

ОЦЕНКА ДОНОРСКИХ СПОСОБНОСТЕЙ ИММУННЫХ ИНТРОГРЕССИВНЫХ ЛИНИЙ ТВЕРДОЙ ПШЕНИЦЫ, ПРОИЗВОДНЫХ *TRITICUM TIMOPHEEVII* ZHUK.Л.П. Хлебова¹, Н.В. Барышева², А.П. Крайнов¹¹Алтайский государственный университет, Барнаул, Россия²Алтайский научно-исследовательский институт сельского хозяйства, Барнаул, РоссияEmail: hlebova61@mail.ru

Проведена оценка донорских способностей устойчивых к стеблевой ржавчине линий твердой пшеницы, созданных при гибридизации *Triticum durum* Desf. с *T. timopheevii* Zhuk. Материалом служили две интрогрессивные иммунные линии НТ-7 и НТ-10, прошедшие многолетнее испытание и подтвердившие свою устойчивость в полевых условиях Западной Сибири на фоне искусственной эпифитотии местной популяции наиболее агрессивных рас стеблевой ржавчины. Устойчивость к стеблевой ржавчине интрогрессивных линий, тетрапроизводных *T. timopheevii*, передается потомству при скрещивании с сортами твердой пшеницы как при самоопылении гибридов, так и программах ограниченных и непрерывных беккроссов. При каждом дополнительном возвратном скрещивании необходимо кратное увеличение объема выборки вследствие полигенного контроля признака. Наблюдаемые и ожидаемые частоты иммунных рекомбинантов приблизительно совпадали при заражении сборным и монорасовым инокулятом патогена, что свидетельствует о приемлемости результатов генетического анализа при создании устойчивых сортов в конкретной селекционной программе. Изученные иммунные линии твердой пшеницы (НТ-7 и НТ-10) можно рассматривать в качестве доноров устойчивости к стеблевой ржавчине в селекции на иммунитет.

Ключевые слова: интрогрессивные иммунные линии, твердая пшеница, *Triticum timopheevii*, гибридизация, беккросс, донор, стеблевая ржавчина, устойчивость, инфекционный фон.

EVALUATION OF DONOR ABILITIES OF DURUM WHEAT IMMUNE INTROGRESSIVE LINES DERIVED FROM *TRITICUM TIMOPHEEVII* ZHUK.L.P. Khlebova¹, N.V. Barysheva², A.P. Kraynov¹¹Altai State University, Barnaul, Russia²Altai Research Institute of Agriculture, Barnaul, RussiaEmail: hlebova61@mail.ru

The evaluation of the donor abilities of stem rust resistant durum wheat lines created by hybridization of *Triticum durum* Desf. with *T. timopheevii* Zhuk. has been carried out. Two introgressive immune lines (НТ-7, НТ-10) were studied. They have been tested in the experimental field under artificial inoculation of plants at tillering stage with a set of the most aggressive stem rust races from the local populations in Western Siberia for many years. To determine their donor abilities, the lines were crossed with four durum wheat varieties. F₁BC₁ – F₃BC₁, F₁BC₂ – F₃BC₂ as well as F₂ progenies were investigated. Resistance to stem rust of introgressive tetraploid lines derived from *T. timopheevii* can be transferred to the offspring both in self-pollination hybrids and in backcrossing programmes. Each additional backcrossing requires increasing several times a sample size due to polygenic control of resistance to stem rust. The observed and expected frequencies of immune recombinants were approximately equal when they were infected with one race and a set of pathogen races. This fact gives reason to use the results of genetic analysis in a breeding programme to create immune wheat varieties. The introgressive lines could be considered as donors of stem rust resistance in breeding for immunity.

Keywords: introgressive immune lines, durum wheat, *Triticum timopheevii*, hybridization, backcrossing, donor, stem rust, resistance, infectious background.

Следует цитировать / Citation:

Хлебова Л.П., Барышева Н.В., Крайнов А.П. (2016). Оценка донорских способностей иммунных интрогрессивных линий твердой пшеницы, производных *Triticum timopheevii* Zhuk.. *Acta Biologica Sibirica*, 2 (4), 35–44.

Khlebova, L.P., Barysheva, N.V., Kraynov, A.P. (2016). Evaluation of donor abilities of durum wheat immune introgressive lines derived from *Triticum timopheevii* Zhuk. *Acta Biologica Sibirica*, 2 (4), 35–44.

Поступило в редакцию / Submitted: 15.10.2016**Принято к публикации / Accepted:** 19.11.2016**crossref** <http://dx.doi.org/10.14258/abs.v2i4.1630>

© Хлебова, Барышева, Крайнов, 2016

Users are permitted to copy, use, distribute, transmit, and display the work publicly and to make and distribute derivative works, in any digital medium for any responsible purpose, subject to proper attribution of authorship.



This work is licensed under a Creative Commons Attribution 3.0 License

ВВЕДЕНИЕ

Интенсификация растениеводства существенно усложняет задачи, стоящие перед современной селекцией. Она смещает акценты на признаки, лимитирующие зерновую продуктивность растений на более высоком агрофоне. Особенно большую роль в реализации потенциальной урожайности играет устойчивость сортов к различным биотическим и абиотическим факторам, в том числе к различным фитопатогенам.

В селекции продуктивных генотипов как в нашей стране, так и за рубежом наблюдается тенденция гибридизации довольно ограниченного числа исходных форм (Mujeeb-Kazi *et al.*, 2013). Анализируя родословные отечественных сортов яровой и озимой мягкой пшеницы, районированных в 1970–1980 годы, Э.Д. Неттевич установил, что среди них 74,4% получены с участием трех форм: Безостая 1, Мироновская 808 и Саратовская 29 (Неттевич, 1982). Сокращение генетического разнообразия возделываемой пшеницы остается актуальной проблемой и в настоящее время. Генетическое сходство сортов, созданных в рамках региональных селекционных программ, существенно выше рекомендованного (Добротворская и др., 2004; Martynov *et al.*, 2005; Мартынов и др., 2006). Сложившаяся ситуация может иметь опасные последствия, приводящие к распространению различных заболеваний на обширных территориях. Так, например, с начала 2000-х гг. в Западной Сибири были отмечены эпифитотии бурой ржавчины в 2001, 2005, 2007 и 2008 гг., снижающие урожай на 15–20%. В 2009 г. поражение посевов пшеницы стеблевой ржавчиной варьировало от 10–15 до 100%, что привело к потере 25–30% урожая (Шаманин и др., 2010). В 2015 г. в Омской области и соседних с ней районах Казахстана эпидемия стеблевой ржавчины охватила более 1 млн. га пашни. Повторилась ситуация и в 2016 г., хотя и в несколько меньшем масштабе (Shamanin *et al.*, 2016). Высокий риск распространения листостебельных болезней в Западной Сибири, являющейся одним из основных зернопроизводящих регионов России, обуславливает острую необходимость диверсификации генетической основы устойчивости вновь создаваемых сортов пшеницы и их ускоренное продвижение в сельскохозяйственное производство.

