

ОБЗОРЫ/REVIEWS

<https://doi.org/10.30766/2072-9081.2025.26.1.7-20>
УДК 633.111:632.485.12



Применение ДНК-маркеров в селекции пшеницы на устойчивость к пыльной головне (обзор)

© 2025. А. В. Харина✉, Н. В. Новоселова

ФГБНУ «Федеральный аграрный научный центр Северо-Востока имени Н.В. Рудницкого», г. Киров, Российская Федерация

Пшеница (Triticum aestivum L.) является важной и востребованной культурой во всем мире. Значительное снижение ее урожайности обусловлено поражением болезнями, одно из наиболее опасных заболеваний – пыльная головня (Ustilago tritici (Pers.) Rostr.). Самый эффективный, экономически выгодный и экологически оправданный способ борьбы с болезнью – создание устойчивых сортов с применением молекулярно-биологических методов. В работе проанализированы отечественные и зарубежные литературные источники за последние 10 лет. Приведены особенности биологии Ustilago tritici и его взаимодействия с растением-хозяином. Рассмотрены возможности и опыт использования различных ПЦР-маркеров как при диагностике и изучении возбудителя пыльной головни пшеницы, так и в маркер-вспомогательной селекции (MAS-селекции) устойчивых к болезни сортов. Показана значимость ПЦР как одного из наиболее распространенных современных, высокочувствительных, специфичных, быстрых и экономически доступных лабораторных методов детекции возбудителя заболевания, а также изучения его расового состава. Проанализирован перечень известных в настоящее время генов, сорто-доноров и ДНК-маркеров, сцепленных с генами и локусами устойчивости пшеницы к пыльной головне. Приведенные результаты исследований свидетельствуют о наличии достаточно большой базы данных для использования ПЦР-маркеров при создании устойчивых сортов пшеницы.

Ключевые слова: *Triticum aestivum L., сорт, Ustilago tritici (Pers.) Rostr., раса, гены устойчивости, ДНК-маркер*

Благодарности: работа выполнена при поддержке Минобрнауки РФ в рамках Государственного задания ФГБНУ «Федеральный аграрный научный центр Северо-Востока имени Н. В. Рудницкого» (тема №FNWE-2022-0001).

Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы.

Конфликт интересов: авторы заявили об отсутствии конфликта интересов.

Для цитирования: Харина А. В., Новоселова Н. В. Применение ДНК-маркеров в селекции пшеницы на устойчивость к пыльной головне (обзор). Аграрная наука Евро-Северо-Востока. 2025;26(1):7–20.

DOI: <https://doi.org/10.30766/2072-9081.2025.26.1.7-20>

Поступила: 18.12.2024

Принята к публикации: 10.02.2025

Опубликована онлайн: 26.02.2025

The use of DNA markers in wheat breeding for resistance to loose smut (review)

© 2025. Anastasia V. Kharina✉, Nina V. Novoselova

Federal Agricultural Research Center of the North-East named N.V. Rudnitsky, Kirov, Russian Federation

Wheat (Triticum aestivum L.) is an important and popular crop all over the world. An economically significant decrease in its yield is due to disease infection the most harmful of which is the loose smut (Ustilago tritici (Pers.) Rostr.). The most effective, cost – effective and environmentally friendly way to fight the disease is to create resistant varieties using molecular biological methods. The research gives an analysis of domestic and foreign literary sources over the past 10 years. The features of the biology of Ustilago tritici and its interaction with the host plant are presented. The possibilities and experience of using various PCR markers are considered both in the diagnosis and study of the causative agent of wheat smut, and in marker-assisted breeding (MAS-breeding) of disease-resistant cultivars. The importance of PCR as one of the most widespread modern, highly sensitive, specific, fast and economically affordable laboratory methods for detecting the causative agent of the disease, as well as studying its racial composition, is shown. The list of currently known genes, donor cultivars and DNA markers linked to genes and loci of wheat resistance to dust smut is analyzed. The above research results indicate that there is a sufficiently large database for the use of PCR markers in the creation of resistant wheat cultivars.

