоча зберіг стійкість у північних регіонах країни (Milus et al, 2015).

Генетичні групи *Pst*, їх поширення

Створення генотипів, стійких до грибних хвороб, неможливе без знання складу популяції патогена в тій чи іншій географічній зоні й систематичного контролю його змін. Адже у геномі збудника постійно виникають мутації, які призводять до появи нових агресивних рас з високою репродуктивною та міграційною здатністю. На теперішній час завдяки уніфікації відомостей щодо рас жовтої іржі та використанню набору диференціаторів і маркерів SSR, визначено до 20 генетичних груп *Pst*, що включають усі світові колекції ізолятів (Ali et al, 2014; Ali et al, 2017). За даними Global Rust Reference Centre (GRRC, www.wheatrust.org) найбільш поширеною генетичною групою жовтої іржі в Європі у 2023 р. була *PstS10* (у 833 зразках із 20 країн виявлено принаймні 4 раси, кожна з яких адаптована до місцевих сортів пшениці), в той час як у 2022 р. домінували *PstS10*, *PstS8*, *PstS7*.

У країнах Центральної та Північної Європи поширився вірулентний штам жовтої іржі War-

rior (*PstS7*) гімалайського походження (Chen et al, 2014; Howmøller et al, 2015). Його шкідливу дію зафіксовано в Німеччині, Австрії, Норвегії, Швеції, Данії, Польщі, Швейцарії (Flath et al, 2021). Слід зазначити, що в попередні роки смугаста іржа в Європі не була домінуючою хворобою. Цьому сприяла наявність у генотипах європейської пшениці генів *Yr1*, *Yr2*, *Yr3*, *Yr4*, *Yr6*, *Yr9*, *Yr15*, *Yr17*, *Yr25*, *Yr32* з довготривалою ефективністю (Howmøller, 2007). За відомостями Shahinnia et al (2023) найбільшу стійкість до раси Warrior мають сорти з генами, локалізовані на хромосомах 1B та 5B, а гени стійкості *Yr5*, *Yr10*, *Yr15*, *Yr27* досі ефективні проти рас Warrior у Європі.

Джерела генів стійкості до жовтої іржі

Природним джерелом більшості генів стійкості до жовтої іржі вважається пшениця *T. aestivum*. Це, зокрема, гени *Yr1*, *Yr2*, *Yr3a-c*, *Yr4a-b*, *Yr6*, *Yr11*, *Yr12*, *Yr13*, *Yr14*, *Yr16*, *Yr18*, *Yr20*, *Yr21*, *Yr22*, *Yr23*, *Yr25*, *Yr27*, *Yr29*, *Yr30*, *Yr31*, *Yr32*, *Yr33*, *Yr39*, *Yr41*, *Yr43*, *Yr44*, *Yr45*, *Yr46*, *Yr47*, *Yr49*, *Yr51*, *Yr52*, *Yr54*, *Yr55*, *Yr57*, *Yr58*, *Yr59*, *Yr60*, *Yr61*, *Yr62*, *Yr63*, *Yr66*, *Yr67*, *Yr68*, *Yr71*, *Yr75*, *Yr77*, *Yr78*, *Yr79*, *Yr80* (Wheat Gene Catalogue; Aktar-Uz-Zaman et al, 2017). Крім того, джерелами генів стійкості є дикорослі та культивовані види *Triticum*, пшенично-житні транслокації, генетично споріднені роди рослин (Bhardwaj et al, 2019; Kou et al, 2023). Так, показана можливість використання однорічного дикого родича пшениці *Dasyphyrum villosum* (L.) як джерела для поліпшення пшениці. Перенесення визначеного гена APR-стійкості *Yr7VS* до хлібної пшениці дозволило створити нову генплазму для селекції на стійкість (Hou et al, 2024).

Дослідження джерел генів стійкості до іржі є актуальними (Liu et al, 2020): тверда пшениця *T. durum* є джерелом генів *Yr7*, *Yr24*, *Yr53* (Macer, 1963; McIntosh and Lagudah, 2000; Xu et al, 2013); тетраплоїдна дикоросла полба *T. dicoccoides* – джерелом ефективного гена *Yr15* та генів *Yr35*, *Yr36* (McIntosh et al, 1996; Marais et al, 2005; Chicaiza et al, 2006). Джерелами генів стійкості є різні види егілопсів: *Ae. comosa* (*Yr8*) (Riley et al, 1968), *Ae. ventricosa* (*Yr17*) (Bariana and McIntosh, 1993), *Ae. speltoides* (*Yr19*) (Chen et al, 1995), *Ae. tauschii* (*Yr28*) (Singh et al, 2000),

Ae. kotschy (Yr37) (Marais et al, 2005), *Ae. sharonensis* (Yr38) (Marais et al, 2006), *Ae. geniculata* (Yr40) (Kuraparthi et al, 2007), *Ae. neglecta* (Yr42) (Marais et al, 2009), *Ae. umbellulata* (Yr70) (Bansal et al, 2016).

Слід зазначити, що при використанні інтрогресованих генів у комерційних сортах пшениці, перенесені ділянки хроматину можуть бути достатньо великими, і гени стійкості виявляються асоційованими з проявом ряду небажаних ознак. Однак показано, що генетичні маніпуляції дозволяють досягти позитивного ефекту при використанні генів з чужинних родів рослин як джерел стійкості. Зокрема, множинні заміщення хромосом та складні схрещування з житом (*Secale cereale*) дозволили індукувати гомеологічну рекомбінацію і отримати інтрогресію зі зменшеним сегментом хромосоми жита. Було ідентифіковано частину транслокації жита, яка містила новий ген стійкості до смугастої іржі, тимчасово позначений як *YrSLU*. Аналіз гібридних проростків підтвердив, що стійкість до смугастої іржі, одержана від лінії SLU126, зберігається впродовж кількох поколінь (Ashraf et al, 2023).

