

[https://doi.org/10.18524/2077-1746.2022.2\(51\).268652](https://doi.org/10.18524/2077-1746.2022.2(51).268652)

УДК 633.111.11:575.116

І. І. Моцний, к. б. н., с. н. с., провідний науковий співробітник,
Т. П. Нарган, к. с.-г. н., провідний науковий співробітник,
М. Ю. Наконечний, к. с.-г. н., завідувач лабораторії,
С. П. Лифенко, д. с.-г. н., проф., академік НААН, Засл. діяч науки і техніки
України, головний науковий співробітник,
О. О. Молодченкова, д. б. н., с. н. с., завідувач лабораторії,
З. В. Щербина, к. с.-г. н., с. н. с., провідний науковий співробітник.
Селекційно-генетичний інститут – Національний центр насіннезнавства
та сортовивчення, Овідіопольська дорога, 3, Одеса, 65036, Україна,
e-mail: motsnyui@gmail.com

ВПЛИВ ЧУЖИННИХ ГЕНІВ СТІЙКОСТІ ДО ПОШИРЕНИХ ХВОРОБ НА АГРОНОМІЧНІ ОЗНАКИ ПШЕНИЦІ М'ЯКОЇ ОЗИМОЇ У ПОСУШЛИВИХ УМОВАХ ПІВДНЯ УКРАЇНИ

У результаті аналізу інтрогресивного матеріалу пшениці м'якої озимої встановлено, що лінії, отримані від зразка, що містить транслокацію 1BL.1RS у каріотипі та *T. timopheevii* у родоводі, є найбільш стійкими до видів іржі. Лінії, що містять чужинні гени *Lr42* і *Hs*, характеризуються вищою врожайністю, ніж рекурент та стандарти. Виявлено кореляції між урожайністю та вмістом білка в зерні ($r = -0,40^{***}$), стійкістю до жовтої іржі ($R_{sp} = 0,19^* \dots 0,26^{***}$), септоріозу ($R_{sp} = 0,27^{***}$) та індексом посухостійкості ($r^{sp} = 0,69^{***}$). Відібрано 18 перспективних ліній за комплексом ознак, 4 лінії – з високим індексом посухостійкості.

Ключові слова: пшениця; експериментальні лінії; стійкість до хвороб; індекс посухостійкості; агрономічні ознаки; продуктивність

Значна частина наявних на сьогодні агротехнологій ґрунтується на інтенсивному використанні генетичних ресурсів рослин, завдяки чому вдалося набагато збільшити потенційну врожайність пшениці і таким чином перевершити рубіж 100 ц/га [5, 8]. Так, потенційна врожайність сортів Селекційно-генетичного інституту – Національного центру насіннезнавства та сортовивчення (СГІ–НЦНС) Княгиня Ольга і Піра складає 117,4 та 125,7 ц/га, відповідно [6], а сорти Інституту фізіології рослин і генетики НАН України Смуглянка, Золотоколоса і Фаворитка вперше за всю історію України сформували рекордний урожай – від 124,0 до 131,8 ц/га [9]. У світі найвищий рівень урожайності – 174 ц/га був досягнутий у Новій Зеландії у 2020 році [21].

Проте, разом зі зростанням продуктивності сучасних сортів суттєво загострилася проблема генетичного підвищення їх стійкості до впливу стресових чинників, які можуть істотно знижувати врожай [22]. Зокрема, кліматичні змі-

ни, спричинені глобальним потеплінням, мають негативні наслідки для сільськогосподарства, спричиняючи зміну структури опадів, високу температуру, посуху, що спричиняє абіотичний стрес для рослин [6, 22]. Підвищення температури взимку прискорює еволюцію патогенів, частіше з'являються нові раси, які долають стійкість наявних сортів [18, 27, 35]. Цілком зрозуміло, що раціональна стратегія селекції озимої пшениці на стійкість має передбачати розширення різноманіття селекційного матеріалу у відношенні дефіцитних ознак, зокрема шляхом віддаленої гібридизації [7, 23, 28, 33].

Метою нашого дослідження було вивчення стійкості ліній, створених методом віддаленої гібридизації родичів пшениці з сучасними сортами, до основних хвороб пшениці та оцінка впливу чужинних генів на агрономічні ознаки у сприятливих і посушливих умовах Південного Степу України.

Матеріали і методи дослідження

Рослинний матеріал налічував загалом 153 лінії пшениці м'якої озимої, одержані від схрещування сучасних сортів СГІ–НЦНС з колекційним зразком (Н74/90–245), оригінальними інтрогресивними лініями (E200/97–2, 592PH16 та E214/09–1) та амфіплоїдами за участі *Aegilops tauschii* Coss (АД Жирова, ES4, ES17, ES20 та ES25), а також рекурентний сорт (Одеська 267) та шість сортів-стандартів для посушливої кліматичної зони України (Антонівка, Куяльник, Мудрість, Ветеран, Оптима і Наснага). Експериментальні лінії характеризуються різним походженням та ступенем насиченості генетичним матеріалом сучасних сортів. Загальна інформація про їх родовід з детальним описом комбінацій схрещування, статус чужинних джерел і наявність чужинних ознак була представлена в наших попередніх публікаціях [10, 11].

Усі досліджувані лінії були виведені методом Pedigree у результаті перманентних індивідуальних доборів як при беккросуванні, так і після кожного самозапилення, починаючи з першого покоління, що розщеплювалося. Оскільки пріоритетом дослідження ліній була адаптивність, хімічний захист посівів не проводився, тому сформований рівень урожайності можна вважати результатом реалізації потенціалу продуктивності та генетично зумовленої стійкості кожної лінії в умовах впливу комплексу абіотичних та біотичних негативних чинників.

Польові експерименти. Виділені експериментальні лінії та сорти-стандарту вивчалися у контрольному розсаднику (КР) у двох екологічних пунктах (спеціальних сівозмінах) – у СГІ–НЦНС та на експериментальній базі інституту «Дачна» (ЕБ «Дачна», с. Дачна Біляївського району Одеської області). При цьому 144 лінії було вирощено у 2018–2019 рр. у СГІ–НЦНС, 152 лінії – у 2019–2020 рр. на ЕБ «Дачна», з них 143 – в обидва сезони. Разом зі стандартами матриця даних для статистичного аналізу для визначення адаптивних властивостей матеріалу складалася із 152 зразків. Крім того, вісімнадцять кращих лі-

ній повторно вирощувалися протягом 2020–2021 рр. на ЕБ «Дачна». Детальна інформація про сівбу, внесення добрив і збирання врожаю наведена в попередніх публікаціях [10, 29].

Стійкість до поширених захворювань (борошниста роса (*Blumeria graminis* (DC) Speer f. sp. *tritici* March.), листкова (*Puccinia triticina* Erikss. & Henn.), стеблова (*Puccinia graminis* sp. *tritici* Erikss. & Henn.) та жовта (*Puccinia striiformis* West.) іржа, септоріоз пшениці (*Septoria tritici* Rob. ex Desm.)) досліджувалась у всіх 153 ліній на природному інфекційному фоні протягом 2015–2021 років за весь період створення та дослідження ліній. Паралельно оцінювали стійкість до листової та стеблової іржі на провокаційному фоні в інфекційному розсаднику відділу фітопатології та ентомології СГІ–НЦНС у 2016–2021 рр. Крім того, у 2021 р. були поширені піренофороз (*Pyrenophora tritici-repentis* Died.) та тверда сажка (*Tilletia caries* (DC.) Tul.). Ступінь ураження дорослих рослин визначали у фазі максимального розвитку хвороби за допомогою 9-бальної уніфікованої шкали [1] одноманітно: 1–2 – дуже сприйнятливі, 3 – високо сприйнятливі, 4 – сприйнятливі, 5 – помірно сприйнятливі, 6 – помірно стійкі, 7 – стійкі, 8 – високо стійкі, 9 – імунні.

Умови, в яких вирощувалися рослини, дуже різнилися залежно від року. Вегетаційний сезон 2018–2019 рр. характеризувався як помірно посушливий, але був переважно сприятливим із загальною кількістю опадів 172 мм [34]. Сезон 2019–2020 рр. відзначився тривалою сильною посухою із загальною кількістю опадів за зиму 26 мм та відсутністю продуктивних опадів навесні, що спричинило недостатню кількість вологи для розвитку рослин. Восени вегетаційного періоду 2020–21 рр. дощів не було, за винятком опадів (23 мм) 4–5 вересня. Висока температура повітря (до 31 °C у вересні та 24 °C у жовтні) призвела до дуже гострої ґрунтової посухи; протягом жовтня – грудня в орному шарі ґрунту майже не було запасів вологи. При посіві 10–12 жовтня насіння втратило енергію проростання на фоні провокативного зволоження (4 мм) ґрунту, сходи були надто пізні (повні сходи отримали лише в січні), слабкі і розріджені. Рослини пройшли яровизацію у стані зерна та паростків, що позначилося на слабкому кущінні навесні. Рясні весняно-літні дощі сприяли нарощуванню вегетативної маси вцілілих посівів, але не їх зернової продуктивності. Отже, індекс посухостійкості розраховували як частку врожайності в сезон гострої посухи 2020 або 2021 років відносно врожайності в задовільний сезон 2019 року: «Індекс посухостійкості», % = («Урожайність зерна в 2020 або в 2021 рр.», ц/га / «Урожайність зерна у 2019 р.», ц/га) × 100%. На відміну від [15] та [11] індекс, який розраховується за цією формулою, прямо пропорційний рівню стійкості до посухи.

Лабораторні методи. Загальний вміст білка визначали методом К'ельдаля. Масу тисячі зернин (МТЗ) вимірювали за стандартною методикою (ДСТУ 4138–2002). Якість зерна визначали методом седиментації SDS30'K [12]. Розраховували також додаткові критерії: «Збір білка з одиниці площі», ц/га = («Уро-

жай зерна», ц/га \times «Загальний вміст білка в зерні»,%) / 100% і «Абсолютний вміст білка в перерахунку на 1000 зернин», г = («МТЗ», г \times «Загальний вміст білка»,%) / 100%, як запропоновано [3]. Це дозволяє нейтралізувати варіацію ознаки «вміст білка», зумовлену щуплістю зерна чи низькою урожайністю ліній під впливом неконтрольованих чинників.