Keywords: *Triticum aestivum L., cultivar, Ustilago tritici (Pers.) Rostr., race, resistance genes, DNA marker*

Acknowledgements: the research was carried out under the support of the Ministry of Science and Higher of the Russian Federation within the state assignment of the Federal Agricultural Research Center of the North-East named N.V. Rudnitsky (topic No. FNWE-2022-0001).

The authors thank the reviewers for their contribution to the expert assessment of this work.

Conflict of interests: the authors declare no conflict of interest.

For citation: Kharina A. V., Novoselova N. V. The use of DNA markers in wheat breeding for resistance to loose smut (review). *Agrarnaya nauka Evro-Severo-Vostoka* = Agricultural Science Euro-North-East. 2025;26(1):7–20. (In Russ.). DOI: <https://doi.org/10.30766/2072-9081.2025.26.1.7-20>

Received: 18.12.2024

Accepted for publication: 10.02.2025

Published online: 26.02.2025

Производство зерна – это стратегическая отрасль народнохозяйственного комплекса нашей страны. По уровню производства зерна в России явно лидирует пшеница¹ [1]. Под посевами яровой и озимой пшеницы в 2023 году в стране было занято более 29 млн га². Данная культура очень важна и широко востребована по всему миру. Она используется как в пищевой промышленности (производство хлеба, макаронных изделий, круп и т. д.), так и для кормления сельскохозяйственных животных. Из зерна пшеницы также вырабатывают спирт и крахмал [1, 2].

Одной из главных причин снижения урожайности является биотический стресс [3, 4]. К наиболее вредоносным болезням пшеницы относится пыльная головня [5, 6, 7], возбудитель – *Ustilago tritici* (Pers.) Rostr., синоним *Ustilago segetum* var. *tritici* (Pers.) Brunaud – распространена в России повсеместно. Данная болезнь экономически значима. Потери урожая вследствие заболевания могут быть как умеренными (11–30 %), так и высокими (40–50 %) [6, 8, 9]. Ущерб, причиняемый *U. Tritici*, заключается не только в разрушении колоса. Действие патогена отмечается на каждом этапе развития растений пшеницы. Снижается всхожесть пораженных семян, уменьшаются такие элементы структуры урожая, как продуктивная кустистость, число зерен с колоса и масса 1000 зерен [6, 8, 10, 11].

В настоящее время с пыльной головней борются с помощью контроля качества посевного материала, применения фунгицидов и выведения устойчивых сортов [6, 12, 13]. Высокая стоимость фунгицидов ограничивает их использование. Следует заметить, что частое и необоснованное применение пестицидов представляет потенциальную опасность для окружающей среды и здоровья человека, а также может привести к появлению устойчивых к ним штаммов патогенов [5, 7, 8]. На данный момент есть информация о случаях появления резистентности различных видов грибов к почти

всем основным классам фунгицидов [14]. Исходя из этого, создание устойчивых сортов – один из самых эффективных и экономически выгодных способов борьбы с пыльной головней [6, 12, 15]. Это позволило бы предотвратить снижение урожайности, а также сократить использование химикатов.

Классическая селекция на устойчивость к грибным заболеваниям зачастую требует формирования и поддержания коллекции различных штаммов патогенов для создания искусственного инфекционного фона. Изучение устойчивости пшеницы к пыльной головне по фенотипу может занять целых два полевых сезона, если учесть, что во время первого сезона проводится инокуляция исследуемых растений, а в течение второго – учет проявившихся симптомов заболевания [16].

Применение молекулярно-биологических методов, дающих возможность отбирать нужные растения непосредственно по генотипу, делает селекцию на резистентность и толерантность к различным болезням более точной и быстрой, что повышает ее эффективность. Поэтому использование молекулярных маркеров в настоящее время становится неотъемлемой частью селекционного процесса. Маркеры, сцепленные с генами и локусами устойчивости, позволяют в короткие сроки провести скрининг большого количества образцов, что облегчает подбор исходного материала для селекции, а также отбор устойчивых генотипов на всех этапах селекционного процесса. ДНК-маркеры также упрощают задачу пирамидирования генов – важной селекционной стратегии, направленной на объединение нескольких генов устойчивости в генотипе одного сорта. [17, 18, 19]. Кроме того, ПЦР является быстрым и высокочувствительным методом идентификации возбудителей болезней, что также способствует определению устойчивых и восприимчивых линий и сортов, даже на ранних этапах развития растения [14].