На протяжении последние 10–15 лет обостренная тревога вызвана распространением новой агрессивной расы *Puccinia graminis* Pers. f. sp. *tritici* Erikss. *et* Henn., впервые обнаруженной в 1998 г. в Уганде и получившей название Ug99 (Pretorius *et al.*, 2000; Singh *et al.*, 2008; 2011). За несколько лет она стремительно захватила районы возделывания пшеницы в странах Восточной и Южной Африки, Зимбабве, Судане, Йемене, Иране. Исследования показали, что 90% коммерческих сортов мирового генофонда этой культуры восприимчивы к различным патотипам Ug99, что позволяет рассматривать данный патоген как основную угрозу мировому производству пшеницы и продовольственной безопасности на современном этапе (Singh *et al.*, 2011; 2015). Во многих странах проводится широкомасштабная работа, связанная как с идентификацией различных патотипов группы Ug99, так и поиском новых источников устойчивости (Jin *et al.*, 2007; Rouse *et al.*, 2011; Pretorius *et al.*, 2012; Newcomb *et al.*, 2016; Shamanin *et al.*, 2016). К настоящему времени известно 8 рас, принадлежащих к серии Ug99 (Singh *et al.*, 2015).

Применение молекулярно-генетических маркеров позволяет идентифицировать эффективные гены устойчивости в сортах и гибридах, что ускоряет отбор нужных генотипов и повышает эффективность селекционного процесса (Кохметова, Атишова, 2012; Letta *et al.*, 2013; Laidò *et al.*, 2015). Важнейшими источниками таких генов для возделываемых пшениц являются родственные виды, классифицированные в зависимости от степени близости их геномов в три группы генных пулов – первичный, вторичный и третичный (Olivera *et al.*, 2012; Mago *et al.*, 2013; Olson *et al.*, 2013; Kielsmeier-Cook *et al.*, 2015). Одним из представителей вторичного генофонда служит *Triticum timopheevii* Zhuk. – уникальный тетраплоид, обладающий комплексным иммунитетом к ряду вредоносных грибных болезней (Григорьева, 1988; Козловская и др., 1988; 1990; Леонова, 2015). Попытки его использования в интрогрессивной гибридизации в качестве источника генов устойчивости к фитопатогенам предпринимались неоднократно как в нашей стране, так и за рубежом. Несмотря на определенные трудности, связанные с межвидовыми скрещиваниями (низкая совместимость, стерильность и цитологическая нестабильность гибридов) (Козловская, Григорьева, 1985; 1987; Хлебова, 2009; 2010), в ряде случаев такие работы оказались успешными. Так в научной литературе имеются сведения о переносе от *T. timopheevii* генов устойчивости к мучнистой росе, пыльной головне, бурой и стеблевой ржавчинам в геном мягкой пшеницы (Allard, Shands, 1954; Скурыгина, 1984; Tomar *et al.*, 1988; Лайкова и др., 2004; Будашкина и др., 2008).

Ранее нами сообщалось о создании линий твердой пшеницы, устойчивых к стеблевой ржавчине, в результате межвидового переноса генетического материала от пшеницы Тимофеева (Козловская и др., 1988; 1990; Хлебова, Барышева, 2015). Практическая ценность этих форм определяется возможностью передачи интрогрессированных генов в возделываемые и вновь создаваемые сорта пшеницы.

Цель настоящего исследования – оценить в программе простых скрещиваний и ограниченных беккроссов донорские способности устойчивых к стеблевой ржавчине интрогрессивных линий твердой пшеницы, созданных при гибридизации *T. durum* Desf. с *T. timopheevii*.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материалом служили две интрогрессивные иммунные линии НТ-7 и НТ-10, выделенные в F₃BC₁ комбинации [(Шортандинская 71 × Оренбургская 2) × *T. timopheevii* k-38555)] × Шортандинская 71 (Козловская и др., 1988; 1990). Образцы прошли многолетнее испытание и подтвердили свою однородность в полевых условиях Западной Сибири на фоне искусственной эпифитотии местной популяции наиболее агрессивных рас стеблевой ржавчины. Инфекционный фон создавали по общепринятой методике инокуляцией растений на стадии кущения. В качестве инфектора использовали восприимчивых сорт твердой пшеницы, выполняющий роль стандарта – индикатора качества заражения и проявления признака (рис. 1). Степень поражения оценивали по 0–4-балльной шкале Стекмана-Левина в динамике, с момента появления первых симптомов заболевания до полного усыхания листьев (Инфекционные фонны..., 1979).

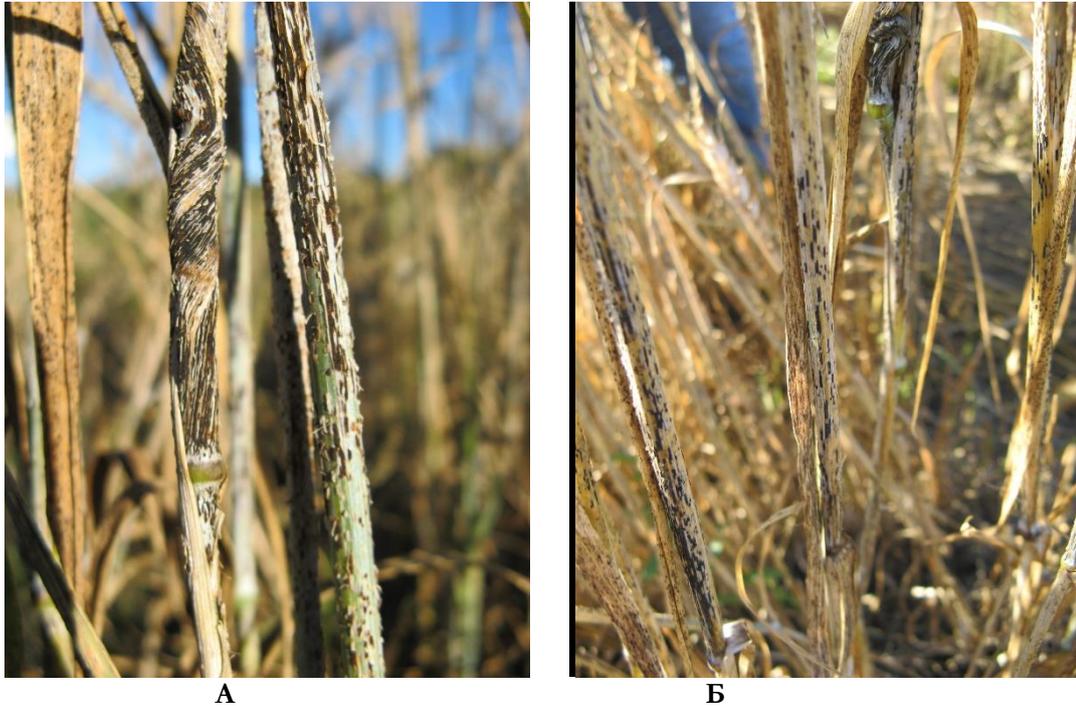


Рис. 1. Поражение стандарта (сорт Алтайка) (А) и исходной родительской формы твердой пшеницы (Б) на инфекционном фоне при заражении смешанным инокулюмом стеблевой ржавчины

