

ISSN 1563-0218 - Вестник 75600; 25826
eISSN 2617-7498



АЛ-ФАРАБИ атындағы
ҚАЗАҚ ҰЛТТЫҚ УНИВЕРСИТЕТІ

КАЗАХСКИЙ НАЦИОНАЛЬНЫЙ
УНИВЕРСИТЕТ имени АЛ-ФАРАБИ

AL-FARABI KAZAN
NATIONAL UNIVERSITY

ХАБАРШЫ

БИОЛОГИЯ СЕРИЯСЫ

ВЕСТНИК

СЕРИЯ БИОЛОГИЧЕСКАЯ

EXPERIMENTAL BIOLOGY

BIOLOGY SERIES

2(79) 2019

**Мынбаева Д.О.¹, Омирбекова Н.Ж.¹, Жунусбаева Ж.К.¹,
Жусупова А.И.¹, Бегманова М.О.², Амиргалиева А.С.²**

¹Казахский национальный университет имени аль-Фараби,

Казахстан, г. Алматы, e-mail: dana_1206@mail.ru

²РГП «Институт общей генетики и цитологии» КН МОН РК, Казахстан, г. Алматы

ИДЕНТИФИКАЦИЯ ГЕНОВ УСТОЙЧИВОСТИ К БУРОЙ РЖАВЧИНЕ У СОРТОВ МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ

Бурая ржавчина является одной из основных болезней пшеницы, возбудителем которой является грибок *Puccinia triticina*, может привести к потерям урожая, а также к снижению качества зерна. Устойчивость к бурой ржавчине мягкой пшеницы является предпосылкой для получения стабильно высоких урожаев. В данной работе приведены результаты исследования пяти сортов (отечественные и российские) мягкой пшеницы на наличие генов устойчивости к бурой ржавчине с использованием молекулярных маркеров. С целью изучения устойчивости пшеницы к бурой ржавчине были выбраны 4 гена – Lr10, Lr22a, Lr34, Lr67. В результате молекулярного скрининга установлено, что все исследованные сорта пшеницы являются носителями генов Lr10, Lr22a и Lr67, которые обеспечивают устойчивость к бурой ржавчине. А по гену Lr34 сорта Новосибирская 29, Самгау и Женис имеют рецессивный аллель, а Казахстанская 19 и Ирень несут доминантный аллель и могут быть использованы в качестве его источников в селекционном процессе. С использованием молекулярных маркеров показано наличие у изученных материалов высоко- и частично эффективных генов устойчивости к бурой ржавчине.

Ключевые слова: бурая ржавчина, Lr-гены, мягкая пшеница, устойчивость, молекулярные маркеры.

**Mynbayeva D.O.¹, Omirbekova N.Zh.¹, Zhunusbayeva Zh.K.¹,
Zhusupova A.I.¹, Begmanova M.O.², Amirgalieva A.S.²**

¹Al-Farabi Kazakh National University, Kazakhstan, Almaty, e-mail: dana_1206@mail.ru

²Institute of General Genetics and Cytology» SC MES RK, Kazakhstan, Almaty

Identification resistance genes to brown rust in softwheat varieties

Brown rust is one of the major diseases of wheat, the causative agent of which is the fungus *Puccinia triticina*, which can lead to crop losses, as well as to a decrease in the quality of grain. Resistance to brown rust of soft wheat is a prerequisite for consistently high yields. This paper presents the results of a study of five varieties (domestic and Russian) of soft wheat for the presence of brown rust resistance genes using molecular markers. In order to study the resistance of wheat to brown rust, 4 genes were selected – Lr10, Lr22a, Lr34, Lr67. As a result of molecular screening, it was established that all the studied wheat varieties are carriers of the Lr10, Lr22a and Lr67 genes, which provide resistance to leaf rust. And according to the Lr34 gene, the Novosibirsk 29, Samgau and Zhenis varieties have a recessive allele, and the Kazakhstan 19 and Iren carry the dominant allele and can be used as its sources in the selection process. Using molecular markers, it was shown that the materials studied have high and partially effective brown rust resistance genes.

Key words: brown rust, Lr-genes, soft wheat, resistance, molecular markers.

Мынбаева Д.О.¹, Омирбекова Н.Ж.¹, Жунусбаева Ж.К.¹,
Жусупова А.И.¹, Бегманова М.О.², Амиргалиева А.С.²

¹ал-Фараби атындағы Қазақ ұлттық университеті, Қазақстан, Алматы қ., e-mail: dana_1206@mail.ru

²ҚР БҒМ ҒК «Жалпы генетика және цитология институты», Қазақстан, Алматы қ.