Природними джерелами генів стійкості до жовтої іржі є також пирій та тритикале. Пирії налічують близько 150 видів, які характеризуються комплексом корисних ознак і властивостей, зокрема, стійкістю до хвороб. Так, домінантний алель *YrL693*, що знаходиться на хромосомі 1B поряд з *Yr26*, інтрогресовано від *Thinopyrum* до пшениці. Крім того, ряд чужинних генів стійкості до різних форм іржі *Yr50*, *Lr38*, *Sr44* вже перенесені разом з іншими в різні хромосоми пшениці у вигляді невеликих інтрогресій (Liu et al, 2013; Huang et al, 2014). Ефективність гібридизації м'якої пшениці з тетраплоїдом *T. elongatum*, який є джерелом гену стійкості на всіх стадіях *Yr4EL*, була підтверджена створеними лініями із заміщенням 4E (4D) та з транслокаціями невеликих хромосомних фрагментів (T4DS-4DL-4EL і T5AS-5AL-4EL). Ген *Yr4EL* був картований і локалізований в області приблизно 35 Mb на кінці хромосоми 4EL *T. elongatum*. Схрещування ліній з сортами пшениці дозволило отримати нащадків з високою стійкістю до смугастої іржі та гарними агрономічними показниками, а та-

кож визнати їх перспективними для подальшої селекції (Gong et al, 2024).

Значущі гени стійкості до жовтої іржі пшениці

Ефективність сортів пшениці з інтрогресованими генами стійкості до жовтої іржі підтверджена у багатьох країнах світу. Так, ген *Yr5*, який походить від *T. spelta* var. *album* і знаходиться на хромосомі 2B, забезпечує стійкість пшениці до багатьох рас жовтої іржі. Для цього гена було визначено 16 порівняно близьких поліморфних RGAP-маркерів, з яких *Xwgp-17*, *Xwgp-18*, *Xwgp-19* та *Xwgp-20* є кодомінантними. Для точного визначення гена *Yr5* рекомендовано використовувати *Xwgp-17* та *Xwgp-18* (Yan et al, 2003).

Ген *Yr9*, який зумовлює стійкість до значної кількості рас *Pst* і входить до генотипу багатьох сортів пшениці міститься в хромосомному сегменті, транслокованому з жита (1B/1R). Цей ген часто комбінується з іншими генами стійкості (Feng et al, 2015). Нещодавні дослідження гена *Yr9* за допомогою чотирьох *Pst*-чутливих мутантів з сорту 'Lumai 15', який несе транслокацію 1BL.1RS та ген *Yr9*, дозволили розширити генетичні ресурси та доступність молекулярної селекції пшениці, спрямованої на довготривалу стійкість до хвороб широкого спектру. Було виявлено, що ген *Yr9* є частиною консервативного чотирнадцятичленного *NLR* генного кластеру, який зберігається серед видів Triticeae і є ортологом локусу Mla ячменю (Yu et al, 2024).

Ген *Yr15* було виявлено у 80-х роках минулого століття у зразку G25 від дикорослої полби *T. dicoccoides* (Gerechter-Amitai and Grama, 1974; Gerechter-Amitai et al, 1989). Згодом визначили його місцезнаходження на хромосомі 1BS. Ген *Yr15* і досі забезпечує надійну стійкість як проти традиційних широко розповсюджених, так і нових рас *Pst*. Було також визначено, що *Yr15* забезпечує стійкість проти 24 рас з 18 країн світу і 26 китайських рас *Pst*. Дослідження свідчать, що *Yr15* ефективний також проти рас, які виявлено в США, Австралії та Індії. Ці дані підтверджують цінність *Yr15* як гена стійкості до жовтої іржі (Yaniv et al, 2015). Вирощування зразків пшениці з генами *Yr15* і

Yr5, *Yr10*, які походять від гексаплоїдної спельти, дає позитивні результати, а комбінація генів стійкості *Yr15* та *Yr5* з генами *Yr18* та *Yr29* вважається найкращим варіантом для уникнення великомасштабних епіфітотій у Єгипті (Esmail et al, 2021).

Молекулярне тестування та порівняльний аналіз ярих та озимих сортів пшениці на стадії проростків у Китаї засвідчили наявність генів стійкості до смугастої іржі *Yr9*, *Yr10*, *Yr15*, *Yr17*, *Yr18*, *Yr26*, *Yr41*, *Yr80*, *Yr81* як у ярої, так і у озимій пшениці. Однак стійкість озимої пшениці суттєво перевищувала яру за рахунок генів *Yr9*, *Yr10*, *Yr17*, *Yr18* та наявності мультигенних комплексів (Lai et al, 2024).

Результати досліджень еволюції популяцій дикорослих видів пшениці дозволили проаналізувати генетичні перетворення, пов'язані з геном *Yr15* (Klymiuk et al, 2020). Визначено, що раніше охарактеризовані як неалельні гени стійкості до жовтої іржі *Yr15*, *YrG303*, *YrH52*, які локалізуються на хромосомі 1B, кодуються одним локусом *Wtk1*. Автори вважають, що спонтанна інтрогресія *Wtk1* у кілька генетичних фонів у свій час призвела до змінних фенотипічних відповідей. При проведенні тонкого картування було засвідчено, що ці три локуси резистентності ко-сегрегуються і мають ідентичну геномну послідовність функціонального *Wtk1*. Зроблено висновок, що *Wtk1*-опосередкована резистентність є частиною складної мережі імунної відповіді.

Перспективність використання зародкової плазми зразків з диких видів пшениці Туреччини, які виявились носіями гена *Yr15*, була підтверджена за допомогою праймерів Y15K1_F2/uhw30_1R. Інтрогресію гена широкого спектру *Yr15* із виявлених джерел у комерційні сорти автори вважають перспективною для боротьби з патогеном *Pst* (Baloch et al, 2023). Ген стійкості *Yr24* був перенесений у пшеницю від *Ae. tauschii* та локалізований на хромосомі 1B. Близьке розташування генів *Yr24* та *Yr15* на відстані 4cM може вказувати на їх локалізацію у короткому плечі хромосоми 1B (McIntosh and Lagudah, 2000).

Пошук ефективних генів стійкості дозволив виявити гени APR *Yr29* та *Yr78* (джерело — *Triticum aestivum*) у складі QTL у лінії пшениці Changwu 357-9 (Huang et al, 2022). Було іден-

тифіковано чотири стабільних QTL на плечах хромосом 1BL, 2AL, 3DS, 6BS. Найефективніший локус QYRCW357-1BL був визначений як ген *Yr29*, локус 6BSQTL був геном *Yr78*. Обидва гени були присутніми у багатьох сортах та лініях пшениці. QTL на хромосомі 2AL продемонстрував епістатичну взаємодію з *Yr29*. Результати роботи засвідчили ефективність використаних маркерів для ідентифікації QTL, а також їх можливості при створенні комерційних сортів пшениці (Huang et al, 2022).