В качестве родительских форм при получении гибридов использовали иммунные тетрапроизводные НТ-7 и НТ-10 – отцовские формы – и сорта твердой пшеницы Гордеиформе 53 (Г-53), Гордеиформе 46 (Г-46), Оренбургская 2 (Ор. 2) и Шортандинская 71 (Ш. 71) – материнские формы. В программах ограниченных и непрерывных беккроссов рекуррентными родителями служили сорта *T. durum*. Гибриды F₁, F₁BC₁ и F₁BC₂ получали в условиях теплицы. Затем семена F₁BC₁ – F₃BC₁, F₁BC₂ – F₃BC₂ и F₂ высевали в полевых условиях на изолированном участке и оценивали на инфекционном фоне после заражения смесью рас *Puccinia graminis* Pers. f. sp. *tritici* Erikss. et Henn. Растения выращивали на делянках шириной 1 м с расстоянием между рядами 25 см. На каждом десятом ряду высевали стандартный сорт.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Метод возвратных скрещиваний имеет большую ценность в селекции на иммунитет. Он позволяет передать устойчивость донора, не вызывая особых изменений по остальным признакам реципиента. Беккросс не заменим при создании мультилинейных и мультигенных сортов, а также аналогов районированных сортов. Кроме того, этот метод позволяет разорвать сцепление устойчивости с нежелательными признаками. Особенно эффективны возвратные скрещивания при простом генетическом контроле, когда устойчивость обеспечивается одним-двумя генами с четко выраженным фенотипическим эффектом. Для доминантных генов используют схему непрерывных беккроссов, а при рецессивном наследовании признака опыление рекуррентным родителем следует проводить через поколение (Бриггс, Ноулз, 1972). При контроле устойчивости тремя и большим числом генов достаточно сложно передать реципиенту все гены донора. Кроме того, в ряде случаев установлено модифицирующее влияние генотипа рекуррентного родителя на экспрессию генов устойчивости (Воронкова, 1977).

Одним из основных условий успешного использования интрогрессивных линий в качестве доноров ценных признаков является их цитологическая стабильность, поскольку она определяет дальнейшее нормальное развитие растений в процессе онтогенеза, в том числе формирование

сбалансированных гамет. Кроме того, большое значение имеет характер наследования признака и количество переданных генов. Эти знания позволяют обоснованно подбирать пары для скрещивания и прогнозировать объем гибридного материала для отбора ценных рекомбинантов.

Выполненные нами ранее цитологические исследования показали, что иммунные линии твердой пшеницы, производные *T. timopheevii*, демонстрируют бивалентную конъюгацию хромосом и высокую регулярность мейоза. При их скрещивании с сортами твердой и мягкой пшеницы не наблюдали структурных хромосомных нарушений, что косвенно свидетельствует об интрогрессии хозяйственно ценных признаков от *T. timopheevii* в *T. durum* путем генетической рекомбинации (Хлебова, Барышева, 2015; 2016а). Генетический анализ факторов, определяющих устойчивость этих линий к возбудителям стеблевой ржавчины, выявил, что резистентность производных *T. timopheevii* НТ-10 и НТ-12 определяют 3 гена: 1 доминантный, 1 рецессивный и 1 доминантный, комплементарный двум первым генам. Линия НТ-7 несет в своем геноме 4 гена: 2 доминантных и 1 полудоминантный, обеспечивающие устойчивость при комплементарном взаимодействии с еще одним доминантным геном (Хлебова, Барышева, 2016б). Учитывая достаточно сложный генетический контроль признака, мы предприняли попытку оценить донорские способности линий, используя их в качестве источников устойчивости в простых скрещиваниях и ограниченных беккроссах.

В практической селекции на иммунитет при создании сортов для конкретного региона возделывания инфекционный фон, как правило, создается с использованием наиболее вирулентных рас патогенов, распространенных в данной местности. В то время как генетический анализ материала проводят при монорасовом заражении. В связи с этим возникает вопрос о приемлемости результатов расщепления, полученных при заражении определенной расой, для планирования объема скрещивания в селекционной практике. Для ответа на этот вопрос мы изучили гибриды последовательных поколений $F_1BC_1 - F_3BC_1$, $F_1BC_2 - F_3BC_2$ и F_2 , созданных при скрещивании иммунных линий с сортами твердой пшеницы, на смешанном инфекционном фоне.

Наблюдаемая частота иммунных растений в F_1BC_1 поколении зависела от генотипа восприимчивого партнера, отклоняясь в сторону увеличения либо уменьшения от ожидаемой частоты (табл. 1). Так при использовании в качестве партнера скрещивания иммунной линии НТ-7 появление устойчивых растений изменялось от 0,18 до 0,44. Варьирование частоты встречаемости нужных рекомбинантов среди гибридов с участием НТ-10 наблюдали в пределах 0,15 – 0,60. Тем не менее, в большинстве гибридных комбинаций порядок частоты иммунных растений совпадал с ожидаемым, определенным на основании результатов генетического анализа. Оценка растений F_2BC_1 на искусственном инфекционном фоне показала низкую вариабельность выплечения иммунных рекомбинантов как с участием НТ-7 (0,13 – 0,16), так и НТ-10 (0,05 – 0,16), сохраняя порядок на уровне ожидаемой частоты. Количество константно устойчивых семей в F_3BC_1 составило небольшую долю от числа иммунных в F_2BC_1 растений (рис. 2). В двух комбинациях нерасщепляющихся семей не выделено. Вероятнее всего, это объясняется небольшим количеством иммунных особей в предыдущем поколении. Их число не превышало двух десятков, а ожидаемая частота составила 0,17. Большинство линий F_3BC_1 расщеплялись по контролируемому признаку, что объясняется полигенным контролем устойчивости донорских форм. В связи с этим целесообразно в следующем F_4BC_1 поколении продолжить испытание потомств устойчивых растений из расщепляющихся семей F_3BC_1 .