Қоңыр татқа төзімділік гендерін жұмсақ бидай сорттарында анықтау

Қоздырғышы *Puccinia triticina* саңырауқұлағы болып табылатын қоңыр тат бидай астық тұқымдасының ең негізгі ауруларының бірі және ол егін өнімділігінің төмендеуіне және бидай дәнінің сапасының бұзылуына алып келеді. Жұмсақ бидайдың қоңыр татқа төзімділігі қалыпты жоғары көрсеткішті өнім алудың алғышарты болып есептеледі. Бұл мақалада молекулалық маркерлерді қолдану арқылы қоңыр тат ауруына жұмсақ бидайдың бес сортында (отандық және орыс сорттары) төзімділік гендерінің болуына жүргізілген зерттеу нәтижелері келтірілген. Қоңыр татқа төзімділікті зерттеуде 4 ген таңдалды: Lr10, Lr22a, Lr34 және Lr67. Молекулалық скрининг жүргізу нәтижесі бойынша барлық зерттелген сорттар Lr10, Lr22a және Lr67 қоңыр татқа төзімділікке әсер ететін гендердің тасымалдаушылары екендігі анықталды. Lr34 гені бойынша Новосибирская 29, Самғау және Жеңіс сорттары рецессивті аллель тасымалдаушылары, ал Казахстанская 19 және Ирен сорттары болса доминантты аллельге ие және бұл сорттарды селекциялық жұмыстарда төзімділік гендерінің көзі ретінде пайдалану бидай өнімінің бірнеше есе жоғарылауына алып келеді. Молекулалық маркерлер көмегімен зерттелген материалдарда жоғары және ішінара тиімді қоңыр татқа қарсы төзімділік гендері анықталды.

Түйін сөздер: қоңыр тат, Lr-гендер, жұмсақ бидай, төзімділік, молекулалық маркерлер.

Сокращения и обозначения

Lr – гены устойчивости (*leaf rust*), ПЦР – полимеразная цепная реакция, APR – возрастные гены устойчивости.

Введение

Реализация производительности современных сортов пшеницы ограничивается потерями урожая от грибковых заболеваний, которые интенсивно развиваются в условиях повышенной влажности и температуры воздуха [1].

По данным ФАО [2], мировые потери урожая пшеницы от вредных организмов составляют 34%, в том числе от болезней – 12%. В Казахстане озимая и яровая пшеница поражается несколькими видами ржавчины (бурая, желтая, стеблевая) [3]. Распространение и развитие болезней пшеницы заметно варьируется в зависимости от погодных условий, зон возделывания и сортовых особенностей культуры [4]. Производство зерна было и остается важным стратегическим ресурсом Казахстана, базовой отраслью сельскохозяйственного производства. Республика производит зерно не только для обеспечения внутренней потребности страны, но и экспортирования в зарубежные страны [5]. В продовольственном зерне Казахстан покрывал потребность не только свою, но и республик Средней Азии. Сильная и твердая пшеница, выращенная в Казахстане, экспортируется для переработки в макаронные изделия, а также для улучшения

хлеба в Прибалтийские и другие республики. Казахстан, как один из основных производителей зерна в мире, при уровне урожайности пшеницы 15-20 ц/га, ежегодно теряет от 3,5 до 9,5 ц/га пшеницы [2;4]. Одной из основных причин такого ущерба являются массовые вспышки грибковых болезней, среди которых наиболее распространенными и вредоносными являются бурая листовая ржавчина (возбудитель *Puccinia triticina* Erikss., *Puccinia recondita* Rob.)

Основным критерием высокого уровня продовольственной безопасности является устойчивое воспроизводство зерна, масла и других сельскохозяйственных продуктов. Регион Центральной Азии является одним из важнейших мировых производителей пшеницы, которая выращивается на площади 15 млн. га. На этой территории в последние годы получила распространение бурая ржавчина пшеницы *Puccinia recondita* f. sp. *tritici*, которая наносит серьезный экономический ущерб, снижая и качество зерна. В связи с этим, одной из главных задач агропромышленного комплекса Казахстана является повышение урожайности и качества стратегически важных сельскохозяйственных культур. Использование генетически устойчивых сортов является наиболее эффективным, экономически и экологически надежным методом контроля болезней, позволяющим снизить или элиминировать применение фунгицидов и свести к минимуму потери урожая от ржавчины [6].

Практически все виды ржавчинных заболеваний относятся к факторам, лимитирующим

увеличение производства зерна. Бурая ржавчина специфическое заболевание пшеницы встречается в Аргентине, Бразилии, Западной Европе, Канаде, Китае, США, где она вызывает эпифитотии. Встречается в Алтайском крае, Грузии, Закавказье, Зауралье и Западной Сибири, Поволжье, Приморском крае, Северном Казахстане [7]. Бурая ржавчина (возбудитель *Puccinia recondita*) – одна из самых распространенных и вредоносных болезней пшеницы мягкой *Triticum aestivum* L. среди листовых заболеваний. Пораженные растения покрываются пустулами красно-бурого цвета. Вред бурой ржавчины заключается в уменьшении ассимиляционной поверхности растений и усилении транспирации. Это приводит к нарушению водного баланса, преждевременному отмиранию листьев, снижению зимостойкости растений [8]. В борьбе с бурой ржавчиной наиболее эффективным методом является селекция болезнеустойчивых сортов. Анализ современного сортимента районированных сортов свидетельствует о наличии незначительного количества сортов, обладающих устойчивостью к болезням [9].