Стійкість до широкого спектру рас *Pst* з Австралії, Азії, Америки, Африки та Європи забезпечує ген *YR63*. Він був охарактеризований з використанням інтегрованого підходу, який включав цільове генотипування шляхом секвенування (tGBS), секвенування РНК і порівняльний геномний аналіз з тетраплоїдною і гексаплоїдною пшеницею. Ген ідентифіковано на короткому плечі хромосоми 7B між двома одонуклеотидними поліморфними маркерами sunCS_YR63 та sunCS_67, які за допомогою MAC-селекції можуть сприяти появі гена *YR63* в елітних сортах багатьох країн (Mackenzie et al, 2023).

Крім пошуку у сортах вже відомих ефективних генів стійкості, на теперішній час йде активна робота по ідентифікації нових джерел у місцевому селекційному матеріалі. Так, на хромосомі 5BL китайського місцевого сорту пшениці 'Anyuehong' було картовано та схарактеризовано ген стійкості до смугастої іржі на всіх стадіях *YrAYH*, який продемонстрував високий ступінь стійкості у польових умовах (Long et al, 2021). Наступні дослідження виявленого QTL з використанням сегрегованої популяції рослин пшениці дозволили в аналізованому локусі виявити близько 60 анованих генів. Підтверджено, що *YrAYH* є расоспецифічним ASR геном стійкості до раси *Pst* CYR34 (Long et al, 2024).

Локалізація генів Yr. Плейотропні генні комплекси стійкості злаків

Ідентифікація генів стійкості до жовтої іржі на хромосомах геномів А, В і D (табл. 2) засвідчує, що найбільша кількість ефективних генів *Yr*, зокрема гени *Yr5*, *Yr10*, *Yr15*, розташована на хромосомах геному В (Bulli et al,

Таблиця 2. Локалізація генів *Yr* на хромосомах геномів А, В, D *T. aestivum* (<https://wheat.pw.usda.gov/GG3/WGC>)

Хромо- соми	Геноми		
	А	В	Д
1		<i>Yr3a, Yr3c, Yr9, Yr10, Yr15, Yr21, Yr24, Yr26, Yr29, Yr64, Yr65</i>	<i>Yr25</i>
2	<i>Yr1, Yr17, Yr32, Yr56, Yr69, Yr86</i>	<i>Yr3, Yr5, Yr7, Yr13, Yr27, Yr31, Yr41, Yr43, Yr44, Yr53</i>	<i>Yr8, Yr16, Yr37, Yr54, Yr55</i>
3	<i>Yr76</i>	<i>Yr4, Yr30, Yr57, Yr58, Yr80, Yr82</i>	<i>Yr45, Yr49, Yr66, Yr71, Yr73</i>
4	<i>Yr60</i>	<i>Yr50, Yr62, Yr68</i>	<i>Yr22, Yr28, Yr46,</i>
5	<i>Yr34/Yr48, Yr51</i>	<i>Yr19, Yr47, Yr74</i>	<i>Yr40, Yr70</i>
6	<i>Yr26, Yr38, Yr42, Yr81, Yr83</i>	<i>Yr4a, Yr4b, Yr35, Yr36, Yr78</i>	<i>Yr20, Yr23, Yr77</i>
7	<i>Yr61, Yr75</i>	<i>Yr2, Yr6, Yr39, Yr52, Yr59, Yr63, Yr67, Yr79</i>	<i>Yr18, Yr33</i>

2016; Liu Cheng et al, 2020; Variana et al, 2022). Не зважаючи на високий ступінь дослідженості багато відомих генів *Yr* ще не включені до сортів пшениці. Деякі виявляються недостатньо ефективними проти нових мутантних рас *Pst*. Це свідчить про необхідність подальших пошуків нових генів стійкості і використання усіх відомих джерел резистентності до високовірулентних рас іржі (McIntosh et al, 2018; Jia et al, 2020; Wu, 2022).

Генотипи з комплексом генів, які контролюють стійкість до декількох хвороб, вважаються особливо цінними, адже ефективна тривала стійкість до хвороб є важливою метою селекції пшениці. Розробка і використання молекулярних підходів для аналізу та ідентифікації генів значно прискорила визначення точного геномного і хромосомного розташування та зв'язки генів, що контролюють стійкість рослин до різних хвороб. Так, об'єднаний сегрегантний аналіз і картування зчеплення з використанням ампліфікованих поліморфних фрагментів засвідчили тісний зв'язок гена стійкості до листової іржі *Lr46*, який розташований на дистальному кінці довгого плеча хромосоми 1В, з геном стійкості дорослих рослин до смугастої іржі, ідентифікованим як *Yr29* (William et al, 2003). До одного генного локусу на хромосомі 7DS у комплексі з генами стійкості ще до кількох різних патогенів були віднесені ген *Lr34* та ген *Yr18*. Останній є ефективним

проти смугастої іржі на стадії дорослої рослини (Spielmeyer et al, 2005).

Результати ідентифікації інтрогресованих в хлібну пшеницю генів стійкості *Lr53* та *Yr35* із *Ae. longissima* або з *Ae. sharonensis*, або з інших споріднених видів, що містять S-геном, засвідчили, що зазначені гени стійкості розташовані в теломерній області плеча хромосоми 6BS. Спостереження ко-сегрегації між генами *Lr53* і *Yr35* в межах досліджуваного регіону дозволили визначити маркер, асоційований з обома генами, який уможливив передбачати у 87 протестованих тетраплоїдних і 149 гексаплоїдних генотипах пшениці присутність або відсутність чужорідного сегменту, що містить *Lr53* і *Yr35* (Xu et al, 2024).