Таблица 1. Частота иммунных рекомбинантов в $F_1 - F_3$ поколениях первого беккросса при использовании интрогрессивных линий в качестве источников устойчивости к стеблевой ржавчине

Гибрид	Поколение							
	F_1BC_1		Частота устойчивых	F_2BC_1		Частота устойчивых	F_3BC_1	
	Число растений устойчивых	восприимчивых		Число растений устойчивых	восприимчивых		Константно устойчивые линии	число частота
Г-46×НТ-7	16	72	0,18	67	417	0,14	2	0,03
Г-53×НТ-7	21	54	0,28	3	16	0,16	1	0,33
Ор.2×НТ-7	80	101	0,44	22	143	0,13	3	0,14
Ш.71×НТ-7	31	51	0,38	47	268	0,15	8	0,17
Ожидаемая частота			0,38			0,25		0,14
Г-46×НТ-10	15	86	0,15	13	264	0,05	0	0,0
Г-53×НТ-10	35	55	0,39	14	72	0,16	0	0,0
Ор.2×НТ-10	39	73	0,35	14	133	0,10	1	0,07
Ш.71×НТ-10	68	46	0,60	11	100	0,11	1	0,09
Ожидаемая частота			0,25			0,17		0,17

Таким образом, изучение $F_1BC_1 - F_3BC_1$ поколений на искусственном по стеблевой ржавчиной фоне показало, что порядки наблюдаемой и ожидаемой частот иммунных рекомбинантов довольно хорошо совпадают, что свидетельствует о приемлемости результатов генетического анализа, полученных при монорасовом заражении, в селекции устойчивых форм твердой пшеницы в конкретной селекционной программе. Частота константных семей в F_3BC_1 составила сотые доли единицы. Следовательно, нерасщепляющуюся линию можно выделить, имея 100 потомств устойчивых растений F_2BC_1 поколения. Учитывая частоту выщепления иммунных растений, в F_2BC_1 необходимо оценивать не менее 700 особей в каждой гибридной комбинации. При коэффициенте размножения, равном 20, и низкой полевой всхожести твердой пшеницы потребуется 5 – 8 колосьев F_1BC_1 . Реальная селекционная программа предполагает, как правило, отбор не по одному, а по комплексу хозяйственно ценных признаков. В соответствии с целью отбора следует увеличивать и объем выборки в гибридных поколениях.



Рис. 2. Константно восприимчивая (А) и константно устойчивая (Б) семьи F_3BC_1 гибрида Г-46 × НТ-7 на инфекционном фоне при заражении смешанным инокулюмом стеблевой ржавчины

При выполнении двух непрерывных беккроссов наблюдаемая частота иммунных рекомбинантов в F_1BC_2 поколении была близка к ожидаемой (табл. 2). Однако в F_2BC_2 были выявлены 7 – 20-кратные различия. Мы полагаем, что объяснить наблюдаемые отклонения можно тем, что растения F_1BC_1 , использованные для кастрации и выполнения второго возвратного скрещивания, не идентифицировались по фенотипу. При этом они могли иметь различные генотипы: ди-, три- или тетрагетерозиготы либо вообще не нести генов устойчивости.

Случайное преобладание одного из генотипических классов могло привести к несоответствию наблюдаемых и ожидаемых частот. Кроме того, как упоминалось выше, в литературе имеются примеры, когда характер наследования и проявления признака изменялся в зависимости от генотипической среды реципиента и рекуррентного родителя (Воронкова, 1980; Jin *et al.*, 2007; Леонова, 2015; Хлебова, Барышева, 2016б).

Следует отметить, что в F_2BC_2 частота иммунных растений на порядок ниже, чем в F_2BC_1 . В следующем поколении как первого, так и второго беккроссов однородные по признаку устойчивости линии встречались одинаково часто. Поэтому при использовании второго возвратного скрещивания объем прорабатываемого гибридного материала следует увеличить в 10 раз.

Результаты расщепления проявления признака устойчивости в F_2 также свидетельствуют о довольно близких частотах иммунных растений при заражении смешанным и монорасовым инокулюмом патогена (табл. 3).

Отличительной особенностью F_2 является относительно высокая частота выщепления иммунных растений. Примерно половина растений этого поколения оказались невосприимчивы к стеблевой ржавчине. Вероятно, частота константных линий F_3 будет близкой с таковой в F_3BC_1 и F_3BC_2 поколениях.

Таблица 2. Частота иммунных рекомбинантов в F₁ – F₃ поколениях второго беккросса при использовании интрогрессивных линий в качестве источников устойчивости к стеблевой ржавчине

Гибрид	Поколение							
	F ₁ BC ₂		F ₂ BC ₂				F ₃ BC ₂	
	Число растений	Частота устойчивых	Число растений	Частота устойчивых	Число растений	Частота устойчивых	Константно устойчивые линии	число частота
Г-46×НГ-7	–	–	30	0,01	5240	0,01	10	0,33
Г-53×НГ-7	10	0,09	8	0,02	380	0,02	1	0,12
Ор.2×НГ-7	6	0,07	4	0,02	196	0,02	1	0,25
Ш.71×НГ-7	25	0,10	10	0,01	1470	0,01	0	0,00
Ожидаемая частота		0,11		0,07				0,15
Г-46×НГ-10	–	–	78	0,01	7410	0,01	11	0,14
Г-53×НГ-10	41	0,09	23	0,01	2470	0,01	2	0,09
Ор.2×НГ-10	–	–	90	0,01	7200	0,01	11	0,12
Ш.71×НГ-10	15	0,04	1	0,002	600	0,002	1	1,00
Ожидаемая частота		0,06		0,04				0,16

Таблица 3. Расщепление по устойчивости к стеблевой ржавчине у гибридов F₂ от скрещивания иммунных интрогрессивных линий с сортами твердой пшеницы

Гибрид	Число растений		Частота устойчивых растений
	устойчивых	восприимчивых	
Г-46×НГ-7	670	505	0,57
Г-53×НГ-7	1221	765	0,61
Ор.2×НГ-7	1055	658	0,62
Ш.71×НГ-7	676	769	0,47
Ожидаемая частота			0,72
Г-46×НГ-10	1044	705	0,60
Г-53×НГ-10	483	793	0,38
Ор.2×НГ-10	850	808	0,51
Ш.71×НГ-10	472	647	0,42
Ожидаемая частота			0,61

Таким образом, иммунные интрогрессивные линии при скрещивании с сортами твердой пшеницы передают потомству гены устойчивости к стеблевой ржавчине, полученные от *T. timopheevii*. При их использовании в селекции исключительно в качестве доноров признака иммунитета возможно применение непрерывных беккроссов с целью насыщения гибридов генетическим материалом родительского сорта – реципиента факторов резистентности. Однако полигенный контроль признака определяет резкое увеличение объема выборки при каждом дополнительном возвратном скрещивании. Кроме того, необходимо принять во внимание, что гибридные иммунные растения будут иметь различные генотипы вследствие самостоятельного сходного фенотипического эффекта нескольких генов. Следовательно, при использовании производных пшеницы Тимофеева в программах гибридизации не обязательно все их гены устойчивости будут присутствовать в генотипах элитных иммунных растений.