¹Медведева А. Рейтинг 10 сортов лидеров сельскохозяйственных культур по объемам высева в РФ в 2022 году. Агро XXI (агропромышленный портал) 2023. [Электронный ресурс]. URL: <https://www.agroxxi.ru/analiz-rynka-selskohozaistvennyh-tovarov/reiting-10-sortov-liderov-selskohozaistvennyh-kultur-po-obemam-vyseva-v-rf-v-2022-godu.html> (дата обращения: 12.11.2024).

²Яровая пшеница. Посевные площади, валовые сборы и урожайность в 2023 году. Экспертно-аналитический центр агробизнеса "АБ-Центр". [Электронный ресурс]. URL: <https://ab-centre.ru/news/yarovaya-pshenica-posevnye-ploschadi-valovye-sbory-i-urozhaynost-v-2023-godu> (дата обращения: 20.11.2024).

Цель обзора – рассмотреть опыт и возможности использования различных ПЦР-маркеров как при диагностике и изучении возбудителя пыльной головки пшеницы, так и в маркер-вспомогательной селекции (MAS-селекции) устойчивых к болезни сортов.

Материал и методы. Изучено 56 научных публикаций отечественных и зарубежных авторов, опубликованных за последние 10 лет и посвященных исследованиям в области применения молекулярно-биологических методов в детекции возбудителя болезни и его расового состава, а также в маркер-вспомогательной селекции пшеницы на устойчивость к пыльной головке. Поиск научных статей осуществляли путем мониторинга электронных библиотечных систем: e-Library.ru, Springer, Cyberleninka, Research Gate.

Основная часть. Особенности биологии *Ustilago tritici* (Pers.) Rostr. и его взаимодействия с пшеницей. Представители царства грибов – основная причина заболеваний злаков, передающихся через семена [12]. *Ustilago tritici* (Pers.) Rostr. относится к отделу Базидиомикетов (*Basidiomycetes*) и является биотрофным грибом, т. е. его жизненный цикл тесно связан с растением-хозяином [20, 21]. Исследователями было отмечено, что у данного патогена имеются две формы: первая паразитирует на сортах мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.); вторая – на сортах твердой пшеницы (*T. durum* Desf.). Известны и переходные формы, способные поражать растения обоих видов [22].

Инфицирование пыльной головкой происходит во время цветения пшеницы, однако известны случаи успешного заражения растения и после завершения цветения, в начале стадии налива зерна. Телиоспоры переносятся с больных колосьев на здоровые с помощью ветра. При попадании спор на рыльце пестика происходит инфицирование новых растений. В течение суток телиоспоры прорастают и в результате мейоза образуют базидии. При слиянии гаплоидных базидий формируются гифы, которые проникают в каналы пестика и образуют мицелий. Далее мицелий захватывает все части зародыша и щитка.

Развитию пыльной головки пшеницы способствует холодная и влажная погода. Это происходит потому, что при достаточно высокой температуре воздуха и низкой влажности мицелий в пестике или семенной оболочке с высокой вероятностью засыхает и гибнет.

Кроме того, температура не выше 24 °C и высокая влажность затягивают цветение пшеницы, увеличивая период возможного заражения [10, 12].

В процессе колонизации растения паразит выделяет в ткани хозяина белки-эффекторы, которые влияют на метаболизм растения и подавляют его защитные реакции [14, 20]. Важно, что ни зараженные семена, ни выросшие из них растения до стадии колошения внешне не проявляют каких-либо заметных симптомов болезни [12, 23].