Ни один агротехнический прием не обеспечивает надежного контроля болезней зерновых культур с воздушно-капельной и почвенной инфекциями, наиболее эффективным против видов ржавчины и грибковых пятнистостей является возделывание устойчивых сортов. Однако среди 80 сортов яровой мягкой пшеницы, допущенных к использованию в Казахстане, практически нет устойчивых к видам ржавчины и септориозу. В 2016 г. в Северном Казахстане двумя видами ржавчины и септориозом в средней и сильной степени было поражено большинство посевов пшеницы и требовалось проведение химической защиты на площади не менее 6-7 млн га. Однако это нереально в экономическом плане и нецелесообразно в экологическом. Потери зерна пшеницы из-за комплекса болезней с воздушно-капельной инфекцией составили не менее 15-20%, а на отдельных полях утрачено более 1/3 урожая. Создание и внедрение в производство сортов яровой пшеницы, устойчивых к болезням с листостебельной инфекцией позволит повысить продуктивность полей, экспортный потенциал страны, а также расходы на химическую защиту посевов в среднем на 3500-4000 тенге на гектар. В связи с расширением ареала новой агрессивной расы стеблевой ржавчины пшеницы Ug99 в Африке и Азии особенно возрастает актуальность этой проблемы. В перспективе потенциальная площадь яровой пшеницы, занятая

устойчивыми сортами, должна составить не менее 50-60% [10].

Несмотря на проведение мероприятий по защите зерновых культур от пятнистостей, потери достигают 30-40% [11]. Основная причина этого явления – высокая пластичность и приспособляемость возбудителей к экологическим условиям во взаимодействии с сортовыми особенностями [12]. Создание сортов, сочетающих высокий потенциал урожайности с генетической его защитой от болезней, один из центральных вопросов в селекции, который является наиболее экономичным, экологичным и необходимым методом борьбы с вредными организмами. Этот метод включает поиск доноров эффективных генов устойчивости к болезням [13].

В научной литературе имеется обширная информация о генах устойчивости пшеницы к возбудителю бурой ржавчины. К настоящему времени в каталоге генов пшеницы имеется информация о 68 *Lr*-генах [14]. Однако одной из основных проблем недолгой эффективности большинства *Lr*-генов является появление вирулентных рас патогена, которые способны преодолеть устойчивость. Вследствие этого многие из известных *Lr*-генов устойчивости становятся неэффективными [15].

На данный момент, существует большое количество идентифицированных *Lr*-генов. Многим из них свойственна недолгая эффективность. Причиной является появление вирулентных рас патогена, которые способны преодолеть устойчивость. Вследствие этого многие из известных генов устойчивости становятся неэффективными. Особая опасность бурой ржавчины обусловлена способностью патогена к мутации и быстрой смене генераций, что ускоряет расообразовательный процесс [16]. Тем не менее, *Lr34*, *Lr68* и *Lr67* гены устойчивости обеспечивают частичную, но длительную устойчивость [17]. Эти гены способствуют замедленному типу развития ржавчины и являются эффективными ко всем расам патогена. Дополнительное действие этого типа гена приводит к повышению устойчивости до уровня иммунитета.

Поэтому необходим поиск источников новых генов устойчивости к ржавчине пшеницы. Для того чтобы с большей надежностью контролировать болезнеустойчивость, очень важно иметь в распоряжении молекулярные маркеры, сопряженные с этим признаком. В настоящем исследовании внимание было обращено на часть эффективных генов устойчивости к бурой ржавчине – *Lr10*, *Lr22a*, *Lr34*, *Lr67*.

Материалы и методы

Материалами исследований являются сорта и перспективные линии мягкой озимой пшеницы: Казахстанская 19, Женис, Новосибирская 29, Самгау и Ирень. Сорта предоставлены КазНУ, лаборатория генетики и селекции растений. Выделение геномной ДНК из растительного материала осуществлено из проростков пшеницы на основе СТАВ метода с использованием 7-днев-

ных проростков по методике Riede и Anderson [18]. Для идентификации *Lr*-генов устойчивости использован метод полимеразной цепной реакции (ПЦР) с специфическими праймерами, маркирующими отдельные гены (Таблица 1). Амплификация проведена в амплификаторе *Master cycler nexus gradient* (Eppendorf, Германия).

Программы амплификации выбраны в зависимости от исследуемого *Lr*-гена устойчивости (Таблица 2).