Натепер добре вивчено плейотропні генні комплекси пшеничного походження, які формувалися в процесі природного та штучного добору, контролюють стійкість до ряду хвороб і успадковуються як один менделевський ген. Це, зокрема, гени *Lr34/Yr18/Sr57/Pm38/Ltn1*, *Lr46/Yr29/Sr58/Pm39/Ltn2*, *Lr67/Yr46/Sr55/Pm46/Ltn3* та *Sr2/Yr30/Lr27/Pbc1*, які обумовлюють довготривалу стійкість до різних хвороб: *Lr* (leaf rust) – до листової (булої) іржі, *Yr* (yellow rust) – жовтої (смугастої) іржі, *Sr* (stem rust) – стеблової (чорної) іржі, *Pm* (powdery mildew) – мучнистої роси, *Ltn* (leaf tip necrosis) – некрозу верхівки листя, *Pbc* (pseudo-black-chaff) – почорніння лусок колоса. Зазначені генні комп-

лекси забезпечують достатньо високий рівень польової стійкості до багатьох хвороб, що робить їх привабливими і корисними при створенні сортів в умовах сучасних кліматичних змін (Kolmer et al, 2008; Lillemo et al, 2008; Krattinger et al, 2009; Herrera-Foessel et al, 2014; Lan et al, 2015; Mahmood et al, 2022; Li et al, 2023). Крім того, існують свідчення про можливість отримання більш резистентних до хвороб сортів культурних злаків шляхом пірамідування генів *Lr34/Yr18/Sr57/Pm38/Bdv1/Ltn1 + Lr46/Yr29/Sr58/Pm39/Ltn2 + Sr2/Yr30/Lr27/Pbc1* (Hussain et al, 2015), *Lr34/Yr18/Sr57/Pm38/Bdv1/Ltn1 + Sr2/Yr30/Lr27/Pbc1 + Lr68* (Silva et al, 2015).

Таким чином, аналіз результатів проведених досліджень засвідчує важливість синергії традиційних класичних і сучасних молекулярних методів маркування генів для використання у програмах селекції на підвищення резистентності до іржі пшениці.

Конфлікт інтересів. Автори заявляють про відсутність конфлікту інтересів у будь-якій формі; стаття не була і не буде предметом комерційного інтересу чи винагороди.

Фінансування. Це дослідження не отримувало будь-якого конкретного гранту від фінансуючих установ у державному, комерційному або некомерційному секторах.

GENETIC FOUNDATIONS OF RESISTANCE TO WHEAT YELLOW RUST

T.V. Chuhunkova, N.L. Pastukhova,
Ya.V. Pirko, Ya.B. Blume

Institute of Food Biotechnology
and Genomics NAS of Ukraine,
Baidy-Vyshnevetskoho str., 2a, Kyiv, 04123, Ukraine
E mail: t.chugunko@gmail.com;
cellbio@cellbio.freenet.viaduk.net

Yellow (stripe) rust, the agent of which is a biotrophic fungus, *Puccinia striiformis* West. f. sp. *tritici* (*Pst*), is one of the most harmful diseases of wheat. Creating resistant genotypes is considered ecologically safe and economically profitable technology for plant protection. At present, there are over 80 known and officially recognized genes of resistance to stripe rust (*Yr*), as well as dozens of genes with temporary labeling. Some *Yr* genes were characterized, and the corresponding molecular markers to them were selected. An urgent direction of studies is the search for effective quantitative trait loci

(QTL) to be used in breeding programs for resistance to yellow rust. In current views, the genetic resistance of wheat to yellow rust is divided into the adult seedling resistance (ASR) and the adult plant resistance (APR). Most identified genes of resistance to yellow rust are considered race-specific *ASR*-genes. At present, the unification and systematization of all races were performed using the global pathogen collections, which allowed for the practical application of about 20 identified genetic groups of *Pst. Triticum aestivum* L. is believed to be the source of most genes of resistance to yellow rust – more than 50 *Yr* genes originate from bread wheat. Relevant sources of resistance genes can also be found in wild and cultivated *Triticum* species and genetically related plants, including different species of goat grass. The localization of *Yr* genes of the chromosomes of genomes A, B, and D of *T. aestivum* L. demonstrated their highest number in genome B. The genotypes with a complex of genes, controlling resistance to several diseases, are considered especially valuable and widely used in breeding programs worldwide.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

- Abebe W (2020) Wheat yellow rust disease management: a review. *Int J Novel Res Life Sci* 7(2):35–69. <https://www.noveltyjournals.com/upload/paper/Wheat%20Yellow%20Rust%20Disease-2305.pdf>
- Abou-Zeid MA, Mourad AMI (2021) Genomic regions associated with stripe rust resistance against the Egyptain race revealed by genome-wide association study. *BMC Plant Biol* 21:42. <https://doi.org/10.1186/s12870-020-02813-6>
- Aktar-Uz-Zaman M, Tuhina-Khatun M, Hanafi MM, Sahebi M (2017) Genetic analysis of rust resistance genes in global wheat cultivars: an overview. *Biotechnol Biotechnol Equip* 31(3):431–445. <https://doi.org/10.1080/13102818.2017.1304180>
- Ali S, Gladioux P, Leconte M et al (2014) Origin, migration routes and worldwide population genetic structure of the wheat yellow rust pathogen *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici*. *PLOS Pathogens* 10:e1003903. <https://doi.org/10.1371/journal.ppat.1003903>
- Ali S, Rodriguez-Algaba J, Thach T et al (2017) Yellow rust epidemics worldwide were caused by pathogen races from divergent genetic lineages. *Front Plant Sci* 8:1057. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01057>
- Athiyannan N, Abrouk M, Boshoff WHP et al (2022) Long read genome sequencing of bread wheat facilitates disease resistance gene cloning. *Nat Genet* 54(3):227–231. <https://doi.org/10.1038/s41588-022-01022-1>
- Baloch FS, Ali A, Tajibayev D et al (2023) Sprite rust resistance gene *Yr15* in Turkish and Kazakhstan wheat germplasms and the potential of Turkish wild