Мицелий зимует вместе с созревшим зерном. После прорастания зерна мицелий тоже начинает расти, колонизирует ткани растения и в итоге проникает в развивающийся колос, где грибок спорулирует и распространяет споры после выколашивания. При этом разрушаются все части колоса, кроме стержня, и образуется черная пылящая масса (рис.) [10, 12].

U. tritici не способен к бесполому размножению в дикариофазе. В ходе каждого прорастания телиоспор происходит слияние гаплоидных клеток разных половых групп, что приводит к рекомбинации признаков. Поэтому паразитный дикариофитный мицелий гриба постоянно гетерозиготен [12, 20, 24].

В целом, между *U. tritici* и пшеницей происходит бесконечная «гонка вооружений и обороны», которая описывается современной «зигзаг моделью» фитоиммунитета [25]. Базовая устойчивость растений к заражению активируется рецепторами плазматической мембраны клетки. Эффекторы, выделяемые патогеном, способны подавлять базовую устойчивость растений и создавать условия для развития заболевания. В то же время внутриклеточные рецепторы иммунного ответа могут реагировать уже на сам эффектор, что приводит к расспецифической устойчивости хозяина. Таким образом, растения эволюционируют в направлении предотвращения проникновения патогенов и подавления их развития в своих тканях. Что касается патогенных грибов, то их эволюция направлена на то, чтобы во что бы то ни стало начать и продолжить колонизацию организма-хозяина [20, 25, 26]. В этой постоянной борьбе задачами селекционера является, во-первых, сбор актуальной информации о наличии и расовом составе патогена, во-вторых, поиск и внедрение в схемы создания сортов исходного материала, разнообразного по типам устойчивости и генам, которые ее контролируют.

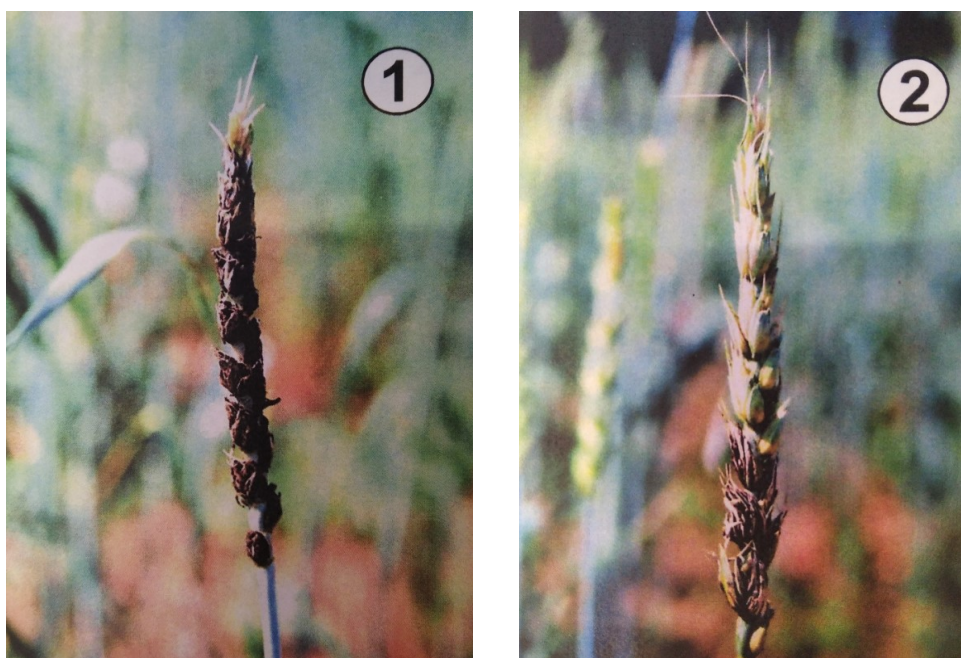


Рис. Колосья яровой мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) с сильной (1) и средней (2) степенью поражения пыльной головней (*Ustilago tritici* (Pers.) Rostr.) /