Таблица 1 – Праймеры, использованные для идентификации генов устойчивости

Lr гены	Название маркера	Тип маркера	Локализация	Последовательность, 5'→3'	Литература
Lr10	FL2245lr10-6/r2	STS	1AS	GTG TAA TGC ATG CAG GTT CC AGG TGT GAG TGA GTT ATG TT	Feuillet C., 2003
Lr22a	WMS296	SSR	2DS	AAT TCA ACC TAC CAA TCT CTG GCC TAA TAA ACT GAA AAC GAG	Hiebert C.W. et al., 2007
Lr34	csLV34	STS	7DS	GTT GGT TAA GAC TGG TGA TGG TGC TTG CTA TTG CTG AAT AGT	Lagudah E. et al, 2006
Lr67	Xcfd23-4D	CFD	4D	CAA TAA GTA GGC CGG GAC AA TGT GCC AGT TGA GTT TGC TC	Guyomarch et al. 2002

Таблица 2 – Условия проведения полимеразной цепной реакции с использованием праймеров к соответствующим Lr-генам устойчивости

Lr-гены	Начальная денатурация, °C (мин)	Количество циклов	Денатурация, °C (сек)	Отжиг, °C (сек)	Экстензия, °C (сек)	Последняя экстензия °C (мин)
Lr10	94 (3)	35	94 (60)	58 (60)	72 (120)	72 (5)
Lr22a	94 (2)	30	94 (60)	55 (60)	73 (50)	73 (5)
Lr34	94 (10)	30	94 (30)	60 (30)	72 (30)	72 (7)
Lr67	94 (2)	30	95 (60)	60 (60)	72 (60)	73 (5)

Продукты амплификации разделяли в 1,4% агарозном геле в трис-ацетатном буфере. Гели документировали с помощью системы геледокументации *Vilber Lourmat* (Франция). В качестве маркера молекулярной массы был использован коммерческий маркер *GeneRuler 100bp DNA Ladder* (ThermoScientific, США).

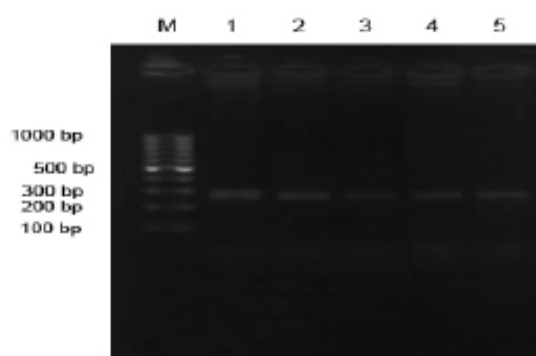
Результаты и обсуждения

Ген устойчивости *Lr10* был идентифицирован в геноме пшеницы и картирован на коротком плече хромосомы 1A. *Schachermayr* с соавторами впервые выделили этот ген и описали его структуру [19]. Ген *Lr10* получил широкое рас-

пространение в сортах пшеницы по всему миру. Он обнаружен во многих австралийских сортах, сортах Северной Америки и линиях, ведущих свое происхождение из селекционных программ CYMMIT (*International Maize and Wheat Improvement Center*). В связи с быстрым адаптационным процессом вирулентных рас патогена направленный на преодоление эффекта генов устойчивости *Lr10* не является высокоэффективным. По данным исследования CIMMYT показано, что сочетание 4-5 генов устойчивости играет важную роль в комбинации с другими генами устойчивости к бурой ржавчине. В результате ПЦР-анализа с использованием специфичного для данного гена FL2245lr10-6/r2 STS-маркера,

был установлен фрагмент длиной около 290 п.н. Данный фрагмент наблюдался во всех исследованных образцах (Рисунок 1).

Схожие работы были выполнены А.А. Токубаевой и ее коллегами на 57 сортах (отечественные и зарубежные) сортах пшеницы [20].



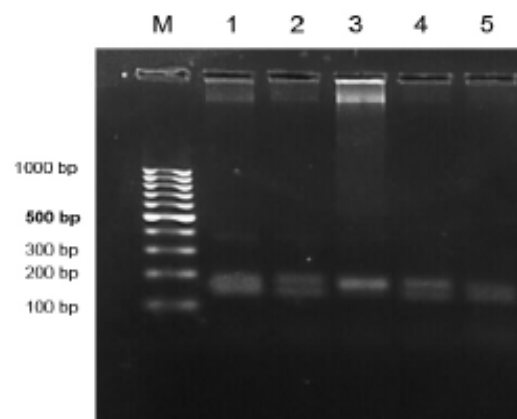
М – молекулярный маркер (*GeneRuler 100 bp DNA Ladder, ThermoFisherScientific, США*);
1 – Новосибирская 29; 2 – Казахстанская 19;
3 – Ирень; 4 – Самгау; 5 – Женис

Рисунок 1 – Продукты амплификации ДНК с геном *Lr10*

Lr22a APR ген ответственен за возрастную устойчивость к бурой ржавчине. *Lr 22* идентифицировали G.G. Rowland и E.R. Kerber. Найдено два аллеля этого гена – а и b. Локализованы они в хромосоме 2DS [21]. Источником гена является *Aegilops tauschii*. Для идентификации носителей гена *Lr22a* проводили ПЦР, с использованием SSR маркера WMS296 [9]. В результате анализа размер фрагмента ДНК *Lr22a* гена колеблется от 120 до 185 п.н. По идентификации данного гена в Казахстане проводилось ограниченное число исследований. Например, А.М. Кохметова с коллегами выявила два фрагмента этого гена с различной длиной. Представленное различие между размерами ДНК фрагмента может объясняться тем, что локус *Lr22a* является специфичным у разных сортов (Рисунок 2).