- em-mer for stripe rust breeding. Genet Resour Crop Evol 71(6):1–21. <https://doi.org/10.1007/s10722-023-01804-4>
- Bansal M, Kaur S, Dhaliwal HS et al (2017) Mapping of *Aegilops umbellulata*-derived leaf rust and stripe rust resistance loci in wheat. Plant Pathol 66(1):38–44. <https://doi.org/10.1111/ppa.12549>
- Bariana H, Kanti I, Qureshi N et al (2022) Identification and characterization of stripe rust resistance genes *Yr66* and *Yr67* in wheat cultivar VL Gehun 892. Agronomy 12(2):318. <http://doi.org/10.3390/agronomy12020318>
- Bariana HS, McIntosh RA (1993) Cytogenetic studies in wheat. XV. Location of rust resistance genes in VPMI and their genetic linkage with other disease resistance genes in chromosome 2A. Genome 36(3):476–482. <https://doi.org/10.1139/g93-065>
- Beukert U, Thorwarth P, Zhao Y et al (2020) Comparing the potential of marker-assisted selection and genomic prediction for improving rust resistance in hybrid wheat. Front Plant Sci 11:594113. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.594113>
- Bhardwaj SC, Singh GP, Gangwar OP et al (2019) Status of wheat rust research and progress in rust management-indian context. Agronomy 9(12):892–894. <http://doi.org/10.3390/agronomy9120892>
- Bicas B, Pholomin J, Keshav R, Umisha U (2022) A Review on major rust resistance gene and amino acid changes on wheat (*Triticum aestivum* L). Adv Agricult 2022(Article ID 7419326). <https://doi.org/10.1155/2022/7419326>
- Bouvet L, Holdgate S, James L et al (2022a) The evolving battle between yellow rust and wheat : implications for global food security. Theor Appl Genet 135:741–753. <https://doi.org/10.1007/s00122-021-03983-z>
- Bouvet L, Percival-Alwyn L, Berry S et al (2022b) Wheat genetic loci conferring resistance to stripe rust in the face of genetically diverse races of the fungus *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici*. Theor Appl Genet 135(1):301–319. <https://doi.org/10.1007/s00122-021-03967-z>
- Bulli P, Zhang J, Chao S et al (2016) Genetic architecture of resistance to stripe rust in a global winter wheat germplasm collection. G3 Genes|Genomes|Genet ics6(8):2237–2253. <https://doi.org/10.1534/g3.116.028407>
- Bux H, Ashraf V, Chen X (2012) Expression of high-temperature adult-plant (HTAP) resistance against stripe rust (*Puccinia striiformis* f. sp. *tritici*) in Pakistan. Can J Plant Pathol 34(1):68–74. <https://doi.org/10.1080/07060661.2012.662998>
- Cao J, Zhu Z, Xu D et al (2024) Characterization of a 4.1 Mb inversion harboring the stripe rust resistance gene *YR86* on wheat chromosome 2AL. Crop J 12(4):1168–1175. <https://doi.org/10.1016/j.cj.2024.05.011>
- Chen W, Wellings C, Chen X et al (2014) Wheat stripe (yellow) rust caused by *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici*. Mol Plant Pathol 15(5):433–446. <https://doi.org/10.1111/mpp.12116>
- Chen XM (2013) High-temperature adult-plant resistance key for sustainable control of stripe rust. Am J Plant Sci 4:608–627. <https://doi.org/10.4236/ajps.2014.43080>
- Chen XM, Jones SS, Line RF (1995) Chromosomal location of gene for stripe rust resistance in spring of wheat cultivars Compare, Fielder, Lee and Lemhi and interactions of aneuploid wheats with races of *Puccinia striiformis*. Phytopathology 85(3):375–381. <https://doi.org/10.1094/Phyto-85-375>
- Cheng YK, Li J, Yao FJ et al (2019) Dissection of loci conferring resistance to stripe rust in Chinese wheat landraces from the middle and lower reaches of the Yangtze River via genome-wide association study. Plant Sci 287:110204. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2019.110204>
- Chicaiza O, Khan IA, Zhang X et al (2006) Registration of five wheat isogenic line for leaf rust and stripe rust resistance genes. Crop Sci 46:485–487. <https://escholarship.org/uc/item/6tn2f0dg>
- Chugunkova TV, Pastukhova NL, Topchii TV et al (2023) Harmfulness of wheat yellow rust and identification of resistance genes to its highly virulent races. Sci Innov 19(4):66–78. <https://doi.org/10.15407/sci.19.04.066>
- Esmail SM, Draz IS, Ashmawy MA, El-Orabey WM (2021) Emergence of new aggressive races of *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* causing yellow rust epiphytotic in Egypt. Physiol Mol Plant Pathol 114:101612. <https://doi.org/10.1016/j.pmpp.2021.101612>
- Feldman M, Levy AA (2005) Allopolyploidy – a shaping force in the evolution of wheat genomes. Cytogenet Genome Res 109(1–3):250–258. <https://doi.org/10.1159/000082407>
- Feng JY, Wang MN, Chen XM et al (2015) Molecular mapping of *YrSP* and its relationship with other genes for stripe rust resistance in wheat chromosome 2BL. Phytopathol 105(9):1206–1213. <https://doi.org/10.1094/PHYTO-03-15-0060-R>
- Feng JY, Yao FJ, Wang MN et al (2023) Molecular mapping of *YR85* and comparison with other genes for resistance to stripe rust on wheat chromosome 1B. Plant Dis 107:3585–3591. <https://doi.org/10.1094/PDIS-11-22-2600-RF>
- Flath K, Schulz P, Klocke B (2021) RustWatch-Das erste Frühwarn system für Getreideroste in Europa In Julius Kühn-Institut (Hrsg) Deutsche Pflanzenkrankheiten