Термин «донор» по отношению к растениям появились в 70–80-е гг. XX столетия. В зависимости от методов селекции в этот термин вкладывают различные понятия. При использовании исходного материала в селекционных программах классического типа (гибридизация и отбор) распространено определение, предложенное сотрудниками ВИР. Так, по мнению А.Ф. Мережко (1994), понятие «донор» предполагает наличие у образцов следующих особенностей:

- легко скрещиваются с улучшаемыми сортами и дают при этом высокофертильное потомство;
- являются достаточно универсальными, то есть обеспечивают желаемый эффект в возможно большем числе гибридных комбинаций;
- не имеют отрицательных признаков, тесно сцепленных с передаваемым свойством.

Выполненные нами исследования свидетельствуют, что изученные производные отдаленных скрещиваний – иммунные линии – полностью соответствуют, по крайней мере, двум первым требованиям определения «донор». Во-первых, интрогрессивные линии имеют высокую совместимость с улучшаемыми сортами, формируя при этом фертильное потомство (Хлебова, Барышева, 2015) и, во-вторых, передают признак устойчивости потомству при скрещивании с различными сортами твердой пшеницы.

ВЫВОДЫ

Устойчивость к стеблевой ржавчине интрогрессивных линии, тетрапроизводных *T. timopheevii*, передается потомству при скрещивании с сортами твердой пшеницы как при самоопылении гибридов, так и в программах ограниченных и непрерывных беккроссов. При каждом дополнительном возвратном скрещивании необходимо кратное увеличение объема выборки вследствие полигенного контроля признака. Наблюдаемые и ожидаемые частоты иммунных рекомбинантов совпадают при заражении сборным и монорасовым инокулюмом патогена, что свидетельствует о приемлемости результатов генетического анализа для создания устойчивых сортов в конкретной селекционной программе.

Изученные иммунные линии (НТ-7 и НТ-10) твердой пшеницы можно рассматривать в качестве доноров устойчивости к стеблевой ржавчине в селекции на иммунитет

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

- Бриттс Ф., Ноулз П. Научные основы селекции растений. – М.: Колос, 1972. – 399 с.
- Будапкина Е.Б., Гордеева Е.И., Калинин Н.П., Россеева А.П., Леонова И.Н. Создание вторичных генофондов – источник генов устойчивости к болезням мягкой пшеницы и их использование в селекции // Генетические ресурсы культурных растений в XXI веке: Материалы II Вавиловской международной конференции. – С-Петербург: ВИР, 2008. – С. 247–249.
- Воронкова А.А. Применение метода возвратных скрещиваний для анализа генов устойчивости и использование многократных беккроссов в селекции на иммунитет // Генетические основы устойчивости растений к болезням. – Л.: Колос, 1977. – С. 149–166.
- Григорьева Л.П. Роль генотипической и модификационной изменчивости в интрогрессивной гибридизации *Triticum durum* Desf. × *Triticum timopheevii* Zhuk: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Новосибирск, 1988. – 16 с.
- Добровотворская Т.В., Мартынов С.П., Пухальский В.А. Тенденции изменения генетического разнообразия сортов яровой мягкой пшеницы, реализованных на территории России в 1929–2003 гг. // Генетика. – 2004. – Т. 40. – № 11. – С. 1509–1522.
- Инфекционные фоны в фитопатологии / Под ред. Фадеева Ю.Н. – М.: Колос, 1979. – 208 с.
- Козловская В.Ф., Григорьева Л.П. Фертильность потомства первого беккросса (*T. durum* Desf. × *T. timopheevii* Zhuk.) в зависимости от генотипического разнообразия видов и условий выращивания // Сельскохозяйственная биология. – 1985. – № 3. – С. 77–79.
- Козловская В.Ф., Григорьева Л.П. Особенности реализации женских гамет F₁ межвидовых гибридов *Triticum durum* Desf. × *Triticum timopheevii* Zhuk. // Гаметная и зиготная селекция растений: Материалы респ. конф. 23 июня 1986 г. – Кишинев: Штиинца, 1987. – С. 63–66.
- Козловская В.Ф., Григорьева Л.П., Шатилова Н.В. Возможность отбора устойчивых к стеблевой ржавчине форм в первых поколениях межвидовых гибридов // Селекция сельскохозяйственных культур в Алтайском крае. – Новосибирск, 1988. – С. 49–59.
- Козловская В.Ф., Григорьева Л.П., Шатилова Н.В. Использование межвидовой гибридизации для создания новых источников устойчивости пшеницы к стеблевой ржавчине // Сельскохозяйственная биология. – 1990. – № 1. – С. 65–71.
- Кохметова А.М., Атишова М.Н. Идентификация источников устойчивости к стеблевой ржавчине пшеницы с использованием молекулярных маркеров // Вавиловский журнал генетики и селекции. – 2012. – Т. 16. – № 1. – С. 132–141.
- Лайкова А.И., Арбузова В.С., Ефремова Т.Т., Попова О.М. Создание иммунных линий сорта Саратовская 29 с комплексной устойчивостью к грибам ржавчины и мучнистой росы // Генетика. – 2004. – Т. 40. – С. 631–635.
- Леонова И.Н. Генетический контроль устойчивости к грибным болезням у мягкой пшеницы с интрогрессиями от *Triticum timopheevii* Zhuk.: Автореф. дис. ... д.б.н. – Новосибирск, 2015. – 32 с.
- Мартынов С.П., Добровотворская Т.В., Пухальский В.А. Динамика генетического разнообразия сортов озимой мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.), районированных на территории России в 1929–2005 гг. // Генетика. – 2006. – Т. 42. – № 10. – С. 1359–1371.
- Мережко А.Ф. Проблема доноров в селекции растений. – СПб.: ВНИИР, 1994. – 125 с.
- Неттевич Э.Д. Проблема исходного материала на современном этапе селекции зерновых культур // С.-х. биология. – 1982. – № 6. – С. 20–24.
- Скурыгина Н.А. Высокоэффективные гены устойчивости к популяции бурой ржавчины и мучнистой росы у линий мягкой пшеницы, производных *T. timopheevii* Zhuk., и их идентификация // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. – 1984. – Т. 85. – С. 5–13.