Lr34 относится к числу наиболее высокоэффективных генов устойчивости к бурой ржавчине. В отличие от других *Lr* генов, он не связан с расспецифичностью и обеспечивает общую устойчивость сортов пшеницы на протяжении всего вегетационного периода. В этом отношении ген представляет большую ценность. В основном, это обусловлено экспрессией *Lr34* в ли-

стьях, однако этот ген может функционировать и в зародышах [22]. *Lr34* ген относится к группе генов, обеспечивающих устойчивость как качественного, так и количественного проявления. К этой немногочисленной группе генов также относятся *Lr46* и *Lr67*.



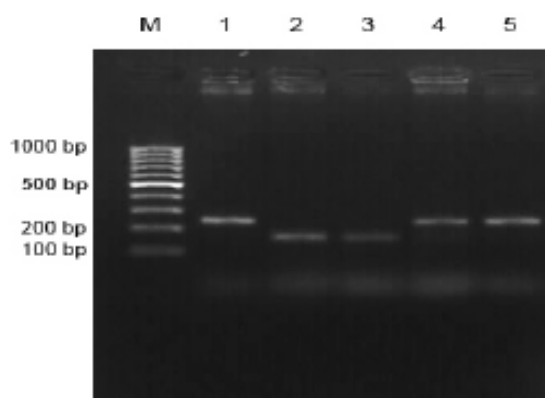
М – молекулярный маркер (*GeneRuler 100 bp DNA Ladder, ThermoFisherScientific, США*);
1 – Новосибирская 29; 2 – Казахстанская 19;
3 – Ирень; 4 – Самгау; 5 – Женис

Рисунок 2 – Продукты амплификации ДНК с геном *Lr22a*

В данном исследовании для выявления гена *Lr34* был использован csLV34STS-маркер. Ген локализован в 7DS хромосоме. В результате ПЦР у сортов выявляются фрагменты разной длины, от 185 до 258 п.н. Сегмент хромосомы, в состав которого входит ген *Lr34*, содержит также ген устойчивости к желтой ржавчине *Yr18*, стеблевой ржавчине, желтой карликовости ячменя *Bdv1* [23]. Этот факт является усилителем ценности данного локуса.

Маркер csLV34 гена *Lr34*, позволяет оценить аллельное состояние в образцах озимой мягкой пшеницы. Доминантный аллель указывает на наличие в образцах фрагмента амплификации с молекулярным весом 150 п.н., а рецессивный аллель с молекулярным весом 229 п.н. Если в образце находятся оба фрагмента, то в этом случае ген *Lr34* находится в гетерозиготном состоянии или это показывает о гетерогенности исходного материала. На рисунке 4 видны фрагменты амплификации, идентифицирующие наличие в исследуемых образцах гена устойчивости к бурой ржавчине *Lr34* в различных аллельных состоя-

ниях. Сорта Новосибирская 29, Самгау и Женис имеют рецессивный аллель гена *Lr34*. А сорта Казахстанская 19 и Ирень несут доминантный аллель гена *Lr34* и могут быть использованы в качестве его источников в селекционном процессе (Рисунок 3).



М – молекулярный маркер (*GeneRuler 100 bp DNA Ladder*, *ThermoFisherScientific*, США);

1 – Новосибирская 29; 2 – Казахстанская 19;

3 – Ирень; 4 – Самгау; 5 – Женис

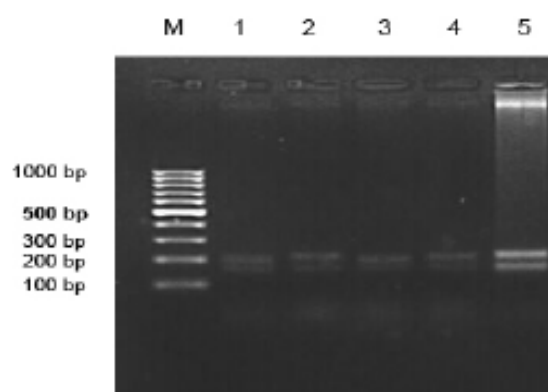
Рисунок 3 – Продукты амплификации ДНК с геном *Lr34*

Ген *Lr67* в комплементарном взаимодействии с другими генами устойчивости обеспечивает полевую устойчивость к *Puccinia recondita* в виде APR гена. Для поиска гена был использован генетический маркер Xcfd23-4D. Ген *Lr67* локализован в хромосоме 4D. На рисунке 5 представлены результаты электрофореза продуктов ПЦР, отражающие наличие в исследуемых образцах гена *Lr67* и было показано, что фрагмент амплификации присутствует во всех образцах (Рисунок 4).