Статистичний аналіз. Дані опрацьовували за допомогою дисперсійного та кореляційного аналізу [13] з використанням програмного забезпечення Statistica (StatSoft Inc.). Перед аналізом даних відсоткові значення були переведені в кутовий коефіцієнт Фішера (φ) [4]. Для кількісних ознак розраховували коефіцієнт лінійної кореляції Пірсона (r), а для бальних оцінок – непараметричний коефіцієнт рангової кореляції Спірмена (R_{sp}). Для порівняння середніх значень (M) та аналізу їхньої мінливості використовували найменшу істотну різницю ($HP_{0,05}$), стандартне відхилення (SD), межі варіації (LV) і рівень статистичної значущості (p). Визначені нами або взяті з літератури показники наводяться в таблицях і тексті з уніфікованими позначеннями їхньої вірогідності: *, ** і *** – вірогідні при $p < 0,05, 0,01, \text{ і } 0,001$ рівні значущості, відповідно.

Результати досліджень та їх обговорення

Фітопатологічна оцінка виявила широку варіативність ступеня ураження експериментальних ліній борошнистою россою, листовою і жовтою іржею та септоріозом листя протягом років дослідження. Кореляції між оцінками одного і того ж захворювання, отримані на тих самих лініях у різні роки, становили $R_{sp} = 0,42^{***}$ для борошнистої роси (між 2016 і 2019 роками), коливалися в межах $R_{sp} = 0,45^{***} \dots 0,71^{***}$ для листової іржі (між 2016, 2018 і 2019 роками) і становили $R_{sp} = 0,22^{**}$ для жовтої іржі (між 2015 і 2016 роками) та $R_{sp} = 0,31^{***}$ для септоріозу (між 2016 і 2019 роками). Це відповідає коефіцієнтам рангової кореляції, одержаним в минулі роки на інших вибірках ліній [10], і може бути наслідком змін у расовому складі патогенів, про що свідчать роботи фітопатологів [1, 35]. Найбільш постійною протягом років була реакція на стеблову іржу [10, 29]; досліджувані лінії більше різнилися залежно від походження, ніж умов року. Ймовірно, це пов'язано з однаковим расовим складом штучного інфекційного фону захворювання (рис. 1а) протягом багатьох років і, отже, може розглядатися як маркер інтрогресії.

Більшість експериментальних ліній виявилися стійкими до одного з видів іржі (табл. 1), що пов'язано з успішною інтрогресією чужинних генів *Lr*, *Yr* або *Sr* з усіх джерел, залучених до гібридизації. Стійких до борошнистої роси ліній було мало, а стійкості до септоріозу не виявлено; кращі лінії показали помірну сприйнятливості (5 балів) на рівні стандартів. Стійкі до стеблової іржі лінії часто були стійкими також до листової (рис. 1б), але не до жовтої іржі. Проте виділено декілька ліній, стійких до всіх видів іржі (E212/09, AIL87PH18, AIL341/18 та ін.). У цьому відношенні найбільш ефективними виявилися по-



Рис. 1. Ураження рослин накопичувача стебловою іржею на штучному інфекційному фоні у карантинному розсаднику (а). Сійка до листкової і стеблової іржі лінія AIL236PH18 (б)

Таблиця 1

Середні показники стійкості 153 експериментальних ліній до поширених хвороб за 2015–2021 рр. та їхні кореляції з урожайністю

Хво-ро-ба ¹⁾	% ліній з реакцією (бали)					Статистичні параметри ²⁾				
	Сприйнятливих			Стійких		<i>M</i>	<i>SD</i>	<i>LV</i>	<i>R_{sp}</i> 2019	<i>R_{sp}</i> 2020
	1–2	3–4	5	6–7	8–9					
PM	1,3	58,2	25,5	13,7	1,3	4,3	1,25	1–8	–0,04	0,11
LR	3,3	37,3	4,6	51,6	3,3	5,4	1,72	2–8	–0,08	–0,07
YR	4,6	45,8	3,9	44,4	1,3	5,1	1,63	2–8	0,19*	0,26***
SR	33,3	25,5	10,5	27,5	3,3	4,0	2,25	1–8	–0,08	0,07
STB	3,9	88,2	7,8	–	–	3,7	0,67	2–5	0,14	0,27***

¹⁾ PM – борошниста роса, LR – листкова іржа, YR – жовта іржа, SR – стеблова іржа (штучний інфекційний фон), STB – септоріоз листя; ²⁾ *M* – середнє значення ознаки по лініях, *SD* – стандартне відхилення, *LV* – межі варіації (min-max), *R_{sp}* – непараметричний коефіцієнт кореляції Спірмена, * та *** – вірогідно при $p < 0,05$ та $p < 0,001$, відповідно.

хідні колекційного зразка H74/90–245 (Tom Pouce Blanc / AD (*T. timopheevii* Zhuk.-*Ae. tauschii* ssp. *strangulata* Coss.) // Аврора /3/ Rusalka), створеного у Болгарії у Добруджанському сільськогосподарському інституті-Генерал Тошево. Відомо, що комбінуючи чужинні гени стійкості з різних джерел, у цьому інституті було створено низку донорів стійкості до іржастих хвороб [2].

Слід зазначити, що у зразка H74/90–245 та його похідних за допомогою електрофорезу запасних білків була виявлена пшенично-житня транслокація 1BL.1RS типу Аврора [10, 11]. Їхні нащадки – деякі стійкі лінії, вивчені у чинному дослідженні, можливо, успадкували цю транслокацію. Відомо, що її коротке плече несе низку зчеплених генів стійкості *Lr26/Sr31/Yr9/Pm8* [25]. Хоча *Sr31* та *Yr9* досі ефективні в Україні [1, 9], все ж досягнутий рівень стійкості кращих ліній (табл. 1) не може бути зумовлений лише транслокацією 1BL.1RS. Зокрема відомо, що в генотипі сортів, що входять до родоводу удосконалених ліній, присутній генний кластер *Lr34/Sr57/Yr18/Pm38*, який у взаємодії з чужинними генами може підсилювати їх дію [10]. Можливо також, що деякі ефективні *Lr*, *Yr* і *Sr* гени походять від складових амфіплоїда AD(*T. timopheevii*-*Ae. tauschii*), який входить до родоводу зразка H74/90–245. Так, відомо, що гени *Sr36* і *Sr37* від *T. timopheevii* забезпечують помірну сприйнятливість (4–5 балів) до стеблової іржі в умовах півдня України [14].

Нажаль, генофонд *T. timopheevii* здебільшого ігнорується селекцією [19] через недостатню ефективність інтрогресивних процесів; хромосоми специфічних субгеномів A^t і G структурно відрізняються від хромосом пшениці м'якої [20], що ускладнює інтрогресію генів стійкості. Їх генетичний матеріал переноситься в пшеницю зазвичай шляхом транслокації великих сегментів або заміщення цілих хромосом. При цьому наявність такої кількості чужинного хроматину спричиняє зниження продуктивності інтрогресивного матеріалу. Ймовірно, для мінімізації кількості чужинного генетичного матеріалу та успішного використання генів стійкості з геному A^tG необхідна індукція пшенично-чужинного аlosиндезу [16, 36]. Більш ефективним видається використання донора D геному – *Ae. tauschii*, який характеризується великою різноманітністю за ознаками стійкості до хвороб, шкідників, абіотичних факторів [30]. Так, у *Ae. tauschii* ідентифіковані ефективні гени стійкості до збудника стеблової іржі пшениці, зокрема раси Ug99, [17]. Отже, вдале поєднання генів стійкості, розташованих у транслокації 1BL.1RS, з ефективними генами стійкості з інших джерел є перевагою даного дослідження.

Для визначення впливу чужинних генів стійкості досліджених ліній на їх урожайність проводили кореляційний аналіз, який виявив слабкий позитивний зв'язок урожайності лише зі стійкістю до жовтої іржі та септоріозу (табл. 1). Отже, ці хвороби найбільш шкідливі на півдні України. Відсутність кореляції між урожайністю та стійкістю до борошнистої роси, листкової чи стеблової іржі в цілому відповідає нашим попереднім даним [10] і, очевидно, пов'язана з слабким природним фоном цих захворювань. В іншому дослідженні [11] була

виявлена слабка позитивна кореляція ($R_{sp}=0,34^{**}$) між урожайністю та стійкістю до стеблової іржі, що пояснюється позитивним ефектом транслокації 1BL.1RS на обидві ознаки. Відсутність такої кореляції в даній (табл. 1) і попередній [10] роботах, можливо, пояснюється іншим набором ліній (невеликою часткою ліній з транслокацією) або дещо іншими умовами років дослідження.

Відсутність опадів навесні 2020 року знизил висоту рослин в середньому на 16 см, порівняно з 2019 роком. Показники МТЗ та вмісту білка змінювалися по роках неоднозначно; часто відбувалася зміна рангів. Проте, в середньому вони були дещо вищими у посушливому 2020 році, що відповідає літературним даним стосовно вмісту білка, але суперечить стосовно МТЗ [26]. Значно вищим був збір білка у 2019 році (6,8 ц/га проти 4,9 ц/га у 2020 р.). В основному на показник вплинула врожайність зерна, яка також була значно вищою у більш сприятливому 2019 році (64,0 ц/га проти 43,2 ц/га у 2020 р.). Проте за абсолютним вмістом білка в перерахунку на 1000 зернин спостерігається протилежна тенденція (3,94 г у 2019 р. проти 4,41 г у 2020 р.). За винятком дати колосіння, усі відмінності між середніми є значущими при $p < 0,001$ (табл. 2).

Таблиця 2

Вплив посухи на основні агрономічні ознаки ліній пшениці у 2020 р., порівняно з більш сприятливим вегетаційним періодом 2019 р.