- Хлебцова А.П. Межвидовая совместимость тетраплоидных пшениц *Triticum durum* Desf. и *Triticum timopheevii* Zhuk. // Известия Алтайского государственного университета. – 2009. – № 3. – С. 33–37.
- Хлебцова А.П. Результативность возвратного скрещивания межвидовых гибридов пшеницы *Triticum durum* Desf. × *Triticum timopheevii* Zhuk. // Известия Алтайского государственного университета. – 2010. – № 3-1. – С. 60–63.
- Хлебцова А.П., Барышева Н.В. Цитогенетические особенности интрогрессивных линий твердой пшеницы // Acta Biologica Sibirica. – 2015. – Т. 1. – № 3-4. – С. 160–170.
- Хлебцова А.П., Барышева Н.В. Рекомбинация и продуктивные свойства пентаплоидных гибридов пшеницы // Acta Biologica Sibirica. – 2016а. – Т. 2. – № 3. – С. 61–72.
- Хлебцова А.П., Барышева Н.В. Генетический контроль устойчивости к стеблевой ржавчине у интрогрессивных линий твердой пшеницы, производных *Triticum timopheevii* Zhuk. // Biological Bulletin of Bogdan Chmelniński Melitopol State Pedagogical University. – 2016б. – Т. 6 (3). – С. 121-131.
- Шаманин В.П., Моргунов А.И., Манес Я., Зеленский Ю.И., Чурсин А.С., Левшунов М.А. Селекция яровой мягкой пшеницы на устойчивость к местной популяции и к вирулентной расе Ug99 стеблевой ржавчины в условиях Западной Сибири // Вестник ВОГиС. – 2010. – Т. 14. – № 2. – С. 223–231.
- Allard R.W., Shands R.G. Inheritance of resistance to stem rust and powdery mildew in cytologically stable spring wheats derived from *Triticum timopheevii* // Phytopathology. – 1954. – V. 44. – P. 266–274.
- Jin Y., Singh R.P., Ward R.W. et al. Characterization of seedling infection types and adult plant infection responses of monogenic *Sr* gene lines to race TTKS of *Puccinia graminis* f. sp. *tritici* // Plant Disease. – 2007. – N 91. – P. 1096–1099. DOI:10.1094/PDIS-91-9-1096.
- Kielsmeier-Cook J., Danilova T.V., Friebe B., Rouse M.N. Resistance to the Ug99 lineage of *Puccinia graminis* f. sp. *tritici* in wheat–inter/intragenic derivatives // Plant Dis. – 2015. – V. 99. – P. 1317–1325.
- Laidò G., Panio G., Marone D. et al. Identification of new resistance loci to African stem rust race TTKSK in tetraploid wheats based on linkage and genome-wide association mapping // Frontiers in Plant Science. – 2015. – V. 6. doi: 10.3389/fpls.2015.01033. – Retrieved from: www.frontiersin.org
- Letta T., Maccaferri M., Badebo A. et al. Searching for novel sources of field resistance to Ug99 and Ethiopian stem rust races in durum wheat via association mapping // Theor Appl Genet. – 2013. – V. 126. – N 5. – P. 1237–1256. doi:10.1007/s00122-013-2050-8
- Mago R., Verlin D., Zhang P. et al. Development of wheat–*Aegilops speltoides* recombinants and simple PCR-based markers for *Sr32* and a new stem rust resistance gene on the 2S#1 chromosome // Theor Appl Genet. – 2013. – V. 126. – N 12. – P. 2943–2955. doi:10.1007/s00122-013-2184-8
- Martynov S.P., Dobrotvorskaya T.V., Pukhalskiy V.F. Analysis of genetic diversity of spring durum wheat (*Triticum durum* Desf.) cultivars released in Russia in 1929-2004 // Rus. J. Genetics. – 2005. – V. 41. – N 10. – P. 1113–1122.
- Mujeeb-Kazi A., Kazi A.G., Dundas I. et al. Genetic diversity for wheat improvement as a conduit to food security // Advances in Agronomy. – 2013. – V. 122. – P. 179–257. <http://dx.doi.org/10.1016/B978-0-12-417187-9.00004-8>
- Newcomb M., Olivera P.D., Rouse M.N. et al. Kenyan isolates of *Puccinia graminis* f. sp. *tritici* from 2008 to 2014: virulence to *SrTmp* in the Ug99 race group and implications for breeding programs // Phytopathology. – 2016. – V. 106. – N 7. – P. 729–736. doi: <http://dx.doi.org/10.1094/PHYTO-12-15-0337-R>
- Olivera P.D., Badebo A., Xu S.S., Klindworth D.L., Jin Y. Resistance to race TTKSK of *Puccinia graminis* f. sp. *tritici* in emmer wheat // Crop Sci. – 2012. – V. 52. – P. 2234–2242. doi: 10.2135/cropsci2011.12.0645
- Olson E.L., Rouse M.N., Pumphrey M.O. et al. Simultaneous transfer, introgression, and genomic localization of genes for resistance to stem rust race TTKSK (Ug99) from *Aegilops tauschii* to wheat // Theor Appl Genet. – 2013. – V. 126. – N 5. – P. 1179–1188. doi:10.1007/s00122-013-2045-5
- Pretorius Z.A., Jin Y., Bender C.M., Herselman L., Prins R. Seedling resistance to stem rust race Ug99 and marker analysis for *Sr2*, *Sr24* and *Sr31* in South African wheat cultivars and lines // Euphytica. – 2012. – V. 186. – N 1. – P. 15–23. doi:10.1007/s10681-011-0476-0
- Pretorius Z.A., Singh R.P., Wagoire W.W., Payne T.S. Detection of virulence to wheat stem rust resistance gene *Sr31* in *Puccinia graminis* f. sp. *tritici* in Uganda // Plant Dis. – 2000. – V. 84. – P. 203.
- Rouse M.N., Wanyera R., Njau P., Jin Y. Sources of resistance to stem rust race Ug99 in spring wheat germplasm // Plant Dis. – 2011. – V. 95. – P. 762–766.
- Shamanin V., Salina E., Wanyera R., Zelenskiy Yu., Olivera P., Morgounov A. Genetic diversity of spring wheat from Kazakhstan and Russia for resistance to stem rust Ug99 // Euphytica. – 2016. doi:10.1007/s10681-016-1769-0
- Singh R.P., Hodson D.P., Huerta-Espino J., Jin Y., Njau P. et al. Will stem rust destroy the world's wheat crop? // Adv. Agron. – 2008. – V. 98. – P. 271–309.
- Singh R.P., Hodson D.P., Huerta-Espino J., Jin Y., Bhavani S. et al. The emergence of Ug99 races of the stem rust fungus is a threat to world wheat production // Annual Review of Phytopathology. – 2011. – V. 49. – P. 465–481. DOI: 10.1146/annurev-phyto-072910-095423

Singh R.P., Hodson D.P., Jin Y. *et al.* Emergence and spread of new races of wheat stem rust fungus: Continued threat to food security and prospect of genetic control // *Phytopathology*. – 2015. – V. 105. – N 7. – P. 872–884.