Fig. Ears of spring soft wheat (*Triticum aestivum* L.) with a strong (1) and medium (2) degree of the loose smut (*Ustilago tritici* (Pers.) Rostr.) infection

ПЦР-маркеры для детекции заболевания: преимущества и возможности. Симптомы пыльной головни невозможно заметить на растениях пшеницы вплоть до фазы колошения. Методы быстрой идентификации возбудителей важны в селекции при отборе линий и сортов на устойчивость к болезням. Поэтому существует потребность в методе, который позволял бы вовремя диагностировать развитие патогена в тканях пшеницы для своевременной отбраковки растений [27]. Современный метод детекции возбудителей заболевания должен быть высокочувствительным, специфичным, быстрым и экономически доступным. ПЦР является одним из наиболее распространенных лабораторных методов выявления патогенов растений

во всем мире [28]. Высокая чувствительность ПЦР-анализа позволяет успешно применять его для идентификации возбудителей различных инфекционных заболеваний сельскохозяйственных растений [29, 30, 31].

Геномы головневых грибов имеют относительно небольшой размер (около 20 Mbp), например, в 4–6 раз меньше, чем у ржавчинных грибов [20, 26]. Данное условие упрощает молекулярно-генетические исследования представителей рода *Ustilago*.

Исследователи Д. А. Уиллитс, Дж. Э. Шервуд (D. A. Willits, J. E. Sherwood) опубликовали в 1999 году последовательности праймеров для идентификации различных головневых грибов [32] (табл. 1).

Таблица 1 – Праймеры для идентификации головневых грибов *Ustilago* spp. /
Table 1 – Primers for the identification of smut fungi *Ustilago* spp.

Маркер/ Marker	Последовательность / Sequence	Температурный режим, °C / Temperature regime, °C	Размер ампликона, п.н. / Amplicon size, bp
Uh1 [32]	CGCACCTGTCCAACATAAC	57	574
Uh4 [32]	GAGGTTGAGATGGGTAGGA	57	574
EF1atf [27]	ATGATTCCCACCAAGCCCAT	83	454
EF1atr [27]	ACACCAACAGCCACAGTTTGC	83	454

Р. И. Омара с соавт. (R. I. Omara et. al.) успешно использовали один из этих маркеров

для обнаружения *U. tritici* в зараженном зерне пшеницы [33].

Ян Вундерле с коллегами (J. Wunderle et al.) применяли для детекции *U. tritici* метод количественной ПЦР-РВ (ПЦР в режиме реального времени). Результаты исследования показали, что детекция возбудителя возможна уже на стадии проростков [27]. Предел обнаружения составил 40 пг/мл ДНК патогена. Методика в равной степени подходила и яровым, и озимым сортам. Кроме того, количественная ПЦР позволяет следить за динамикой развития возбудителя в тканях растения. Авторы сообщают, что разработанная ими методика имеет высокий потенциал для селекции устойчивых к пыльной головне сортов. Х. Янь с соавт. (H. Yan et al.) также отмечали высокую специфичность и эффективность разработанной ими тест-системы для количественного ПЦР-РВ при детекции возбудителя пыльной головни пшеницы [5].

Идентификация расы возбудителя с помощью ДНК-маркеров. Генетическая изменчивость популяции патогена способна существенно снижать эффективность генов устойчивости к заболеванию. Как уже говорилось ранее, вследствие рекомбинаций и мутаций генов-эффекторов в каждом поколении *U. tritici* могут возникать новые вирулентные расы. Поэтому селекция на устойчивость к пыльной головне должна проводиться одновременно с мониторингом расового состава, который для каждого региона специфичен [15, 20, 34].