Ознака	Веgetаційний період		Вплив посухи	
	2018–2019	2019–2020	абсолютні значення	%
Дата колосіння, травень	12,4±1,99 ¹⁾ (8–17)	12,0±1,76 (9–17)	–0,4	–3,2
Висота рослин, см	104,8±10,2 (73–140)	88,8±7,3 (60–115)	–16,0***	–15,3
Урожайність, ц/га	64,0±9,3 (40,0–88,0)	43,2±8,6 (11,1–60,8)	–20,8***	–32,5
Вміст білка, %	10,6±0,78 (8,6–13,6)	11,4±0,99 (9,3–15,9)	+0,83***	+7,8
Збір білка, ц/га	6,8±1,1 (4,3–10,2)	4,9±0,9 (1,3–7,0)	–1,9***	–27,7
Маса 1000 зернин, г	37,2±3,14 (23,4–47,0)	38,7±3,72 (23,1–51,5)	+1,45***	+3,9
Абсолютний вміст білка на 1000 зернин, г	3,94±0,42 (3,06–5,47)	4,41±0,55 (3,33–6,75)	+0,47***	+12,0

¹⁾ Середнє значення ± стандартне відхилення та межі варіації (в дужках).

*** – вірогідно при $p < 0,001$.

Посуха також вплинула на кореляційні зв'язки між ознаками в різні сезони. Так, вірогідна, хоча і слабка, кореляція врожайності з датою колосіння ($r=0,22^{**}$), вмістом білка ($r=-0,40^{***}$) та МТЗ ($r=0,20^*$), а також між датою колосіння та МТЗ ($r=-0,18^*$) була виявлена в гостро посушливому 2020 р. і не спостерігалась у більш сприятливому 2019 р. Навпаки, кореляція висоти рослин із вмістом білка, МТЗ та абсолютним вмістом білка у перерахунку на

1000 зернин, яка спостерігалася за сприятливих умов 2019 р., зникла у 2020 р. (табл. 3), що може бути зумовлено суттєвим зменшенням дисперсії ознаки висота рослин (табл. 2) під впливом посухи. Ознаки дата колосіння, висота рослин та МТЗ мали найвищі кореляції між середовищами (табл. 3), що свідчить про їх високу успадкованість.

За винятком двох ліній, загальна врожайність у 2019 р. була вищою, ніж у 2020 р. (табл. 2), що в цілому відповідає літературним даним [26]. При цьому лінія АІЛ391/18 (Куяльник /4/ Од. 267 / Н74/90–245 F₂ // Од. 267*⁴ /3/ Селянка F₇ /5/ Ватажок F₆) мала однакову врожайність в обидва сезони (55,6 та 55,9 ц/га у 2019 та 2020 рр., відповідно). І лише лінія РІЛ906/16 (Селянка / ES20 F₂ // Од. 267 F₈) була більш урожайною в умовах посухи 2020 р. (58,0 ц/га), але відзначилася надто низькою урожайністю у сприятливому 2019 р. (48,0 ц/га), що може бути спричинено неконтрольованими чинниками. Це призвело до появи значень частки врожайності зерна у 2020 р. від урожайності у 2019 р. більших, ніж 100% ($\varphi > 3,142$, рис. 2), які в цілому коливалися від 19,8% до 120,8% для дослідних ліній і від 63,3% до 83,1% для стандартів (табл. 4). Найгірша посухостійкість виявлена у лінії МА1 (24,2%), яка має модифіковану транслокацію 1BL.1RS_m на генетичному фоні ярого сорту Равон 76 [24], та її похідних. Водночас, 11,2% мали індекс посухостійкості вище або на рівні стандартів.

Таблиця 3

Кореляції між агрономічними ознаками досліджених ліній у 2019 р. (під діагоналлю, N=144) та у 2020 р. (над діагоналлю, N=152)

Ознака	Дата колосіння	Висота рослин	Урожайність	Вміст білка	Збір білка	МТЗ ¹⁾	Абс. вміст білка на 1000 зернин
Дата колосіння	0,79*** ²⁾	-0,10	0,08	0,22**	0,17*	-0,07	0,09
Висота рослин	0,09	0,70***	0,08	0,22**	0,16	0,26**	0,36***
Урожайність	0,22**	-0,03	0,49***	0,01	0,89***	0,12	0,10
Вміст білка	0,08	0,06	-0,40***	0,54***	0,45***	-0,10	0,58***
Збір білка	0,26***	0,01	0,92***	-0,03	0,42***	0,06	0,35***
МТЗ	-0,18*	0,13	0,20*	-0,12	0,18*	0,74***	0,75***
Абс. вміст білка на 1000 зернин	-0,10	0,14	-0,10	0,56***	0,13	0,75***	0,60***

¹⁾ МТЗ – маса тисячі зернин.

²⁾ По діагоналі – між однаковими ознаками, на тих же самих 143 лініях, вирощених у різні вегетаційні сезони. *, **, *** – вірогідно при $p < 0,05$, $< 0,01$ та $< 0,001$, відповідно.

Переважаю індекс посухостійкості визначався врожайністю в посушливих умовах 2020 р. ($r = 0,69^{***}$), що цілком очевидно, оскільки посухостійкість матеріалу залежить від реалізації його потенційної продуктивності за відсутності адекватної кількості вологи. Однак, індекс посухостійкості також був обернено пропорційним значенням урожайності за сприятливих умов ($r = -0,26^{**}$), що навряд чи має біологічне підґрунтя. Більш того, за винятком трьох ліній з максимальними значеннями індексу посухостійкості та трьох ліній з мінімальними його значеннями, переважна більшість точок на діаграмі розсіювання задовільно вписується в загальну тенденцію (рис. 2). Тобто, менш урожайні в 2019 р. лінії менше знижували врожайність у посушливому 2020 р. і, отже, були класифіковані як більш стійкі до посухи. Тому при визначенні посухостійкості матеріалу необхідно враховувати також його врожайність у сприятливих умовах. Майже ті ж самі значення коефіцієнтів кореляції виявлено між індексом посухостійкості та збором білка ($r = -0,25^{**}$ у 2019 р. та $r = 0,69^{***}$ у 2020 р.), що зумовлено значним внеском урожайності в цю ознаку. Між індексом посухостійкості та вмістом білка у 2020 році спостерігався суттєвий, хоча й дуже слабкий, кореляційний зв'язок ($r = -0,17^*$). Очевидно, це пов'язано з негативною кореляцією між урожайністю ліній та вмістом білка ($r = -0,42^{***}$) у 2020 р. Кореляційні зв'язки між індексом посухостійкості, з одного боку, та МТЗ, вмістом білка у 2019 р. і показниками абсолютного вмісту білка у перерахунку на 1000 зернин, з іншого, були невірними.

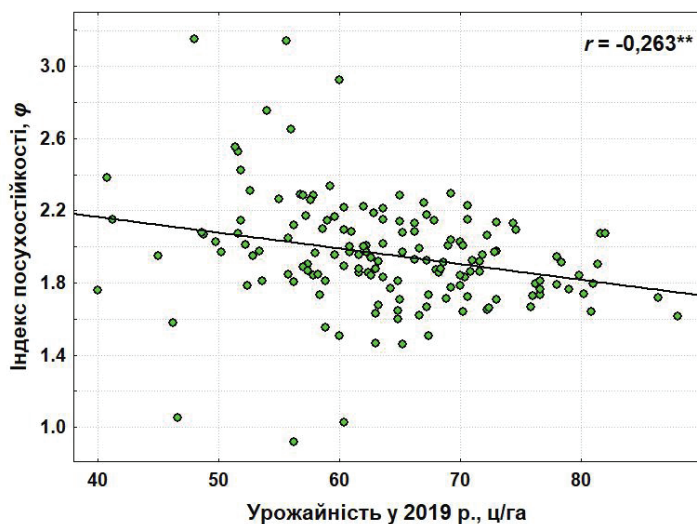


Рис. 2. Діаграма розсіювання між індексом посухостійкості (відсотки переведені у кутовий коефіцієнт φ) та урожайністю зерна у КР 2019 р.

За даними 2020 р. було виділено та висіяно на наступний сезон 2020–2021 рр. вісімнадцять експериментальних ліній (NIL2, NIL4, AIL327/18, AIL341/18 та ін.) з різним рівнем стійкості до борошністої роси чи видів іржі. Лінії поєднували високу загальну селекційну оцінку з продуктивністю на рівні або вище найближчого стандарту в умовах посухи 2020 р. та найвищим індексом посухостійкості (табл. 4).

Таблиця 4

**Показники стійкості та загальна селекційна оцінка
виділених ліній за роки дослідження**

Сорт чи лінія ¹⁾	Стійкість до хвороб (бали) ²⁾ :						Індекс посухостійкості		Загальна селекційна оцінка бали ³⁾
	PM	LR	YR	SR	STB	TS	2020 ⁴⁾	2021 ⁴⁾	
Од. 267 (Rec)	3–4 ³	3–5	4–5	1–2	4–6	5	61,5	32,2	4...5-
NIL2	3–4	6–8	4–5	1–2	4–7	5	66,3	26,9	4+
NIL4	4	3–4	4–5	1–2	4–5	7	74,1	32,4	4+...5-
E212/09	7–8	5–7	6–7	5	3–4	4	80,6	34,1	4+...5+
E214/09–7	4–5	2–4	4–7	4–6	4–5	4	77,3	22,0	5+...2-
E2776/14	5	3–6	5–7	2–3	4–5	5	74,9	21,0	4...4+
E2778/14	6–8	3–6	5–7	3	4–5	7	73,6	30,6	4...5+
PIL860/16	6	3–5	6–7	2	4	4	98,8	24,8	5...5+
PIL906/16	6–8	7–8	4–7	2	4–5	4	120,8	34,4	5+...2-
BL1015/16	3	3–5	6	2–3	3–5	6	69,6	30,1	4+...5-
BL1024/16	5	3–5	4	2–4	4–5	8	72,4	34,4	4...5-
BL1025/16	4–5	3–5	4	2–4	4–5	6	82,8	42,8	4...5-
AIL327/18	5	3–4	4–7	2–3	4–5	5	74,1	23,4	4...5-
AIL341/18	4	6–7 ¹⁾	4–7	7	4–5	4	77,5	20,2	4...5-
AIL391/18	4	3–5	5–7	5–7	5	5	100,5	23,6	4...5-
AIL890/18	5	3–4	4	2–4	3–4	4	79,9	38,2	5...5+
AIL87PH18	4	5–7	5–7	6–8	3	6	85,9	13,0	4+...5+
AIL236PH18	4–6	5–7	5–6	6–8	3–5	4	76,6	9,5	5+...2-
PIL355PH18	4	6–7	7	2	5	6	76,7	29,5	4...5-
Куяльник (St)	3–4	3–4	4–5	2–3	3–6	4	74,1	37,4	4...5
Наснага (St)	3–4	3–4	3	2–3	4–5	4	70,4	37,9	4...5

¹⁾ E – Еритроспермум, NIL – майже ізогенна лінія, PIL – примітивна інтрогресивна лінія, AIL – удосконалена інтрогресивна лінія, BL – селекційна лінія, PH – лінія з польового інфекційного розсадника відділу фітопатології та ентомології; Rec – рекурентний сорт, St – стандарт.