Tomar S.M.S., Joshi B.C., Kochumadhavan M., Shrivastava K.D. Transfer of leaf rust resistance into bread wheat from *Triticum timopheevii* Zhuk. // *Current Sci.* – 1988. – V. 57. – P. 17–19.

REFERENCES

- Allard, R.W., Shands, R.G. (1954). Inheritance of resistance to stem rust and powdery mildew in cytologically stable spring wheats derived from *Triticum timopheevii*. *Phytopathology*, 44, 266–274.
- Briggs, F., Noulz, P. (1972). *Nauchnye osnovy selekcii rastenij*. Moskva: Kolos (in Russian).
- Budashkina, E.B., Gordeeva, E.I., Kalinina, N.P., Rosseeva, L.P., Leonova, I.N. (2008). Sozdanie vtorichnyh genofondov – istochnik genov ustojchivosti k bolezniam myagkoj pshenicy i ih ispol'zovanie v selekcii. *Geneticheskie resursy kul'turnyh rastenij v XXI veke: Materialy II Vavilovskoj mezhdunarodnoj konferencii*. S-Peterburg: VIR (in Russian).
- Dobrotvorskaya, T.V., Martynov, S.P., Puhalskij, V.A. (2004). Tendencii izmeneniya geneticheskogo raznoobraziya sortov yarovoj myagkoj pshenicy, realizovannyh na territorii Rossii v 1929-2003 gg. *Genetika*, 40 (11), 1509–1522 (in Russian).
- Grigor'eva, L.P. (1988). *Rol' genotipicheskoi i modifikacionnoj izmenchivosti v introgressivnoj gibrizacii Triticum durum Desf. × Triticum timopheevii Zhuk.* Thesis of Doctoral Dissertation. Novosibirsk (in Russian).
- Hlebova, L.P. (2009). Mezhhvidovaya sovместimost' tetraploidnyh pshenic *Triticum durum* Desf. i *Triticum timopheevii* Zhuk. *Izvestiya Altajskogo gosudarstvennogo universiteta*, 3, 33–37 (in Russian).
- Hlebova, L.P. (2010). Rezul'tativnost' vozvratnogo skreshchivaniya mezhhvidovyh gibrinov pshenicy *Triticum durum* Desf. × *Triticum timopheevii* Zhuk. *Izvestiya Altajskogo gosudarstvennogo universiteta*, 3-1, 60–63 (in Russian).
- Hlebova, L.P., Barysheva, N.V. (2015). Citogeneticheskie osobennosti introgressivnyh linij tverdoj pshenicy. *Acta Biologica Sibirica*, 1 (3-4), 160–170 (in Russian).
- Hlebova, L.P., Barysheva, N.V. (2016a). Rekombinogenez i produktivnye svojstva pentaploidnyh gibrinov pshenicy. *Acta Biologica Sibirica*, 2 (3), 61–72 (in Russian).
- Hlebova, L.P., Barysheva, N.V. (2016b). Geneticheskij kontrol' ustojchivosti k steblevoj rzhavchine u introgressivnyh linij tverdoj pshenicy, proizvodnyh *Triticum timopheevii* Zhuk. *Biological Bulletin of Bogdan Chmel'nikskij Melitopol State Pedagogical University*, 6 (3), 121–131 (in Russian).
- Infekcionnye fony v fitopatologii* (1979). Pod red. Fadeeva Yu.N. Moskva: Kolos (in Russian).
- Jin, Y., Singh, R.P., Ward, R.W. et al. (2007). Characterization of seedling infection types an adult plant infection responses of monogenic Sr gene lines to race TTKS of *Puccinia graminis* f. sp. *tritici*. *Plant Disease*, 91, 1096–1099. DOI:10.1094/PDIS-91-9-1096.
- Kielsmeier-Cook, J., Danilova, T.V., Friebe, B., Rouse, M.N. (2015). Resistance to the Ug99 lineage of *Puccinia graminis* f. sp. *tritici* in wheat–inter/intragenic derivatives. *Plant Dis*, 99, 1317–1325.
- Mago, R., Verlin, D., Zhang, P. et al. (2013). Development of wheat–*Aegilops speltoides* recombinants and simple PCR-based markers for *Sr32* and a new stem rust resistance gene on the 2S#1 chromosome. *Theor Appl Genet*, 126(12), 2943–2955. doi:10.1007/s00122-013-2184-8
- Kohmetova, A.M., Atishova, M.N. (2012). Identifikaciya istochnikov ustojchivosti k steblevoj rzhavchine pshenicy s ispol'zovaniem molekulyarnyh markerov. *Vavilovskij zhurnal genetiki i selekcii*, 16 (1), 132–141 (in Russian).
- Kozlovskaya, V.F., Grigor'eva, L.P. (1985). Fertil'nost' potomstva pervogo bekkrossa (*T. durum* Desf. × *T. timopheevii* Zhuk.) v zavisimosti ot genotipicheskogo raznoobraziya vidov i uslovij vyrashchivaniya. *Sel'skobozyajstvennaya biologiya*, 3, 77–79 (in Russian).
- Kozlovskaya, V.F., Grigor'eva, L.P. (1987). Osobennosti realizacii zhenskikh gamet F1 mezhhvidovyh gibrinov *Triticum durum* Desf. × *Triticum timopheevii* Zhuk. *Gametnaya i zjgotnaya selekciya rastenij: Materialy resp. konf. 23 ijunya 1986 g.* Kishinev: Shtiinca (in Russian).
- Kozlovskaya, V.F., Grigor'eva, L.P., Shatilova, N.V. (1988). Vozmozhnost' otbora ustojchivyh k steblevoj rzhavchine form v pervyh pokoleniyah mezhhvidovyh gibrinov. *Selekciya sel'skobozyajstvennyh kul'tur v Altajskom krae*. Novosibirsk (in Russian).
- Kozlovskaya, V.F., Grigor'eva, L.P., Shatilova, N.V. (1990). Ispol'zovanie mezhhvidovoj gibrizacii dlya sozdaniya novyh istochnikov ustojchivosti pshenicy k steblevoj rzhavchine. *Sel'skobozyajstvennaya biologiya*, 1, 65–71 (in Russian).
- Laidò, G., Panio, G., Marone, D. et al. (2015). Identification of new resistance loci to African stem rust race TTKSK in tetraploid wheats based on linkage and genome-wide association mapping. *Frontiers in Plant Science*, 6. doi: 10.3389/fpls.2015.01033. Retrieved from: www.frontiersin.org
- Lajkova, L.I., Arbuzova, V.S., Efremova, T.T., Popova, O.M. (2004). Sozdanie immunnyh linij sorta Saratovskaya 29 s kompleksnoj ustojchivost'yu k gribam rzhavchiny i muchnistoj rosy. *Genetika*, 40, 631–635 (in Russian).