Физиологической расой гриба называют образец телиоспор, обладающий одинаковым паттерном вирулентности на определенных сортах пшеницы [8, 12]. В литературных источниках упоминается в среднем от 50 до 70 различных рас *U. tritici* [8, 35, 36]. Расовый состав *U. tritici* на территории нашей страны неоднороден и с каждым годом требует уточнения. На северо-западе европейской части России идентифицированы расы 15, 23, 29 и 38. В центральных районах Нечерноземной зоны были выявлены расы 2, 5, 12, 22, 26, 27, 28, 29, 38 и 54, в Центрально-Черноземной зоне обнаружены расы 4, 12, 24, 30, 31, 38, 43 и 45. В Саратовской области (юго-восток европейской части России) выявлены расы 10, 12, 13, 20, 23, 25, 29 и 41 [37, 38]. Наиболее распространенными и вирулентными расами лесостепной зоны Южного Урала являются 21, 37, 38, 43, 44, 45 [11]. На территории Западной Сибири

идентифицированы расы 1, 2, 4, 5, 8, 9, 10, 12, 21, 48, 51, 61, 62, 63, 64, 66 и 67 [37]. В Красноярском крае (Восточная Сибирь) наиболее широко распространены расы 48, 51 и 54 [8].

При классической селекции на устойчивость к грибным болезням для определения расового состава различных популяций патогена необходимо иметь тестерные линии растений, содержащие гены резистентности к заболеванию. Наиболее популярным при идентификации рас пыльной головни во многих странах мира является дифференцирующий набор, предложенный канадскими учеными [39]. Он состоит из 19 сортов пшеницы: Mindum, Kota (США), Renfrew, Florence/Aurore, Little Club/Reward, Reward, Carma/Reward, Kearney, Red Bobs, Pentad, Thatcher/Regent/Reward, Manitou*2/Giza144, Wakooma, H44/Marquis (Канада), PI 292554/CI 7795, Sonop (Намибия), Marquillo/Waratah (Канада, Кения), PI 69282, Marroqui 588 (Мексика).

В результате исследований В. И. Кривченко с соавт. было установлено, что в целом ни один из наборов сортов-дифференциаторов, принятых за рубежом, не может быть использован в российских условиях [40]. Ряд тест-сортов в наших условиях или универсально восприимчивы, или, напротив, устойчивы. Дифференцирующая способность многих сортообразцов оказалась низкой во многих регионах страны. Поэтому для определения расового состава пыльной головни в нашей стране был разработан комбинированный лабораторно-полевой метод дифференциации по характеру инфицирования частей зародыша и степени поражения растений. Новый тестерный набор состоял из девяти сортов яровой пшеницы, выделенных из мировой коллекции ВИР: Московка (Россия), Акмолинка 5 (Казахстан), Народная (Украина), Kota, Mindum (США), Preston, Reward (Канада), Rümkers Dickkopf (Германия), Диамант (Швеция) [8].

Все наборы подобраны эмпирически, т. е. по результатам наблюдения за реакцией сортов на разные расы патогена. К сожалению, даже в наборе дифференциаторов не полностью определен состав *Ut*-генов и не изучен их аллелизм. В зависимости от используемого набора, выявленные в популяции возбудителя расы обозначаются по-разному. Некоторые изоляты, определенные с помощью канадского набора сортов, идентичны выявленным В. И. Кривченко с соавт. [40]. Например, раса T18 соответствует по вирулентности расе 25 [37].

Итак, традиционные способы изучения популяции патогена занимают много времени и требуют наличия у исследователей доступа к набору сортов-дифференциаторов. При этом не всегда получается определить расу гриба по ключу рас. Это может говорить о возникновении новых рас, требующих для идентификации более современных методов. Сорта из дифференцирующих наборов также могут быть плохо приспособлены к условиям местности по продолжительности вегетационного периода и устойчивости к различным абиотическим и биотическим факторам. Кроме того, при изучении реакции сортов-тестеров в полевых условиях на полученные данные могут влиять погодные условия конкретного года. Все это снижает точность определения генетической изменчивости среди изолятов гриба [8, 15, 37].

Как и для точной диагностики заболевания, для изучения расового состава его возбудителя необходимо ввести применение современных методов, в частности, молекулярно-биологических [9].