²⁾ PM, LR, YR, SR, STB, TS – стійкість, відповідно, до борошністої роси, листкової, жовтої і стеблової іржі, септоріозу та піренофорозу. Бали відповідають інтенсивності ураження у відсотках: 1 відповідає 100%; 2–90%; 3–65%; 4–40%; 5–25%; 6–15%; 7–10%; 8–5%; і 9–0%. Ураження накопичувачів інфекції та індикаторів високої сприйнятливості до хвороб – 1 бал щороку.

³⁾ Діапазон варіації бальних оцінок за роки дослідження. ⁴⁾ Відсоток від урожайності в 2019 р.

Шість із них були отримані від колекційного зразка Н74/90–245. Виходячи з наявної у них стійкості до стеблової іржі, ці лінії можуть нести транслокацію 1BL.1RS. За винятком NIL4 (Од.267 / E124/03 // Од.267*¹⁰ F₇), жодна з 18 ліній не виявила чужинних морфологічних ознак. Здебільшого виділені лінії колювалися пізніше стандартів, за висотою рослин були на рівні, вище або трохи нижче стандартів (табл. 5).

Таблиця 5

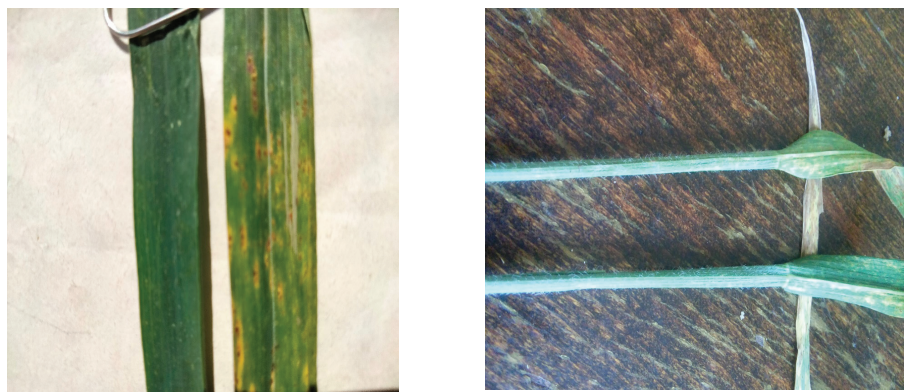
Середні значення агрономічних ознак за 2019–2021 рр.

Сорт чи лінія	Дата колосіння травень	Висота рослин см	Урожай- ність ц/га	Вміст білка %	Збір білка ц/га	МТЗ г	Абс.вміст білка на 1000 зернин, г	Седимен- тація мл
Од.267 (Rec)	18,3	100,0	52,1	11,2	7,41	38,9	4,04	57
NIL2	17,3	94,3	52,4	11,4	7,74	43,6	4,69	74
NIL4	19,3	101,7	56,1	11,1	7,87	40,1	4,23	62
E212/09	18,3	82,3	51,2	11,1	7,06	44,0	4,80	56
E214/09–7	18,3	85,0	45,0	10,4	6,23	41,1	4,11	54
E2776/14	18,3	84,3	48,7	10,3	6,69	38,2	3,93	62
E2778/14	18,7	87,7	52,0	10,5	5,92	43,3	4,86	55
PII860/16	17,0	98,3	44,7	10,7	6,38	38,1	4,01	64
PII906/16	21,7	72,7	40,8	10,5	5,60	42,0	4,34	44
BL1015/16	17,7	84,0	48,6	10,6	6,46	43,9	4,60	57
BL1024/16	19,0	90,3	47,7	10,4	6,14	40,7	4,12	62
BL1025/16	18,7	85,3	48,9	10,6	6,27	39,4	4,11	58
AIL327/18	16,3	92,3	54,0	10,8	7,81	40,3	4,10	55
AIL341/18	19,3	97,0	46,5	12,1	7,65	35,7	4,30	57
AIL391/18	21,3	87,0	41,5	11,4	6,38	37,4	4,24	64
AIL890/18	17,3	84,0	46,2	9,3	5,28	40,1	3,62	60
AIL87PH18	18,0	87,0	39,5	11,1	6,15	35,4	3,92	58
AIL236PH18	17,3	81,7	46,2	10,2	6,65	38,4	3,87	51
PII355PH18	15,7	89,7	50,2	10,9	6,93	45,4	4,76	51
Куяльник(St)	16,8	90,8	48,3	10,1	6,04	37,5	3,80	62
Наснага (St)	17,1	90,5	50,8	10,4	6,33	37,1	4,26	54
НІР _{0,05} ²⁾	1,4	7,4	9,7	1,2	2,12	3,4	0,67	-

¹⁾ Лінії, відібрані для попереднього сортовибування, позначені жирним шрифтом. ²⁾ НІР_{0,05} – найменша істотна різниця при $p < 0,05$.

Майже ізогенна лінія NIL2 (Од.267 / ПЕАГ // Од.267*¹⁰ F₇) несе ген *Lr42* від амфіплоїда ПЕАГ (*T. dicoccum* Schuebl. / *Aegilops tauschii* Coss.) на генетичному фоні сорту Одеська 267. Окрім стійкості до листової іржі (табл. 4, рис. 3а), лінія була більш рання та нижча за рекурентний сорт і мала дещо вищі за стандарти показники врожайності, вмісту білка, МТЗ та седиментації (табл. 5), але

не посухостійкості. Лінія NIL4 з опушенням нижньої частини стебла (листочкових піхв) (рис. 3б) регулярно перевищувала за продуктивністю рекурентний сорт, а в даній роботі й стандарти. Лінії NIL2, E2776/14, P1L860/16, BL1015/16, A1L341/18, A1L391/18, A1L87PH18 і A1L236PH18 були сильно розріджені, а лінії E214/09–7, BL1015/16 і A1L236PH18 уражалися твердою сажкою і були вибракувані. Лінія P1L906/16, яка мала найвищий індекс посухостійкості у 2020 р., мала низьку загальну селекційну оцінку, була надто короткостебловою та мала низьку врожайність (16,5 ц/га) у 2021 р.



а

б

Рис. 3. Майже ізогенна лінія NIL2 з ознаками стійкості до листової іржі (зліва) та рекурентний сорт Од. 267 (справа) (а); майже ізогенна лінія NIL4 з опушенням нижньої частини стебла (листочкових піхв) (б)

Слід зазначити, що виділена лінія E2776/14 (**Vigen** / Од. 267 // Селянка F₆), яка мала найвищу продуктивність та вміст білка в попередній публікації [11], не проявила свої переваги в умовах гострої осінньої посухи 2020–2021 рр. та показала урожайність 15,7 ц/га і вміст білка на рівні стандартів. Крім того, лінія P1L355PH18 (Селянка / **ES20** F₂ // Од. 267 F₅ /3/ Гурт F₄), раніше відібрана за комплексом ознак (урожайність, вміст білка та крупне зерно) [10], у даній роботі показала найвищу МТЗ, але врожайність і вміст білка були на рівні стандартів і середніх значень інших ліній (табл. 5).

У 2021 році внаслідок гострої осінньої посухи абсолютно всі виділені дослідні лінії, а також стандарти, різко знизили врожайність; недоотримання зерна сягало близько 70% від урожаю 2019 р. (табл. 4). В настільки суворих умовах, незважаючи на високу потенційну продуктивність виділених ліній, середньорічні показники їх урожайності були загалом низькими, різниця між ними була майже відсутня, і лише декілька ліній вірогідно відрізнялися від рівня стандартів (табл. 5). Те ж саме відбувається по всьому світі [22], тому потрібні нові джерела генів стійкості до хвороб [1] або абіотичних стресорів [22].

Крім того, деякі лінії відрізнялися від стандартів за датою колосіння, високою рослин, вмістом білка в зерні, МТЗ та абсолютним вмістом білка в 1000 зернин (табл. 5). Відсутність суттєвих відмінностей між лініями за збором білка з одиниці площі пояснюється сильною варіативністю обох компонентів ознаки (урожайності та вмісту білка) в залежності від умов року. У результаті роботи чотири перспективні посухостійкі лінії: NIL4, E212/09 (**H242/97-1** / Од. 267*³ // Куяльник F_∞), E2778/14 (**Vigen** / Од. 267 // Селянка F₆) та AIL890/18 (Куяльник / **V241/09** F₄) були відібрані для попереднього сортовипробування. Ці лінії показали найвищу врожайність у посушливому 2021 р., не уразилися твердою сажкою та мали якість (значення седиментації SDS30'K) на рівні стандартів. Незважаючи на те, що лінія AIL890/18 не перевищувала абсолютних значень середньої врожайності стандартів, мала низький вміст білка та не була стійкою до досліджуваних хвороб, вона показала найкращу загальну селекційну оцінку та найвищі показники посухостійкості після лінії BL1025/16 (табл. 4).