- zenschutztagung, Gesunde Pflanzen in Verantwortung für unsere Welt. (21–23 Sept. 2021) Julius–Kühn–Archiv 467: Quedlinburg, Germany 211–212. https://www.openagrar.de/servlets/MCRFileNodeServlet/openagrar_derivate_00041416/467_Pflanzenschutztagung_2021.pdf
- Fu D, Uauy C, Distelfeld A et al (2009) A kinase-START gene confers temperature-dependent resistance to wheat stripe rust. *Science* 323:1357–1360. <https://doi.org/10.1126/science.1166289>
- Gessese M, Miah H, Bansal U, Bariana H (2021) Genetics of stripe rust resistance in a common wheat landrace Aus27492 and its transfer to modern wheat cultivars. *Can J Plant Pathol* 43:256–262. <https://doi.org/10.1080/07060661.2021.1979657>
- Gong B, Gao J, Xie Y et al (2024) Development of wheat-tetraploid *Thinopyrum elongatum* 4EL small fragment translocation lines with stripe rust resistance gene *Yr4EL*. *Theor Appl Genet* 137:246. <https://doi.org/10.1007/s00122-024-04756-0>
- Herrera-Foessel SA, Singh RP, Lillemo M et al (2014) *Lr67/Yr46* confers adult plant resistance to stem rust and powdery mildew in wheat. *Theor Appl Genet* 127(4):781–789. <https://doi.org/10.1007/s00122-013-2256-9>
- Hou F, Jin Y, Hu J et al (2024) Transferring an adult-plant stripe-rust gene *Yr7VS* from chromosome 7V of *Dasypyrum villosum* (L.) to Bread Wheat. *Plants* 13:1875. <https://doi.org/10.3390/plants13131875>
- Howmøller MS (2007) Sources of seeding and adult plant to *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* in European wheat. *Plant Breed* 126(3):225–233. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0523.2007.01369.x>
- Howmøller MS, Walter S, Bayles RA et al (2015) Replacement of the European wheat yellow rust population by new races from the centre of diversity in the near-Himalayan region. *Plant Pathol* 65:402–411. <https://doi.org/10.1111/ppa.12433>
- Huang Q, Li X, Chen WQ et al (2014) Genetic mapping of a putative *Thinopyrum intermedium*-derived stripe rust resistance gene on wheat chromosome 1B. *Theor Appl Genet* 127(4):843–853. <https://doi.org/10.1007/s00122-014-2261-7>
- Huang L, Raats D, Sela H et al (2016) Evolution and adaptation of wilde emmer wheat populations to biotic and abiotic stresses. *Ann Rev Phytopathol* 54 (1):276–301. <https://doi.org/10.1146/annurev-phyto-080614-120254>
- Huang S, Zhang Y, Ren H, Li X (2022) Epistatic interaction effect between chromosome 1BL (*Yr29*) and novel locus on 2AL facilitating resistance to stripe rust in Chinese wheat Changwu 357-9. *Theor Appl Genet* 135:2501–2513. <https://doi.org/10.1007/s00122-022-04133-9>
- Hussain M, Khan MA, Hussain M et al (2015) Application of phenotypic and molecular markers to combine genes for durable resistance against rust virulences and high yield potential in wheat. *Int J Agric Biol* 17(3):421–430. <https://doi.org/10.1007/s10681-024-03362-x>
- Hussain W, Baenziger PS, Belamkar V et al (2017) Genotyping-by-sequencing derived high-density linkage map and its application to QTL mapping of flag leaf trait in bread wheat. *Sci Rep* 7:16394. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-16006-z>
- Jia M, Yang L, Zhang W et al (2020) Genome-wide association analysis of stripe rust resistance in modern Chinese wheat. *BMC Plant Biol* 20(1):491–513. <https://doi.org/10.1186/s12870-020-02693-w>
- Juliana P, Singh RP, Singh PK et al (2017) Genomic and pedigree-based prediction for leaf, stem, and stripe rust resistance in wheat. *Theor Appl Genet* 130:1415–1430. <https://doi.org/10.1007/s00122-017-2897-1>
- Khanfri S, Boulif M, Lahlali R (2018) Yellow rust (*Puccinia striiformis*): a serious threat to wheat production worldwide. *Notulae Sci Biol* 10(3):410–423. <https://doi.org/10.15835/nsb10310287>
- Klymiuk V, Yaniv E, Huang L et al (2018) Cloning of the wheat *Yr15* resistance gene sheds light on the plant tandem kinase-pseudokinase family. *Nature Commun* 9:3735. <https://doi.org/10.1038/s41467-018-06138-9>
- Klymiuk V, Fatiukha A, Raats D et al (2020) Three previously characterized resistances to yellow rust are encoded by a single locus *Wtk1*. *J Exp Bot* 71(9):2561–2572. <https://doi.org/10.1093/jxb/eraa020>
- Kou H, Zhang Z, Yuang Y et al (2023) Advances in the mining of disease resistance genes from *Aegilops tauschii* and the utilization in wheat. *Plants* 12:880. <https://doi.org/10.3390/plants12040880>
- Krattinger SG, Keller B (2016) Molecular genetics and evolution of disease resistance in cereal. *New Phytol* 212(2):320–332. <https://doi.org/10.1111/nph.14097>
- Krattinger SG, Lagudah ES, Spielmeier W et al (2009) A putative ABC transporter confers durable resistance to multiple fungal pathogens in wheat. *Science* 323(5919):1360–1363. <https://doi.org/10.1126/science.116645>
- Kuraparthi V, Chhuneja P, Dhaliwal HS et al (2007) Characterization and mapping of cryptic alien introgression from *Aegilops geniculata* with new leaf rust and stripe rust resistance genes *Lr57* and *Yr40* in wheat. *Theor Appl Genet* 114(8):1379–1389. <https://doi.org/10.1007/s00122-007-0524-2>
- Lai H, Shen Y, Yang H et al (2024) Comparative analysis of stripe rust resistance in seedling stage and *Yr* gene incidence in spring and winter wheat