- Leonova, I.N. (2015). *Geneticheskij kontrol' ustojchivosti k gribnym boleznjam u myagkoj pshenicy s introgressiyami ot Triticum timopheevii Zhuk.* Thesis of Doctoral Dissertation. Novosibirsk (in Russian).
- Letta, T., Maccaferri, M., Badebo, A. et al. (2013). Searching for novel sources of field resistance to Ug99 and Ethiopian stem rust races in durum wheat via association mapping. *Theor Appl Genet*, 126 (5), 1237–1256. doi:10.1007/s00122-013-2050-8
- Martynov, S.P., Dobrotvorskaya, T.V., Pukhalskiy, V.F. (2005). Analysis of genetic diversity of spring durum wheat (*Triticum durum* Desf.) cultivars released in Russia in 1929-2004. *Rus. J. Genetics*, 41 (10), 1113–1122.
- Martynov, S.P., Dobrotvorskaya, T.V., Puhalskiy, V.A. (2006). Dinamika geneticheskogo raznoobraziya sortov ozimoy myagkoj pshenicy (*Triticum aestivum* L.), rajonirovannyh na territorii Rossii v 1929–2005 gg. *Genetika*, 42, (10), 1359–1371 (in Russian).
- Merezhko, A.F. (1994). *Problema donorov v selekcii rastenij.* Sankt-Peterburg: VNIIR (in Russian).
- Mujeeb-Kazi, A., Kazi, A.G., Dundas, I. et al. (2013). Genetic diversity for wheat improvement as a conduit to food security. *Advances in Agronomy*, 122, 179–257. <http://dx.doi.org/10.1016/B978-0-12-417187-9.00004-8>
- Nettevich, E.D. (1982). Problema iskhodnogo materiala na sovremennom ehtape selekcii zernovyh kul'tur. *Sel'skobozyajstvennaya biologiya*, 6, 20–24 (in Russian).
- Newcomb, M., Olivera, P. D., Rouse, M.N. et al. (2016). Kenyan isolates of *Puccinia graminis* f. sp. *tritici* from 2008 to 2014: virulence to *SrTmp* in the Ug99 race group and implications for breeding programs. *Phytopathology*, 106 (7), 729–736. doi: <http://dx.doi.org/10.1094/PHYTO-12-15-0337-R>
- Olivera, P.D., Badebo, A., Xu, S.S., Klindworth, D.L., Jin, Y. (2012). Resistance to race TTKSK of *Puccinia graminis* f. sp. *tritici* in emmer wheat. *Crop Sci*, 52, 2234–2242. doi: 10.2135/cropsci2011.12.0645
- Olson, E.L., Rouse, M.N., Pumphrey, M.O. et al. (2013). Simultaneous transfer, introgression, and genomic localization of genes for resistance to stem rust race TTKSK (Ug99) from *Aegilops tauschii* to wheat. *Theor Appl Genet*, 126 (5), 1179–1188. doi:10.1007/s00122-013-2045-5
- Pretorius, Z.A., Jin, Y., Bender, C.M., Herselman, L., Prins, R. (2012). Seedling resistance to stem rust race Ug99 and marker analysis for *Sr2*, *Sr24* and *Sr31* in South African wheat cultivars and lines. *Euphytica*, 186 (10), 15–23. doi:10.1007/s10681-011-0476-0
- Pretorius, Z.A., Singh, R.P., Wagoire, W.W., Payne, T.S. (2000). Detection of virulence to wheat stem rust resistance gene *Sr31* in *Puccinia graminis* f. sp. *tritici* in Uganda. *Plant Dis.*, 84, 203.
- Rouse, M.N., Wanyera, R., Njau, P., Jin, Y. (2011). Sources of resistance to stem rust race Ug99 in spring wheat germplasm. *Plant Dis*, 95, 762–766.
- Shamanin, V.P., Morgunov, A.I., Manes, Ya., Zelenskij, Yu.I., Chursin, A.S., Levshunov, M.A. (2010). Selekcija yarovoj myagkoj pshenicy na ustojchivost' k mestnoj populyacii i k virulentnoj rase Ug 99 steblovoj rzhavchiny v usloviyah Zapadnoj Sibiri. *Vestnik VOGiS*, 14 (2), 223–231 (in Russian).
- Shamanin, V., Salina, E., Wanyera, R., Zelenskij, Yu., Olivera, P., Morgounov, A. (2016). Genetic diversity of spring wheat from Kazakhstan and Russia for resistance to stem rust Ug99. *Euphytica*. doi:10.1007/s10681-016-1769-0
- Singh, R.P., Hodson, D.P., Huerta-Espino, J., Jin, Y., Njau, P. et al. (2008). Will stem rust destroy the world's wheat crop? *Adv. Agron.*, 98, 271–309.
- Singh, R.P., Hodson, D.P., Huerta-Espino, J., Jin, Y., Bhavani, S. et al. (2011). The emergence of Ug99 races of the stem rust fungus is a threat to world wheat production. *Annual Review of Phytopathology*, 49, 465–481. DOI: 10.1146/annurev-phyto-072910-095423
- Singh, R.P., Hodson, D.P., Jin, Y. et al. (2015). Emergence and spread of new races of wheat stem rust fungus: Continued threat to food security and prospect of genetic control. *Phytopathology*, 105 (7), 872–884.
- Skurygina, N.A. (1984). Vysokoehffektivnye geny ustojchivosti k populyacii buroj rzhavchiny i muchnistoj rosy u linij myagkoj pshenicy, proizvodnyh *T. timopheevii* Zhuk., i ih identifikaciya. *Trudy po prikladnoj botanike, genetike i selekcii*, 85, 5–13 (in Russian).
- Tomar, S.M.S., Joshi, B.C., Kochumadhavan, M., Shrivastava, K.D. (1988). Transfer of leaf rust resistance into bread wheat from *Triticum timopheevii* Zhuk. *Current Sci.*, 57, 17–19.
- Voronkova, A.A. (1977). Primenenie metoda vozvratnyh skreshchivanij dlya analiza genov ustojchivosti i ispol'zovanie mnogokratnyh bekkrossov v selekcii na immunitet. *Geneticheskie osnovy ustojchivosti rastenij k boleznjam.* Leningrad: Kolos (in Russian).