Незважаючи на те, що схрещування з дикими або спорідненими видами залишається привабливим методом поліпшення пшениці, ця стратегія вимагає ретельного вибору батьківського сорту, а також достатньої кількості зворотних схрещувань. Це пояснюється тим, що кожний сучасний сорт містить унікальну асоціацію генів адаптації до конкретних умов вирощування, що є результатом багатовікової селекції. Гібридизація, особливо віддалена, порушує сформований генний комплекс. Як наслідок, обмежена кількість корисних ознак, наданих дикими видами (таких як стійкість до хвороб), може бути переважена багатьма небажаними ознаками. Наприклад, суттєвим недоліком високопродуктивних інтрогресивних ліній є нестабільність врожаю в різних умовах [10, 11]. Крім того, при пересіві в селекційних підрозділах протягом кількох років лінії виявляють гетерогенність за стійкістю до хвороб – ознаками, за якими їх відбирали, або повністю втрачають стійкість. Так, серед 57 селекційних ліній, узятих із контрольного розсадника чи попереднього сортовипробування і пересіяних у 2021 році на провокаційному фоні, лише 20 виявилися константними за стійкістю до листової та стеблової іржі. Тому лише деякі з них стають сортами, що характерно не лише для СГІ–НЦНС [1, 6, 7], а й для інших селекційних установ [9, 32]. Зважаючи на обмежену вибірку рослин в перших генераціях, що розщеплюються, відновити втрачений генофон легше всього шляхом численних насичувальних схрещувань із сучасними високопродуктивними сортами при перманентному доборі цінних ознак.

Випробування інтрогресивних ліній у СГІ–НЦНС проводяться уже протягом багатьох років. Кожного сезону виділяються декілька ліній, які перевищують у даних умовах найближчі стандарти за врожайністю та мають деякі чужинні ознаки, головним чином стійкість до хвороб. Але при посіві цих ліній великими ділянками в 5–6 кратній повторності, вони, як правило, поступаються стандартам. Отже, шляхом віддаленої гібридизації можливо поліпшити пшеницю

м'яку озиму стосовно окремих характеристик (вміст білка, крупнозерність, стійкість до грибних хвороб чи абіотичних чинників), але не потенційної продуктивності. Очевидно, для подальшого підвищення саме продуктивності, яка, як відомо, досягається шляхом кращого поєднання елементів продуктивності [31] більш доцільно використовувати внутрішньовидову гібридизацію із застосуванням екологічно віддалених сортів.

Висновки

1. Ступінь ураження матеріалу борошнистою россою, листовою та жовтою іржею, а також септоріозом листя має широкий діапазон мінливості за роками. Найбільш постійною була реакція на стеблову іржу; лінії більшою мірою різнилися залежно від свого походження, ніж умов року.

2. Стійкість до хвороб залежить від виду збудника та джерела чужинної мінливості. Стійкість до одного виду іржі була успішно передана з усіх джерел, залучених до гібридизації, але до всіх іржастих захворювань – переважно від зразка Н74/90–245, що містить транслокацію 1BL.1RS у каріотипі та *T. timopheevii* у родоводі. Виявлена низька частота ліній, стійких до борошнистої роси, відсутність стійкості до септоріозу, а також слабка позитивна кореляція врожайності зі стійкістю до жовтої іржі та толерантністю до септоріозу.

3. Посушливі умови спричинили зменшення висоти рослин, урожаю зерна і збору білка та підвищення показника МТЗ та вмісту білка, а також вплинули на кореляційні зв'язки між ознаками. Недоотримання врожайності становило 32,5% у 2020 р. та $\approx 70\%$ у 2021 р. щодо сприятливого 2019 року. Дослідні лінії відрізнялися датою колосіння, висотою рослин, МТЗ, загальним вмістом білка, абсолютним вмістом білка на 1000 зернин, але не спостерігалось значної диференціації між лініями за урожайністю зерна та збором білка через сувору посуху. Деякі лінії, які поєднували високу продуктивність у посушливі періоди з найвищим індексом посухостійкості, були нестійкими або стійкими лише до однієї хвороби. Між вмістом білка та врожайністю зерна в умовах посухи 2020 р. спостерігався негативний кореляційний зв'язок ($r = -0,40^{***}$). Найвищу успадковуваність (кореляції між середовищами) мали дата колосіння, висота рослини та МТЗ.

4. Індекс посухостійкості в основному визначається врожайністю матеріалу в умовах посухи і меншою мірою залежить від урожайності за сприятливих умов. При визначенні посухостійкості ліній необхідно враховувати не лише індекс посухостійкості, а і їх урожайність у сприятливих умовах.

5. В умовах посухи майже ізогенні лінії з чужинними генами *Lr42* і *Hs* на генфоні сорту Одеська 267 показали вищу продуктивність, порівняно з рекурентним сортом і стандартами. Отже кількість схрещувань з сучасними сортами важливі для отримання селекційно цінних ліній, особливо при обмеженій вибірці рослин в F_2 чи BC_1 .

6. Виділено 18 ліній-донорів зі стійкістю до хвороб, високими показниками МТЗ, вмісту білка, урожайності та посухостійкості, з яких для подальшої селекційної роботи відібрано чотири перспективні посухостійкі лінії. Кращі результати як за стійкістю до хвороб, так і за адаптивністю були отримані серед похідних зразка Н74/90–245, що може бути пов'язано з позитивним впливом транслокації 1BL.1RS на обидві ознаки. Хороші результати отримані також в комбінаціях з амфіплоїдами (*T. durum* / *Ae. tauschii*), які мають геномний склад AABBDD з високою спроможністю всіх їхніх хромосом до кон'югації з пшеничними хромосомами. Найгірші результати були у ліній з морфологічними ознаками диких видів, що може бути пов'язано з надто великою кількістю чужинного генетичного матеріалу, переданого в пшеницю внаслідок інтрогресії.

Стаття надійшла до редакції 31.10.2022

Список літератури

1. Бабаянц О.В. Основы селекции и методология оценок устойчивости пшеницы к возбудителям болезней / О.В. Бабаянц, Л.Т. Бабаянц.– Одесса: ВМВ, 2014.– 401 с.
2. Даскалова Н. Получаване на синтетични амфилоиди в групата *Aegilops-Triticum-Secale-Dasypyrum* и приложението им в селекцията на пшениците у нас / Н. Даскалова, П. Спецов.– Варна: Издателска къща СТЕНО, 2020.– 151 с.
3. Кириченко Ф.Г. Изучение и отбор высокобелковых образцов озимой мягкой пшеницы из коллекции ВИР как исходного материала для селекции / Ф.Г. Кириченко, Н.А. Литвиненко, В.Г. Адамовская // Докл. ВАСХНИЛ.– 1979.– № 11.– С. 6–9.
4. Лакин Г.Ф. Биометрия. Учебное пособие для университетов и педагогических институтов / Г.Ф. Лакин.– Москва: Высшая школа, 1973.– 343 с.
5. Литвиненко М. А. 100 років розвитку селекційних програм пшениці м'якої озимої / М.А. Литвиненко // Сортовивчення та охорона прав на сорти рослин.– 2016.– Т. 31, № 2.– С. 75–82. https://nbuv.gov.ua/UJRN/stopnsr_2016_2_14.
6. Литвиненко М. А. Створення сортів пшениці м'якої озимої (*Triticum aestivum* L.), адаптованих до змін клімату на Півдні України / М.А. Литвиненко // Збірник наукових праць СГП–НЦНС.– 2016.– Вип. 27 (67).– С. 36–53. https://old.sgi.in.ua/images/Vidanna_instityty/Zbirmik_naykovih_prac/Arhiv/Zb27672016.pdf.
7. Лифенко С.П. Інтрогресії в геном пшениці м'якої від різних донорів – проблемний, але перспективний напрям селекції / С.П. Лифенко, Т.П. Нарган, М.Ю. Наконечний // Селекція і насінництво.– 2014.– Вип. 105.– С. 39–50. doi: 10.30835/2413–7510.2014.42043.
8. Моргун В.В. Впровадження у виробництво нових, стійких до стресових факторів, високопродуктивних сортів озимої пшениці, створених на основі використання хромосомної інженерії та маркер-допоміжної селекції / В.В. Моргун, М.М. Гаврилюк, В.П. Оксьом, Б.В. Моргун, В.М. Починок // Наука та інновації.– 2014.– Т. 10, № 5.– С. 40–48. doi: 10.15407/scin10.05.040.
9. Моргун В.В. Стан та перспективи використання пшенично-житніх транслокацій у селекції озимої м'якої пшениці / В.В. Моргун // Физиология растений и генетика.– 2016.– Т. 48, № 4.– С. 324–343. <https://www.researchgate.net/publication/331608635>.
10. Моцний І.І. Створення інтрогресивних ліній пшениці м'якої озимої з ознаками стійкості до фітопатогенів / І.І. Моцний, О.О. Молодченкова, А.П. Смертенко, М.А. Литвиненко, Є.А. Голуб, Л.Т. Міщенко // Вісник ОНУ. Сер.: Біологія.– 2020.– Т. 25, вип. 2 (47).– С. 59–82. doi: 10.18524/2077–1746.2020.2(47).218058.
11. Моцний І.І. Різноманіття похідних віддаленої гібридизації озимої пшениці за стійкістю до хвороб та іншими чужинними ознаками / І.І. Моцний, Т.П. Нарган, М.Ю. Наконечний, С.П. Лифенко, О.О. Молодченкова, Л.Т. Міщенко // Вісник ОНУ. Сер.: Біологія.– 2021.– Т. 26, вип. 2 (49).– С. 51–72. doi: 10.18524/2077–1746.2021.2(49).246884.