У всех, взятых для исследования образцов мягкой пшеницы идентифицированы *Lr*-гены: *Lr10*, *Lr22a*, *Lr34*, *Lr67*. Известно, что APR ген *Lr34* очень широко распространен у коммерческих сортов пшеницы. Также известно, что комплекс генов *Lr34* и *Lr68* относится к генам с длительным развитием ржавчины, “*slow rusting genes*”, которые обеспечивают длительную и неспецифическую устойчивость взрослого растения. По данным Колмера [24], ген остается эффективным в контроле бурой ржавчины более 30 лет. По-видимому, этим объясняется стабильная полевая устойчивость к

ржавчине этой линии на инфекционном фоне. Это могут подтвердить многие проведенные исследования.

Важно, что на сегменте хромосомы, который содержит ген *Lr34*, расположены также другие гены устойчивости, в частности, к стеблевой ржавчине (*Yr18*) [25]. Этот локус на хромосоме 7D представляет практический интерес для решения обсуждаемой проблемы у мягкой пшеницы.



М – молекулярный маркер (*GeneRuler 100 bp DNA Ladder*, *ThermoFisherScientific*, США);

1 – Новосибирская 29; 2 – Казахстанская 19;

3 – Ирень; 4 – Самгау; 5 – Женис

Рисунок 4 – Продукты амплификации ДНК с геном *Lr67*

Ранее не исследованные на наличие генов устойчивости к бурой ржавчине сорта пшеницы Казахстанская 19, Новосибирская 29, Ирень, Самгау и Женис могут быть предложены в качестве доноров генов устойчивости различным селекционным проектам. Сорта пшеницы, являющиеся устойчивыми на протяжении 5 и более лет, теряют эту способность. Связано это напрямую со способностью патогенных вредителей эволюционировать с высокой скоростью (новые расы, патотипы). Появляется необходимость увеличения числа устойчивых сортов. В этом направлении ведется небольшое количество исследований. В связи с этим и проводилась данная работа.

Проведенный анализ наглядно демонстрирует значимость генетических скринингов *Lr* генов у используемых доноров и новых сортов пшеницы и необходимость использования этой информации при районировании.

Заключение

Таким образом, в связи с агрессивным развитием ржавчинных болезней необходимо выявление новых доноров генов устойчивости к бурой ржавчине и создание на их основе селекционного материала пшеницы. В результате молекулярного скрининга было установлено, что сорта пшеницы Казахстанская 19 и Ирень являются носителями генов *Lr10*, *Lr22a*, *Lr34* и *Lr67*, которые обеспечивают устойчивость к бурой ржавчине. По гену *Lr34* сорта Новосибирская 29, Самгау и Женис имеют рецессивный аллель, а Казахстанская 19 и Ирень несут доминантный аллель и могут быть использованы в качестве его источников в селекционном процессе.

Использование молекулярных маркеров оказывается более быстрым и надежным методом для идентификации отдельных генов. Их

можно применять на любой стадии онтогенеза растения.

Благодарности

Авторы искренне благодарны сотрудникам лаборатории молекулярной генетики РГП «Институт общей генетики и цитологии» КН МОН РК за помощь в организации исследований на базе лаборатории. Работа выполнена в рамках программы грантового финансирования Комитета науки МОН РК по проекту AP05134104 «Физиолого-биохимические механизмы неспецифической устойчивости модельного объекта *Brachypodium distachyon* L. к бурой листовой ржавчине».