- from Xinjiang, China. *Front Plant Sci* 15:1394213. <https://doi.org/10.3389/fpls.2024.1394213>
- Lan C, Zhang Y, Herrera-Foessel SA et al (2015) Identification and characterization of pleiotropic and co-located resistance loci to leaf rust and stripe rust in bread wheat cultivar Sujata. *Theor Appl Genet* 128(3):549–561. <https://doi.org/10.1007/s00122-015-2454-8>
- Li JB, Dundas I, Dong CM et al (2020) Identification and characterization of a new stripe rust resistance gene *Yr83* on rye chromosome 6R in wheat. *Theor Appl Genet* 133(4):1095–1107. <https://doi.org/10.1007/s00122-020-03534-y>
- Li G, Li G, Zhang Y et al (2022) Molecular and cytogenetic dissection of stripe rust resistance gene *Yr83* from rye 6R and generation of resistant germplasm in wheat breeding. *Front Plant Sci* 13:10357854. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.1035784>
- Li H, Zhang P, Luo M et al (2023) Introgression of the bread wheat D genome encoded *Lr34/Yr18/Sr57/Pm38/Ltn1* adult plant resistance gene into *Triticum turgidum* (durum wheat). *Theor Appl Genet* 136:226. <https://doi.org/10.1007/s00122-023-04466-z>
- Lillemo M, Asalf B, Singh RP et al (2008) The adult plant rust resistance loci *Lr34/Yr18* and *Lr46/Yr29* are important determinants of partial resistance to powdery mildew in bread wheat line Saar. *Theor Appl Genet* 116(8):1155–1166. <https://doi.org/10.1007/s00122-008-0743-1>
- Liu C, Han R, Wang X et al (2020) Research progress of wheat wild hybridization, disease resistance genes transfer and utilization. *Sci Agricult Sinica* 53(7):1287–1308. <https://doi.org/10.3864/j.issn.0578-1752.2020.07.001>
- Liu J, Chang Z, Zhang X et al (2013) Putative *Thinopyrum intermedium*-derived stripe rust resistance gene *Yr50* maps on wheat chromosome arm 4BL. *Theor Appl Genet* 126(1):265–274. <https://doi.org/10.1007/s00122-012-1979-3>
- Liu W, Frick M, Huel R et al (2020) The stripe rust resistance gene *Yr10* encoded an evolutionary-conserved and unique CC-NBS-LRR sequence in wheat. *Mol Plant* 7:1740–1755. <https://doi.org/10.1093/mp/ssu112>
- Long L, Li J, Huang L et al (2024) Fine mapping and characterization of stripe rust resistance gene *YrAYH* in near-isogenic lines derived from a cross involving wheat landrace Anyuehong. *Crop J* 12(3):826–835. <https://doi.org/10.1016/j.cj.2024.03.009>
- Long L, Yao FJ, Guan FN et al (2021) A stable quantitative trait locus on chromosome 5BL combined with *Yr18* conferring high-level adult plant resistance to stripe rust in Chinese wheat landrace Anyuehong. *Phytopathol* 111(9):1594–1601. <https://doi.org/10.1094/PHYTO-10-20-0465-R>
- Ma J, Qin N, Cai B et al (2019) Identification and validation of a novel major QTL for all-stage stripe rust resistance on 1BL in the wheat line 20828. *Theor Appl Genet* 132(5):1363–1373. <https://doi.org/10.1007/s00122-019-03283-7>
- Maccaferri M, Zhang J, Bulli P et al (2015) Genome-wide association study of resistance to stripe rust (*Puccinia striiformis* f. sp. *tritici*) in a worldwide collection of hexaploid spring wheat (*Triticum aestivum* L.). *G3 Genes|Genomes|Genetics* 5:449–465. <https://doi.org/10.1534/g3.114.014563>
- Macer RCF (1966) The formal and monosomic genetic analysis of stripe rust (*Puccinia striiformis*) resistance in wheat, In: J. MacKey, Ed., *Proceedings of the Second International Wheat Genetics Symposium*, Lund, Hereditas, Suppl 2:127–142
- Mackenzie A, Norman M, Gessese M et al (2023) Wheat stripe rust resistance locus *YR63* is a hot spot for evolution of defence genes a pangenome discovery. *BMC Plant Biol* 23:590. <https://doi.org/10.1186/s12870-023-04576-2>
- Mahmood Z, Ali M, Mirza JI et al (2022) Genomic prediction for stripe rust resistance in synthetic-derived wheats. *Front Plant Sci* 13:788593. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.788593>
- Marais F, Marais A, McCallum B, Pretorius Z (2009) Transfer of leaf rust and stripe rust resistance genes *Lr62* and *Yr42* from *Aegilops neglecta* Rec. ex Bertol. to common wheat. *Crop Sci* 49(3):871–879. <https://doi.org/10.2135/cropsci2008.06.0317>
- Marais G, McCallum B, Snyman J et al (2005) Leaf rust and stripe rust resistance genes *Lr54* and *Yr37* transferred to wheat from *Aegilops kotschyi*. *Plant Breeding* 124(6):538–541. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0523.2005.01116.x>
- Marais GF, Pretorius ZA, Wellings CR et al (2005) Leaf rust and stripe rust resistance genes transferred to common wheat from *Triticum dicoccoides*. *Euphytica* 143(1/2):115–123. <https://doi.org/10.1007/s10681-005-2911-6>
- Marais G, McCallum B, Marais AS (2006) Leaf rust and stripe rust resistance genes derived from *Aegilops sharonensis*. *Euphytica* 149(3):373–380. <https://doi.org/10.1007/s10681-006-9092-9>
- Marchal C, Zhang J, Zhang P et al (2018) Bed-domain containing immune receptors confer diverse spectra to yellow rust. *Nature Plants* 4:662–668. <https://doi.org/10.1038/s41477-018-0236-4>
- McIntosh RA, Silk J, The TT (1996) Cytogenetic studies in wheat XVII. Monosomic analysis and linkage relationships of gene *Yr15*, for resistance of stripe rust. *Euphytica* 89(3):395–399. <https://doi.org/10.1007/BF00022298>
- McIntosh RA, Lagudah ES (2000) Cytogenetical studies in wheat. XVIII. Gene *Yr24* for resistance