12. Рибалка О.І. Наукове обґрунтування розробки нових методів оцінки хлібопекарської якості борошна пшениці / О.І. Рибалка, М.В. Червоніс, І.Г. Топораш, І.О. Сурженко, О.П. Боделан, З.В. Щербина // *Хранение и переработка зерна*. – 2006. – № 1 (79). – С. 43–48.
13. Рокицкий П. Ф. Биологическая статистика / П. Ф. Рокицкий. – Минск: Вышэйша школа, 1973. – 320 с.
14. Сауляк Н.І. Ефективність генів стійкості пшениці (*Triticum aestivum* L.) до *Puccinia graminis* Pers. f. зр. *tritici* Erikss et Henn в умовах України / Н.І. Сауляк, К.П. Терновий, О.В. Бабаянц, О.А. Васильєв, О.В. Галаєв // *Збірник наукових праць СГП–НЦНС*. – 2017. – Вип. 30 (70). – С. 61–69.
15. Чеботар Г.О. Апробація маркерного аналізу гена *TaSnRK2.8-A* на українських сортах пшениці м'якої озимої / Г.О. Чеботар, О.Є. Олійник, Ю.О. Лавриненко, С.В. Чеботар // *Вісник ОНУ. Біологія*. – 2020. – Т. 25, вип. 2 (47). – С. 83–94. doi: 10.18524/2077-1746.2020.2(47).218456.
16. Ashraf R. Identification of a small translocation from 6R possessing stripe rust resistance to wheat / R. Ashraf, E. Johansson, P. Vallenback, B.J. Steffenson, P. Bajgain, M. Rahmatov // *Plant Disease*. – 2022. doi: 10.1094/PDIS-07-22-1666-RE.
17. Athiyannan N. Haplotype variants of *Sr46* in *Aegilops tauschii*, the diploid D genome progenitor of wheat / N. Athiyannan, Yu. Long, H. Kang, S. Chandramohan, D. Bhatt, Q. Zhang, D. Klindworth, M. Rouse, T. Friesen, R. Mcintosh, P. Zhang, K. Forrest, M. Hayden, M. Patpour, M. S. Hovmøller, L. T. Hickey, M. Ayliffe, X. Cai, E. Lagudah, S. Periyannan, S. S. Xu // *Theor. Appl. Genet.* – 2022. – V. 135, № 8. – P. 2627–2639. doi: 10.1007/s00122-022-04132-w.
18. Babayants O.V. Race composition of *Blumeria graminis* (DC) Speer f. sp. *tritici* in the South of Ukraine and effectiveness of *Pm*-genes in 2004–2013 / O. V. Babayants, L. T. Babayants, V. A. Traskovetskaya, A. F. Gorash, N. I. Saulyak, A. V. Galaev // *Cer. Res. Comm.* – 2015. – V. 43, № 3. – P. 449–458. doi: 10.1556/0806.43.2015.011.
19. Badaeva E.D. Genetic diversity, distribution and domestication history of the neglected GGA'A' gene pool of wheat / E.D. Badaeva, F.A. Kononov, H. Knüpfner, A. Fricano, A. S. Ruban, Z. Kehel, S.A. Zoshchuk, S.A. Surzhikov, K. Neumann, A. Graner, K. Hammer, A. Filatenko, A. Bogaard, G. Jones, H. Özkan, B. Kilian // *Theor. Appl. Genet.* – 2021. – V. 135, № 3. – P. 755–776. doi: 10.1007/s00122-021-03912-0.
20. Brown-Guedira G.L. Chromosome substitutions of *Triticum imopheevii* in common wheat and some observations on the evolution of polyploid wheat species / G.L. Brown-Guedira, E.D. Badaeva, B.S. Gill, T. S. Cox // *Theor. Appl. Genet.* – 1996. – V. 93, № 8. – P. 1291–1298. doi: 10.1007/BF00223462.
21. Highest-wheat-yield. [Електронний ресурс] – Режим доступу: (<https://www.guinnessworldrecords.com/world-records/highest-wheat-yield>).
22. Langridge P. Breeding for drought and heat tolerance in wheat / P. Langridge, M. Reynolds // *Theor. Appl. Genet.* – 2021. – V. 134, № 6. – P. 1753–1769. doi: 10.1007/s00122-021-03795-1.
23. Liu Ch. Research progress of wheat wild hybridization, disease resistance genes transfer and utilization / Ch. Liu, R. Han, X. Wang, W.P. Gong, D.G. Cheng, X.Y. Cao, A.F. Liu, H. Sh. Li, J.J. Liu // *Scientia Agricultura Sinica*. – 2020. – V. 53, № 7. – P. 1287–1308. doi: 10.3864/j.issn.0578-1752.2020.07.001.
24. Lukaszewski A. Manipulation of the 1BL.1RS translocation in wheat by induced homoelogous recombination / A. Lukaszewski // *Crop Sci.* – 2000. – V. 40, № 1. – P. 216–225. doi: 10.2135/cropsci2000.401216x.
25. Mago R. High-resolution mapping and mutation analysis separate the rust resistance genes *Sr31*, *Lr26* and *Yr9* on the short arm of rye chromosome 1 / R. Mago, H. Miah, G.J. Lawrence, C. R. Wellings, W. Spielmeier, H. S. Bariana, R. A. McIntosh, A. J. Pryor, J. G. Ellis // *Theor. Appl. Genet.* – 2005. – V. 112, № 1. – P. 41–50. doi: 10.1007/s00122-005-0098-9.
26. Mahdavi S. Grain and flour quality of wheat genotypes grown under heat stress / S. Mahdavi, A. Arzani, S. A. M. M. Maibody, M. Kadivar // *Saudi Journal of Biological Sciences*. – 2022. – № 8. – P. 103–117. doi: 10.1016/j.sjbs.2022.103417.
27. Miedaner T. Climate change will influence disease resistance breeding in wheat in Northwestern Europe / T. Miedaner, P. Juroszek // *Theor. Appl. Genet.* – 2021. – V. 134, № 6. – P. 1771–1785. doi: 10.1007/s00122-021-03807-0.
28. Morgounov A. High-yielding winter synthetic hexaploid wheats resistant to multiple diseases and pests / A. Morgounov, A. Abugalieva, K. Akan, B. Akin, S. Baenziger, M. Bhatta, Y. Zelenskiy // *Pl. Genet. Res.* – 2018. – Vol. 16(3). – P. 273–278. doi: 10.1017/S147926211700017X.
29. Motsnyi I.I. Selection evaluation of introgressive lines of soft winter wheat with signs of resistance to phytopathogens / I. I. Motsnyi, O. O. Molodchenkova, A. P. Smertenko, L. T. Mishchenko, A. I. Kryvenko, R. V. Solomonov // *Plant Archives*. – 2021. – V. 21, № 1. – P. 486–498. doi: 10.51470/PLANTARCHIVES.2021.v21.S1.076.
30. Ogbonnaya F.C. Synthetic hexaploids: harnessing species of the primary gene pool for wheat improvement / F. C. Ogbonnaya, O. Abdalla, A. Mujeeb-Kazi, A. G. Kazi, S. S. Xu, N. Gosman, E. S. Lagudah, D. Bonnett,

- M. E. Sorrells, H. Tsujimoto // Plant Breeding Reviews. – 2013. – V. 37. – P. 35–122. doi: 10.1002/9781118497869.CH2.
31. Qiao L. Genetic incorporation of genes for the optimal plant architecture in common wheat / L. Qiao, X. Zhang, X. Li, Z. Yang, R. Li, J. Jia, L. Yan, Z. Chang // Mol. Breeding. – 2022. – V. 42, № 10, 66. – P. 1–13. doi: 10.1007/s11032-022-01336-2.
 32. Shamanin V. P. Stem rust in Western Siberia – race composition and effective resistance genes / V. P. Shamanin, I. V. Pototskaya, S. S. Shepelev, V. E. Pozherukova, E. A. Salina, E. S. Skolotneva, D. Hodson, M. Hovmöller, M. Patpour, A. I. Morgounov // Vavilov Journal of Genetics and Breeding. – 2020. – V. 24, № 2. – P. 131–138. doi: 10.18699/VJ20.608.
 33. Sharma S. Introducing beneficial alleles from plant genetic resources into the wheat germplasm / S. Sharma, A. W. Schulthess, F. M. Bassi, E. D. Badaeva, K. Neumann, A. Graner, H. Özkan, P. Werner, H. Knüpfner, B. Kilian // Biology. – 2021. – V. 10, № 982. – P. 1–38. doi: 10.3390/biology10100982.
 34. Sidorenko M. V. The effect of drought on wheat plants at different growth stages / M. V. Sidorenko, S. V. Chebotar // Вісник ОНУ. Біологія. – 2020. – Т. 25, Вип. 1 (46). – С. 67–87. doi: 10.18524/2077-1746.2020.1(46).205848.
 35. Wellings C. R. Global status of stripe rust: a review of historical and current threats / C. R. Wellings // Euphytica. – 2011. – V. 179, № 1. – P. 129–141. doi: 10.1007/s10681-011-0360-y.
 36. Zhang W. Cytogenetic and genomic characterization of a novel tall wheatgrass-derived Fhb7 allele integrated into wheat B genome / W. Zhang, T. Danilova, M. Zhang, Sh. Ren, X. Zhu, Q. Zhang, Sh. Zhong, L. Dykes, J. Fiedler, S. Xu, K. Frels, S. Wegulo, J. Boehm, X. Cai // Theor. Appl. Genet. – 2022. doi: 10.21203/rs.3.rs-1965281/v1.