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Литература

- 1 Ретьман С.В. Абіотичні чинники та розвиток септоріозу листя / С.В.Ретьман, О.В.Шевчук // Карантин і захист рослин. – 2009. – №12. – С.2-3.
- 2 FAO statistical year book. World food in agriculture// Rome, – 2013. P. 289.
- 3 Койшыбаев М. Болезни зерновых культур. – Алматы: Бастау, 2002. – С. 38-40.
- 4 Рсалиев Ш.С., Койшыбаев М.К., Моргун А.И., Колмер Д. Анализ состава популяций стеблевой и листовой ржавчины пшеницы на территории Казахстана // Материалы международной научно-практической конференции. – Алматы: Алейрон, 2005. – С. 267-272
- 5 Производство зерна в некоторых странах мира и СНГ// Фактографическая справка. – Научно-технический центр межотраслевой информации. (НТИ МИ) – Алматы, 1999.
- 6 Маркелова Т.С. Иммунологические основы и методы создания исходного материала пшеницы для селекции на устойчивость к болезням в Поволжье: дис. ... док. с-х. наук: 06.01.11. – Саратов, 2007. – 44 с.
- 7 Пересыпкин В. Ф. Болезни зерновых культур при интенсивных технологиях возделывания / В.Ф. Пересыпкин, С.Л. Тютерев, Т.С. Баталова. – М.: Агропромиздат, 1991. – 272с.
- 8 Пересипкін В.Ф. Сільськогосподарська фітопатологія. // В.Ф. Пересипкін. – К.: Аграрна освіта, 2000. – 262 с.
- 9 Біляєва І.М. Динаміка ураження сортів озимої м'якої пшениці бурого іржею і втрати урожайності від патогена за різної вологозабезпеченості рослин / І.М. Біляєва // Зрошуване землеробство: міжвід. темат. наук. зб. – К., 2009. – Вип. 51. – С.111-115.
- 10 Койшыбаев М. Журнал «Аграрный сектор» №3(29), 2016 г.
- 11 Ретьман С.В. Плямистості озимої пшениці в Лісостепу України й концептуальні основи захисту: автореф. дис. на здобуття наук. ступеня д-ра с.-г. наук: спец. 06.01.11 «Фітопатологія» / Ретьман Сергій Васильович. – 2009. – 43 с.
- 12 Ковалишина Г.М. Селекція озимої пшениці на стійкість проти хвороб / Г. М. Ковалишина // Інтегрований захист рослин на початку ХХІ століття: матеріали Міжнар. наук.-практ. конф. – 2004 – С. 709–718.
- 13 Лісовий М.П. Стан та перспективи селекції на стійкість щодо збудників основних хвороб рослин в Україні / М. П. Лісовий // Вісник аграрної науки. – 2000. – № 12. – С. 70–72.
- 14 McIntosh R.A., Dubcovsky J., Rogers J., Morris C., Appels R., Xia X. Catalogue of gene symbols for wheat: 2010 supplement // <http://www.shigen.nig.ac.jp/wheat/komugi/genes/macgene>. – 2010.
- 15 Кохметова А.М., Сапахова З.Б., Маденова А.К., Есенбекова Г.Т. Идентификация носителей генов устойчивости к желтой Yr5, Yr10, Yr15 и бурой ржавчине Lr26, Lr34 на основе молекулярного скрининга образцов пшеницы // Биотехнология. Теория и Практика. – 2014. – №1. – С. 71-78 DOI: 10.11134/btp.1.2014.10.
- 16 Кохметова А.М., Седловский А.И., Тюпина Л.Н., Есенбекова Г.Т., Идентификация гермоплазмы пшеницы, устойчивой к ржавчине с использованием генетических и молекулярных маркеров // Бюллетень Никитского ботанического сада. – Выпуск 99. – С. 41-45.
- 17 Lagudah E.S. Molecular genetics of race non-specific rust resistance in wheat // Euphytica. – 2011. – 179. – P. 81-91.
- 18 Riede C.R. and Anderson J.A. Linkage of RFLP markers to an aluminum tolerance gene in wheat // Crop Science. – 1996. – Vol. 36. – P. 905-909.

- 19 Schachermayr G., Feuillet C., Keller B. Molecular markers for the detection of the wheat leaf rust resistance gene *Lr10* in diverse genetic backgrounds // *Mol. Breed.* – 1997. – V. 3. P. 65-74.
- 20 Токубаева А.А., Шулембаева К.К., Бекманов Б.О. Идентификация генов устойчивости мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) к бурой ржавчине с помощью молекулярных маркеров // *Известия Национальной академии наук Республики Казахстан. Сер. биол. и мед.* – 2013. – С. 213-218.
- 21 Dyck P.L., Kerber E.R. Aneuploid analysis of a gene for leaf rust resistance derived from the common wheat cultivar Terenzio // *Canadian Journal of Genetics and Cytology.* – 1981. – V. 23. – P. 405 – 409.
- 22 Manninger K. Effective resistance genes as sources of resistance against Hungarian wheat rust // *Czech J. Genet. Plant Breed.* – 2002. – Vol. 38, №3-4. – P.153-154
- 23 Liu J.Q., Kolmer J. A. Genetics of stem rust resistance in wheat cv's Pasqua and Taber // *Phytopathology.* – 1998. – V. 88. P. 171-176
- 24 Kolmer J.A. Genetics of resistance to wheat leaf rust // *Annu. Rev. Phytopathology.* – 1996. – 34(1). – P. 435-455.
- 25 Урбанович О.Ю., Малышев С.В., Долматович Т.В., Каргель Н.А. Определение генов устойчивости к бурой ржавчине в сортах пшеницы с использованием молекулярных маркеров // *Генетика.* – 2006. – Т. 42, №5. – С. 675-685.