- to stripe rust. *Plant Breed* 119(1):81–93. <https://doi.org/10.1046/j.1439-0523.2000.00449.x>
- McIntosh R, Mu J, Han D, Kang Z (2018) Wheat stripe rust resistance gene *Yr24/Yr26*: a retrospective review. *Crop J* 6(4):321–329. <https://doi.org/10.1016/j.cj.2018.02.001>
- Milus EA, Moon DE, Lee KD, Mason RE (2015) Race-specific adult-plant resistance in winter wheat to stripe rust and characterization of pathogen virulence patterns. *Phytopathology* 105(8):1114–1122. <https://doi.org/10.1094/PHYTO-11-14-0305-R>
- Moore JW, Herrera-Foessel S, Lan C (2015) A recently evolved hexose-transporter variant confers resistance to multiple pathogens in wheat. *Nat Genet* 47:1494–1498. <https://doi.org/10.1038/ng.3439>
- Muleta KT, Bulli P, Zhang Z et al (2017) Unlocking diversity in germplasm collections via genomic selection: a case study based on quantitative adult plant resistance to stripe rust in spring wheat. *Plant Genome* 10(3)PMID:29293811. <https://doi.org/10.3835/plantgenome2016.12.0124>
- Ni F, Zheng YY, Liu XK et al (2023) Sequencing trait-associated mutations to clone wheat rust-resistance gene *YrNAM*. *Nat Commun* 14:4353. <https://doi.org/10.1038/s41467-023-39993-2>
- Qureshi N, Singh RP, Gonzales BM et al (2023) Genomic regions associated with resistance to three rusts in CIMMYT wheat line “Mokue#1”. *Int J Mol Sci* 24(15):12160. <https://doi.org/10.3390/ijms241512160>
- Pirko YaV, Karelov AV, Kozub NO et al (2021) Identification of genes for resistance to yellow rust of Asian origin in winter wheat cultivars and lines. *Cyt Genet* 55(3):227–235. <https://doi.org/10.3103/S0095452721030075>
- Rehman S, Qiao L, Shen T et al (2024) Exploring the frontier of wheat rust resistance: latest approaches, mechanisms, and novel insights. *Plants* 13:2502. <https://doi.org/10.3390/plants13172502>
- Ren R, Zhou J, Wang Y et al (2024) Identification and molecular mapping of resistance genes for adult-plant resistance to stripe rust in spring wheat germplasm line PI660076. *Food Product Process Nutr* 6:6. <https://doi.org/10.1186/s43014-023-00180-x>
- Riley R, Chapman V, Johnson B (1968) Introduction of yellow rust resistance of *Aegilops comosa* into wheat by genetically induced homoeologous recombination. *Nature* 217(5126):383–384. <https://doi.org/10.1038/217383a0>
- Rollar S, Geyer M, Hartl L et al (2021) Quantitative trait loci mapping of adult plant and seedling resistance to stripe rust (*Puccinia striiformis* Westend.) in a multiparent advanced generation intercross wheat population. *Front Plant Sci* 12:684671. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.684671>
- Rosewarne GM, Herrera-Foessel SA, Singh RP et al (2013) Quantitative trait loci of stripe rust resistance in wheat. *Theor Appl Genet* 126:2427–2449. <https://doi.org/10.1007/s00122-013-2159-9>
- Shahinnia F, Geyer M, Schürmann F et al (2022) Genome-wide association study and genomic prediction of resistance to stripe rust in current Central and Northern European winter wheat germplasm. *Theor Appl Genet* 135(4):3583–3595. <https://doi.org/10.1007/s00122-022-04202-z>
- Shahinnia F, Mohler V, Yartl L (2023) Genetic basis of resistance to *Warrior* (-) yellow rust race at the seedling stage in current Central and Northern European winter wheat germplasm. *Plants* 12(3):420. <https://doi.org/10.3390/plants12030420>
- Silva P, Calvo-Salazar V, Condon F et al (2015) Effect and interactions of genes *Lr34*, *Lr68* and *Sr2* on wheat leaf rust adult plant resistance in Uruguay. *Euphytica* 204(3):599–608. <https://doi.org/10.1007/s10681-014-1343-6>
- Singh RP, Nelson JC, Sorrells ME (2000) Mapping *Yr28* and other genes for resistance to stripe rust in wheat. *Crop Sci* 40(4):1148–1155. <https://doi.org/10.2135/cropsci2000.4041148x>
- Spielmeyer W, McIntosh RA, Kolmer J, Lagudag ES (2005) Powdery mildew resistance and *Lr34/Yr18* genes for durable resistance to leaf and stripe rust cosegregate at a locus on the short arm of chromosome 7D of wheat. *Theor Appl Genet* 111(4):731–735. <https://doi.org/10.1007/s00122-005-2058-9>
- Wang Y, Yu C, Cheng Y et al (2021) Genome-wide association mapping reveals potential novel loci controlling stripe rust resistance in a Chinese wheat landrace diversity panel from the Southern autumn-sown spring wheat zone. *BMC Genomics* 22(1):34. <https://doi.org/10.1186/s12864-020-07331-1>
- Wang H, Zou S, Li Y et al (2020) An ankyrin-repeat and WRKY-domain-containing immune receptor confers stripe rust resistance in wheat. *Nat Commun* 11(1):1353. <https://doi.org/10.1038/s41467-020-15139-6>
- Wellings CR (2011) Global status of stripe rust: a review of historical and current threats. *Euphytica* 179(1):129–141. <https://doi.org/10.1007/s10681-011-0360-y>
- William M, Singh RP, Huerta-Espino J et al (2003) Molecular marker mapping of leaf rust resistance gene *Lr46* and its association with stripe rust resistance gene *Yr29* in wheat. *Phytopathol* 93(2):153–159. <https://doi.org/10.1094/PHYTO.2003.93.2.153>
- Wu J (2022) Fine mapping of a stripe rust resistance gene *YrZW175* in bread wheat. *Theor Appl Genet* 135(10):3485–3496. <https://doi.org/10.21203/rs.3.rs-1537017/v1>

- Xu LS, Wang MN, Cheng P et al (2013) Molecular mapping of *Yr53*, a new gene for stripe rust resistance in durum wheat accession PI 480148 and its transfer to common wheat. *Theor Appl Genet* 126(2):523–533. <https://doi.org/10.1007/s00122-012-1998-0>
- Xu B, Shen T, Chen H et al (2024) Mapping and characterization of rust resistance genes *Lr53* and *Yr35* introgressed from *Aegilops* species. *Theor Appl Genet* 137(5):113. <https://doi.org/10.1007/s00122-024-04616-x>
- Yan GP, Chen XM, Line RF, Wellings CR (2003) Resistance gene-analog polymorphism markers cosegregating with the *Yr5* gene for resistance to wheat stripe rust. *Theor Appl Genet* 106(4):636–643. <https://doi.org/10.1007/s00122-002-1109-8>
- Yaniv E, Raats D, Ronin Y et al (2015) Evaluation of marker-assisted selection for the stripe rust resistance gene *Yr15*, introgressed from wild emmer wheat. *Mol Breed* 35:43. <https://doi.org/10.1007/s11032-015-0238-0>
- Yao F, Guan F, Duan L et al (2021) Genome-wide association analysis of stable stripe rust resistance loci in a chinese wheat landrace panel using the 660K SNP array. *Front Plant Sci* 12:783830. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.783830>
- Yu Y, Liu J, Lan S et al (2024) Wheat stripe rust resistance gene *Yr9*, derived rye, is a *CC-NBS-LRR* gene in a highly conserved *NLR* cluster. *BioRxiv* <https://doi.org/10.1101/2024.10.04.616745>
- Zhang C, Huang L, Zhang H et al (2019) An ancestral NB-LRR with duplicated 3'UTRs confers stripe rust resistance in wheat and barley. *Nat Commun* 10(1):4023. <https://doi.org/10.1038/s41467-019-11872-9>
- Zhou X, Fang T, Li K et al (2022) Yield losses associated with different levels of stripe rust resistance of commercial wheat cultivars in China. *Phytopathol* 112(6):1244–1254. <https://doi.org/10.1094/PHYTO-07-21-0286-R>
- Zhu ZW, Cao Q, Han DJ et al (2023) Molecular characterization and validation of adult-plant stripe rust resistance gene *Yr86* in Chinese wheat cultivar Zhongmai 895. *Theor Appl Genet* 136:142. <https://doi.org/10.1007/s00122-023-04374-2>

Надійшла в редакцію 09.11.2024

Після доопрацювання 23.11.2024

Прийнята до друку 18.03.2025