**І. І. Моцний, Т. П. Нарган, М. Ю. Наконечний, С. П. Лифенко,
О. О. Молодченкова, З. В. Щербина**

Селекційно-генетичний інститут – Національний центр насіннезнавства та сортовивчення НААН України, Овідіопольська дорога, 3, Одеса, 65036, Україна, e-mail: motsnyuii@gmail.com,

ВПЛИВ ЧУЖИННИХ ГЕНІВ СТІЙКОСТІ ДО ПОШИРЕНИХ ХВОРОБ НА АГРОНОМІЧНІ ОЗНАКИ ПШЕНИЦІ М'ЯКОЇ ОЗИМОЇ У ПОСУШЛИВИХ УМОВАХ ПІВДНЯ УКРАЇНИ

Резюме

Проблема. Поєднання грибкових захворювань і посухи може спричинити значні втрати врожаю озимої пшениці (*Triticum aestivum* L.). Відомо, що чужинні ознаки, введені шляхом віддаленої гібридизації в геном пшениці, сприяють створенню сортів з вищим потенціалом продуктивності в посушливих умовах.

Мета. Проаналізовано вплив чужинних генів стійкості до поширених хвороб та морфологічних ознак на основні агрономічні ознаки в посушливих умовах Південного Степу України.

Методика. Лінії вирощували в контрольному розсаднику на ділянках площею 5 і 10 м² по чорному пару послідовно у вегетаційні періоди 2019–2021 р. в посушливих умовах без поливу. Рослинний матеріал включав 153 експериментальні лінії пшениці різного походження та шість сортів-стандартів для аридного кліматичного поясу України. Вісім агрономічних (кількісні оцінки) і шість фітопатологічних (бальні оцінки) ознак були оцінені та піддані статистичному аналізу для розуміння різноманітності та зв'язків між ознаками.

Основні результати. Завдяки успішній інтрогресії чужинних генів з усіх джерел, залучених до гібридизації, більшість ліній були стійкими до одного

з видів іржі. Лінії, отримані від зразка, що містить транслокацію 1BL.1RS у каріотипі та *Triticum timopheevii* Zhuk. у родоводі, були стійкі до всіх видів іржі. Лінії, що містять чужинні гени *Lr42* і *Hs*, показали вищу врожайність, ніж рекурентний сорт та стандарти. Між вмістом протеїну та врожайністю зерна у 2020 р. спостерігався негативний кореляційний зв'язок ($r = -0,40^{***}$). Між урожайністю та стійкістю до жовтої іржі ($R_{sp} = 0,19^*$ у 2019 р. та $R_{sp} = 0,26^{***}$ у 2020 р.) або септоріозу ($R_{sp} = 0,14$ у 2019 р. та $R_{sp} = 0,27^{***}$ у 2020 р.) виявлено слабкий позитивний зв'язок. В умовах посухи в 2020 році врожайність знизилася на 32,5% і на 70% у 2021 році. Індекс посухостійкості прямо корелював з урожайністю в посушливих умовах 2020 р. ($r = 0,69^{***}$), а також був обернено пропорційним до значень урожайності ($r = -0,26^{**}$), одержаних в сприятливих умовах.

Висновки. Досліджені експериментальні лінії мають потенціал для використання в програмах поліпшення пшениці щодо стійкості до хвороб на півдні України. Для подальшої роботи відібрано 18 селекційних ліній з високою масою 1000 зернин, вмістом білка та врожайністю, стійкістю до посухи та хвороб, виділено чотири перспективні посухостійкі лінії.

Ключові слова: пшениця; експериментальні лінії; стійкість до хвороб; індекс посухостійкості; агрономічні ознаки; продуктивність

**I. I. Motsnyi, T. P. Nargan, M. Yu. Nakonechnyi, S. Ph. Lyfenko,
O. O. Molodchenkova, Z. V. Shcherbyna**

Plant Breeding and Genetics Institute – National Center of Seed and Cultivar Investigation,
3, Ovidiopolska doroga, Odesa, 65036, Ukraine

THE INFLUENCE OF ALIEN GENES OF RESISTANCE TO COMMON DISEASES ON AGRONOMIC CHARACTERS OF BREADWINTER WHEAT IN THE DRY CONDITIONS OF SOUTHERN UKRAINE

Abstract

Introduction. A combination of fungal diseases and drought can cause significant yield losses of winter wheat (*Triticum aestivum* L.). It is known that alien traits introduced through wide hybridisation into wheat genome contribute to breeding of cultivars with a higher yield potential in arid environments.

Aim. The impact of alien genes for resistance to widespread diseases and morphological characters on the main agronomic traits in the arid environments of the Southern Steppe of Ukraine was analysed.

Methods. The lines were grown in a control nursery designed in 5 and 10 m² plots on the black earth area in the 2019–2021 vegetative periods consecutively under the arid system without irrigation. The plant material included 153 experimental wheat lines of different origin with six check cultivars for the arid climate zone of Ukraine. The data on eight agronomic (quantitative scores) and six plant pathological (point

scores) traits were collected and subjected to statistical analysis to comprehend the contribution of the diversity and connections between the characters.

Results. Due to the successful introgression of alien genes from all sources involved in hybridisation, the majority of lines were resistant to one of the rust species. The lines derived from the sample containing the translocation 1BL.1RS in the karyotype and *Triticum timopheevii* Zhuk. in the pedigree were resistant to all rust species. The lines containing the alien genes *Lr42* and *Hs* showed a higher yield than the recurrent cultivar and standard ones. There was a negative correlation between the protein content and grain yield in 2020 ($r = -0.40^{***}$). A weak positive correlation was found between the yield and resistance to yellow rust ($R_{sp} = 0.19^*$ in 2019 and $R_{sp} = 0.26^{***}$ in 2020) or tolerance to Septoria leaf blotch ($R_{sp} = 0.14$ in 2019 and $R_{sp} = 0.27^{***}$ in 2020). Under drought conditions, the yield reduced by 32.5% in 2020 and by 70% in 2021. The drought resistance index directly correlated with the yield in the dry conditions of 2020 ($r = 0.69^{***}$), and also was inversely proportional to the yield values ($r = -0.26^{**}$) obtained in favorable conditions.

Conclusions. The studied experimental lines have a potential for use in the wheat improvement programs for resistance to the diseases in Southern Ukraine. For further breeding, eighteen lines with a high weight of 1000 kernels, protein content, and yield, and resistance to drought or disease were identified, and four promising drought-tolerant lines have been selected.

Key words: wheat; experimental lines; disease resistance; drought resistance index; agronomic characters; productivity

References

1. Babayants O. V., Babayants L. T. (2014) *Bases of breeding and methodology of assessments of wheat resistance to pathogens* [Osnovy selektsii i metodologiya otsenok ustoychivosti pshenitsy k vzbuditelnyam bolezney], Odessa, BMB, 401 p.
2. Daskalova, N., Spetsov, P. (2020) «Production of synthetic amphiploids in the group Aegilops-Triticum-Secale-Dasypyrum and their application in the home wheat breeding» [«Poluchavane na sintetichni amfiploidi v grupata Aegilops-Triticum-Secale-Dasypyrum i prilozhenieto im v selektsiyata na pshenitsite u nas»], *Varna, Izdatelska kashita STENO*, 151 p. <https://www.stenobooks.com>.
3. Kirichenko F. G., Litvinenko N. A., Adamovskaya V. G. (1979) «Study and selection of high protein samples of bread winter wheat from a collection of All-Soviet Union Crop Research Institute such as starting material for breeding» [«Izucheniye i otbor vysokobelkovykh obraztsov ozimoy myagkoy pshenitsy iz kolleksii VIR kak iskhodnogo materiala dlya selektsii»], *Proc. of All-Soviet Union Agr. Sc.*, 11, pp 6–9.
4. Lakin, G.F. (1973) «*Biometrics. Textbook for universities and pedagogical institutes*» [Biometriya. Uchebnoye posobiye dlya universitetov i pedagogicheskikh institutov], Moscow, Higher School, 1973, 343 p.
5. Lytvynenko M. A. (2016) «100-year history of the development of bread winter wheat breeding programs» [«100 rokov rozvytku selektsiynykh prohram pshenitsi m'yakoyi ozymoyi»], *Plant Varieties Studying and Protection*, 31 (2), pp 75–82. https://nbuv.gov.ua/UJRN/stopnsr_2016_2_14
6. Lytvynenko M. A. (2016) «Creation of winter bread wheat cultivars (*Triticum aestivum* L.) adapted to climatic changes in the South Ukraine» [«Stvorenniya sortiv pshenitsi m'yakoyi ozymoyi (*Triticum aestivum* L.), adaptovanykh do zmin klimatu na Pivdni Ukrainy»], *Collection of Sci. Articles of PBGI-NCSCI*, Odesa, 67(27), pp 36–53.
7. Lyfenko S. Ph., Nargan T.P., Nakonechny N. Ju. (2014) «Problematic but prospective direction of breeding: introgressions into genome of winter bread wheat different donors» [«Introhesiyi v genom pshenitsi m'yakoyi vid riznykh donoriv – problemnyi, ale perspektyvnyi napryam selektsiyi»], *Breeding and seed production*, 105, pp 39–50. doi: 10.30835/2413–7510. 2014.42043.
8. Morgun V. V., Gavrilyuk M. M., Oksem V. P., Morgun B. V., Pochynok V. M. (2014) «Introduction of new, stress resistant, high-yielding winter wheat varieties based on chromosome engineering and marker-assisted breeding» [Vprovadzheniya u vyrobnytstva novykh, stiykykh do stresovykh faktoriv, vysokoproduktyvnykh sortiv