References

- 1 Belayeva I.M. (2009) Dinamika urojenya sortov ozimoi myagkoi pshenicy burou rjavchinoi I vtrati urozhnosti vid patogena za riznoi vologazabezpechnosti roslin, Vip. 51. pp.111-115.
- 2 Dyck P.L., Kerber E.R.(1981) Aneuploid analysis of a gene for leaf rust resistance derived from the common wheat cultivar Terenzio. *Canadian Journal of Genetics and Cytology*, V. 23.pp. 405 – 409.
- 3 FAO statistical year book (2013) World food in agriculture. Rome, pp. 289
- 4 Koishybayev M. (2002) Bolezni zernovykh kultur. Almaty: Bastau, pp. 38-40.
- 5 Koishybayev M. (2016) Bolezni zernovykh kultur. "Agrarnyi sektor" №3(29)
- 6 Kovalishina G.M. (2004) Selectcia ozimoi pshenicy na stoikost protiv chvorob, pp. 709 –718.
- 7 Kohmetova A.M., Sapahova P.B., Madenova A.K., Esenbekova G.T. (2014) Identifikaciya nositelei genov ustoichivosti k zholtoi Yr5, Yr10, Yr15 I buroi rjavchine Lr26, Lr34 na osnove molekularnogo skrinina obrazcov pshenicy. *Biotehnologiya. Teoriya I praktika*, №1, pp. 71-78 DOI: 10.11134/btp.1.2014.10
- 8 Kohmetova A.M., Sedlovski A.I., Tupina L.N., Esenbekova G.T. Identifikaciya germoplazmy pshenicy, ustoichivoi k rjavchine s ispolzovaniem geneticheskikh I molekularnykh markerov. *Bulleten Nikitskogo botanicheskogo sada*, pp. 41-45.
- 9 Kolmer J.A. (1996) Genetics of resistance to wheat leaf rust. *Annu. Rev. Phytopathology*, pp. 435-455.
- 10 Lisovski N.P. (2000) Stan ta perspective selekcyi na stoikost shodo zbudnikovosnovnykh chvorob roslin v Ukraine, № 12, pp.70 –72.
- 11 Lagudah E.S. (2011) Molecular genetics of race non-specific rust resistance in wheat. *Euphytica*, pp. 81-91.
- 12 Liu J.Q., Kolmer J. A.(1998) Genetics of stem rust resistance in wheat cv's Pasqua and Taber. *Phytopathology*, V. 88., pp. 171-176
- 13 Markelova T.S. (2007) Immunologicheskie osnovy I metody sozdaniya ishodnogo materiala pshenicy dlya selekcyi na ustoichivost k bolezhiam v Povolzhie, pp. 44.
- 14 McIntosh R.A., Dubcovsky J., Rogers J., Morris C., Appels R., Xia X. (2010) Catalogue of gene symbols for wheat: 2010 supplement. <http://www.shigen.nig.ac.jp/wheat/komugi/genes/macgene>
- 15 Manninger K. (2002) Effective resistance genes as sources of resistance against Hungarian wheat rust. *Czech J. Genet. Plant Breed*, Vol. 38, №3-4, pp.153-154
- 16 Proizvodstvo zerna v nekotorykh stranah mira i SNG. Faktograficheskaya spravka (1999) Nauchno – tehnikeskii centr mejetroslevoi informacii, Almaty
- 17 Peresypkin V.F., Tuterov S.L., Batalov T.S. (1991) Bolezni zernovykh kultur pri intensivnykh tehnologiakh vozdeleyvaniya, pp.272
- 18 Peresypkin V.F. (2000) Selskogospodarstvo fitopatologia, Afrarna osvita, pp. 262
- 19 Retman S.V., Shevchuk O.V. (2009) Abiotichna chinniki ta rozvitok septoriozu listia, Karantin I zahist roslin, №12, pp.2-3
- 20 Retman S.V. (2009) Plamistost ozimoi pshenicy v Litostepu Ukrainy I konceptualnyi osnovy zahistu, *Fitopatologia*, pp. 43
- 21 Rsaliev Sh.S., koisybayev M.K., Morgunov A.I., Kolmer D. (2005) Analiz sostava populyacii steblevoi I listovoi rjavchiny pshenicy na territorii Kazakhstana. *Materialy mejdunarodnoi nauchno – prakticheskoi konferencii*, Almaty: Aleiron, pp. 267-272
- 22 Riede C.R. and Anderson J.A. (1996) Linkage of RFLP markers to an aluminum tolerance gene in wheat. *Crop Science*, vol. 36, pp. 905-909.
- 23 Schachermayr G., Feuillet C., Keller B. (1997) Molecular markers for the detection of the wheat leaf rust resistance gene *Lr10* in diverse genetic backgrounds. *Mol. Breed.* V. 3, pp. 65-74.
- 24 Tokubayeva A.A., Shulembayeva K.K., Bekmanov B.O. (2013) Identifikaciya genov ustoichivosti myagkoi pshenicy (*Triticum aestivum* L.) k buroi rjavchine s pomoshchiu molekularnykh markerov. *Izvestia nacionalnoi akademii nauk RK. Seria biologiya I medicina*, pp. 213 – 218
- 25 Urbanovich O.U., Malyshev S.V., Dolmatovich T.V., Kartel N.A. (2006) Opredelenie genov ustoichivosti k buroi rjavchine v sortah pshenicy s ispolzovaniem molekularnykh markerov. *Genetika*, №5, pp. 675-685.