- ozymoyi pshenytsi, stvorenykh na osnovi vykorystannya khromosomnoyi inzheneriyi ta marker-dopomizhnoyi selektsiyi»], *Science and innovation*, 10 (5), pp 40–48. <https://dx.doi.org/10.15407/scin10.05.040>
9. Morgun B. V. (2016) «State and perspectives of wheat-rye translocations use in winter wheat breeding» [Stan ta perspektyvy vykorystannya pshenychno-zhytnikh translokatsiy u selektsiyi ozymoyi m'yakoyi pshenytsi], *Plant Physiology and Genetics*, 48(4), pp 324–343. <https://www.researchgate.net/publication/331608635>
 10. Motsny I.I., Molodchenkova O.O., Smertenko A.P., Lytvynenko M.A., Golub E.A., Mishchenko L.T. (2020) «Creation of introgressive lines of soft winter wheat with signs of resistance to phytopathogens» [«Stvorennya introhresyvnnykh liniy m'yakoyi ozymoyi pshenytsi z oznakamy stiykosti do fitopatoheniv»], *Odesa National University Herald. Biology*, 25, 2(47). pp 59–82. doi: 10.18524/2077–1746.2020.2(47).218058.
 11. Motsnyi I.I., Nargan T.P., Nakonechnyi M. Yu., Lyfenko S.P., Molodchenkova O.O., Mishchenko L.T. (2021) «The variety of derivatives of remote hybridization of winter wheat by resistance to diseases and other alien traits» [«Riznomanittya pokhidnykh viddalenoji hibrydyzatsiyi ozymoyi pshenytsi za stiykystu do khvorob ta inshymy chuzhynnymy oznakamy»], *Odesa National University Herald. Biology*, 26, 2(49). pp 51–72. [https://doi.org/10.18524/2077–1746.2021.2\(49\).246884](https://doi.org/10.18524/2077–1746.2021.2(49).246884).
 12. Rybalka A.I., Chervonis M.V., Toporash I.G., Surzhenko I.O., Bodelan O.P., Shcherbyna Z.V. (2006) «Scientific rationale of new methods development of wheat flour bread-making quality estimation» [«Naukove obgruntuvannya rozrobky novykh metodiv otsinky khlibopekars'kykh yakostey pshenychnoho boroshna»], *Grain storage and processing*, 1 (79), pp 43–48.
 13. Rokitskyi P.F. (1973) «*Biological Statistics*» [«Biologicheskaya statistika»], Minsk: High school, 320 p.
 14. Sauliak, N.I., Ternovyi, K.P., Babayants, O.V., Vasyli'iev, O.A., and Galaev, O.V. (2017) «The efficiency of wheat (*Triticum aestivum* L.) genes resistance to *Puccinia graminis* Pers. f. sp. *tritici* Erikss et Henn under Ukraine environments» [«Efektyvnist' heniv stiykosti pshenytsi (*Triticum aestivum* L.) do *Puccinia graminis* Pers. f. zr. *tritici* Erikss et Henn v umovakh Ukrayiny»], *Coll. PBGI–NCSCI*, Odessa, 2017, 70(30), pp 61–69.
 15. Chebotar G. O., Oliinyk O. Ye., Lavrynenko Yu. O., Chebotar S.V. (2020) «Approbation of TaSnRK2.8-A gene marker analysis on Ukrainian bread winter wheat varieties» [«Aprobatsiya markernoho analizu hena TaSnRK2.8-A na ukrayins'kykh sortakh pshenytsi m'yakoyi ozymoyi»], *Odesa National University Herald. Biology*, 25(2), pp 83–94. doi: 10.18524/2077–1746.2020.2(47).218456.
 16. Ashraf R., Johansson E., Vallenback P., Steffenson B.J., Bajgain P., Rahmatov M. (2022) «Identification of a small translocation from 6R possessing stripe rust resistance to wheat» *Plant Disease*. doi: 10.1094/PDIS-07–22–1666-RE.
 17. Athiyannan N., Long Yu., Kang H., Chandramohan S., Bhatt D., Zhang Q., Klindworth D., Rouse M., Friesen T., Mcintosh R., Zhang P., Forrest K., Hayden M., Patpour M., Hovmøller M. S., Hickey L. T., Ayliffe M., Cai X., Lagudah E., Periyannan S., Xu S.S. (2022) «Haplotype variants of *Sr46* in *Aegilops tauschii*, the diploid D genome progenitor of wheat». *Theor. Appl. Genet.*, 135, 8. pp 2627–2639. doi: 10.1007/s00122–022–04132-w.
 18. Babayants O. V., Babayants L. T., Traskovetskaya V.A., Gorash A.F., Saulyak N.I., Galaev A.V. (2015) «Race composition of *Blumeria graminis* (DC) Speer f. sp. *tritici* in the South of Ukraine and effectiveness of *Pm*-genes in 2004–2013», *Cer. Res. Comm.*, 43(3), pp 449–458. doi: 10.1556/0806.43.2015.011.
 19. Badaeva E.D., Konovalov F.A., Knüpfner H., Fricano A., Ruban A. S., Kehel Z., Zoshchuk S.A., Surzhikov S.A., Neumann K., Graner A., Hammer K., Filatenko A., Bogaard A., Jones G., Özkan H., Kilian B. (2021) «Genetic diversity, distribution and domestication history of the neglected GGAtAt genepool of wheat», *Theoretical and Applied Genetics*, 135(3), pp 755–776. <https://doi.org/10.1007/s00122–021–03912–0>
 20. Brown-Guedira G.L., Badaeva E.D., Gill B.S., Cox T.S. (1996) «Chromosome substitutions of *Triticum imopheevii* in common wheat and some observations on the evolution of polyploid wheat species», *Theor. Appl. Genet.*, 93(8), pp 1291–1298. doi: 10.1007/BF00223462.
 21. Highest-wheat-yield. [Electronic resource] – Mode of access: (<https://www.guinnessworldrecords.com/world-records/highest-wheat-yield>).
 22. Langridge P., Reynolds M. (2021) «Breeding for drought and heat tolerance in wheat», *Theor. Appl. Genet.*, 134(6), pp 1753–1769. <https://doi.org/10.1007/s00122–021–03795–1>
 23. Liu Ch., Han R., Wang X., Gong W.P., Cheng D.G., Cao X.Y., Liu A.F., Li H. Sh., Liu J.J. (2020) «Research progress of wheat wild hybridization, disease resistance genes transfer and utilization», *Scientia Agricultura Sinica*, 53(7), pp 1287–1308. doi: 10.3864/j.issn.0578–1752.2020.07.001.
 24. Lukaszewski A. (2000) «Manipulation of the 1BL.1RS translocation in wheat by induced homoelogeus recombination», *Crop Sci.*, 40(1), pp 216–225. doi: 10.2135/cropsci2000.401216x.
 25. Mago R., Miah H., Lawrence G.J., Wellings C.R., Spielmeier W., Bariana H.S., McIntosh R. A., Pryor A.J., Ellis J.G. (2005) «High-resolution mapping and mutation analysis separate the rust resistance genes *Sr31*, *Lr26* and *Yr9* on the short arm of rye chromosome 1», *Theor. Appl. Genet.*, 112, 1, pp 41–50. doi: 10.1007/s00122–005–0098–9.

26. Mahdavi S.; Arzani A.; Maibody S.A.M.M.; Kadivar M. (2022) «Grain and flour quality of wheat genotypes grown under heat stress», *Saudi Journal of Biological Sciences*, 22, 8, pp 103–117. doi 10.1016/j.sjbs.2022.103417.
27. Miedaner T., Juroszek P. (2021) «Climate change will influence disease resistance breeding in wheat in Northwestern Europe». *Theor. Appl. Genet.*, 134(6), pp 1771–1785. <https://doi.org/10.1007/s00122-021-03807-0>
28. Morgounov A., Abugalieva A., Akan K., Akın B., Baenziger S., Bhatta M., Zelenskiy Y. (2018) «High-yielding winter synthetic hexaploid wheats resistant to multiple diseases and pests», *Pl. Genet. Res.*, 16(3), pp 273–278. doi: 10.1017/S147926211700017X.
29. Motsnyi I. I., Molodchenkova O. O., Smertenko A. P., Mishchenko L. T., Kryvenko A. I., Solomonov R. V. (2021) «Selection evaluation of introgressive lines of soft winter wheat with signs of resistance to phytopathogens», *Plant Archives*, 21(1), pp 486–498. doi: 10.51470/PLANTARCHIVES.2021.v21.S1.076.
30. Ogbonnaya F. C., Abdalla O., Mujeeb-Kazi A., Kazi A. G., Xu S. S., Gosman N., Lagudah E. S., Bonnett D., Sorrells M. E., Tsujimoto H. (2013) «Synthetic hexaploids: harnessing species of the primary gene pool for wheat improvement», *Plant Breeding Reviews*, 37, pp 35–122. doi: 10.1002/9781118497869.CH2
31. Qiao L., Zhang X., Li X., Yang Z., Li R., Jia J., Yan L., Chang Z. (2022) «Genetic incorporation of genes for the optimal plant architecture in common wheat», *Mol. Breeding*, 42, 10, 66. pp 1–13. doi: 10.1007/s11032-022-01336-2.
32. Shamanin V. P., Pototskaya I. V., Shepelev S. S., Pozherukova V. E., Salina E. A., Skolotneva E. S., Hodson D., Hovmöller M., Patpour M., Morgounov A. I. (2020) «Stem rust in Western Siberia – race composition and effective resistance genes», *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*, 24 (2), pp 131–138. <http://dx.doi.org/10.18699/VJ20.608>
33. Sharma S., Schulthess A. W., Bassi F. M., Badaeva E. D., Neumann K., Graner A., Özkan H., Werner P., Knüpffer H., Kilian B. (2021) «Introducing beneficial alleles from plant genetic resources into the wheat germplasm», *Biology*, 10 (982), pp 1–38. <https://doi.org/10.3390/biology10100982>
34. Sidorenko M. V., Chebotar S. V. (2020) «The effect of drought on wheat plants at different growth stages», *Odesa National University Herald. Biology*, 25(1), pp 67–87. doi: 10.18524/2077-1746.2020.1(46).205848.
35. Wellings C. R. (2011) «Global status of stripe rust: a review of historical and current threats», *Euphytica*, 179(1), pp 129–141. doi: 10.1007/s10681-011-0360-y.
36. Zhang W., Danilova T., Zhang M., Ren Sh., Zhu X., Zhang Q., Zhong Sh., Dykes L., Fiedler J., Xu S., Frels K., Wegulo S., Boehm J., Cai X. (2022) «Cytogenetic and genomic characterization of a novel tall wheatgrass-derived *Fhb7* allele integrated into wheat B genome», *Theor. Appl. Genet.* doi: 10.21203/rs.3.rs-1965281/v1.