Результаты работы по характеристике *U. tritici* с помощью молекулярных маркеров были опубликованы в 2002 году С. С. Карвасара с соавт. (S. S. Karwasra et al.) [41]. Для оценки генетической изменчивости девяти изолятов гриба, собранных в разных частях одного из штатов Индии, использовались RAPD (маркеры случайно амплифицированных полиморфных фрагментов ДНК), ISSR (маркеры межмикросателлитного полиморфизма) и AFLP-маркеры (маркеры полиморфизма длины амплифицированных фрагментов). При этом применение AFLP-маркеров дало возможность найти четкие отличия у всех девяти изолятов, а также разбить их на две большие группы.

В 2006 году З. Попович и Дж. Г. Мензис (Z. Popovic and J. G. Menzies) представили результаты оценки генетического разнообразия популяции *U. tritici* на полях Манитобы и Саскачевана (Канада) с помощью AFLP-маркеров [42]. Анализ показал высокую степень генетической изменчивости среди изолятов. Исследователи отметили, что использование AFLP позволило более точно дифференцировать изоляты, чем применение пяти пшеничных линий-тестеров. В 2009 году вышла работа Х. С. Рандхава с соавт. (H. S. Randhawa et al.), в которой ученые с помощью AFLP-маркеров подтвердили взаимосвязь между

паттернами вирулентности и молекулярно-генетического разнообразия различных штаммов *U. tritici* [43].

П. Шарма с соавт. (P. Sharma et al.) сообщили о результатах исследования генетического разнообразия шести изолятов патогена с использованием микросателлитных (SSR) маркеров [44]. В работе были отмечены положительные черты SSR-маркеров: надежность, трансферабельность (возможность использования одних и тех же SSR-маркеров при анализе разных видов), кодоминантность и высокая встречаемость в геноме. Эти качества делают микросателлитные маркеры надежным средством для изучения популяций патогенных грибов.

П. Л. Кашьяп с соавт. (P. L. Kashyap et al.) проанализировали 112 изолятов *U. tritici*, собранных в разных агроэкологических зонах Индии [15]. Для анализа изменчивости как внутри популяции, так и между разными популяциями патогена они также применяли SSR-маркеры (табл. 2).

Кроме того, у всех изолятов были амплифицированы и секвенированы фрагменты гена RPB2 (гена второй по величине субъединицы РНК-полимеразы II). Полученная информация по последовательностям позволила выделить 98 гаплотипов *U. tritici*.

Таким образом, есть все основания утверждать, что молекулярно-генетические методы способны ускорить идентификацию рас возбудителя пыльной головки пшеницы и сделать ее более точной и менее затратной. В то же время требуются дальнейшие исследования по созданию стандартизированной схемы изучения популяции возбудителя *U. tritici* с помощью ПЦР-анализа.

Генетика устойчивости пшеницы к пыльной головке. Исследование в области генетики устойчивости пшеницы к пыльной головке было начато еще в 30-х годах XX века. Однако официальная символика четырех *Ut*-генов устойчивости пшеницы к пыльной головке и состав факторов включены в каталог генных символов пшеницы Р. А. Макинтош (R. A. McIntosh) лишь в 1983 году [45]. К настоящему времени в отечественной и зарубежной литературе упоминается 22 гена устойчивости к пыльной головке (табл. 3).

Как показывают исследования В. В. Сюкова и С. Е. Поротькина, в мировой коллекции

сортов чаще всего встречается эффективный ген *Utl1*, а также идентичный или тесно сцепленный с ним *Utlh* [24]. Ген *Utl2* мало изучен и признан неэффективным ко многим расам возбудителя пыльной головни *U. tritici*. Доминантный ген *Utl3* встречается только в немецком сорте Carma. Высокой эффективностью против поражения пыльной головней характеризуется ген *Utl4* [45].

Некоторым генам (*UtlM*, *UtlR1*, *UtlR2*, *UtlCS*, *UtlB*, *UtlRd*, *UtlNp*, *UtlBW278* и *UtlC29*) устойчивости к пыльной головне присвоены символы согласно сортам, в которых они были обнаружены [37].

Таким образом, усилиями ученых многих стран выявлены гены и сорта-доноры этих генов, которые можно использовать в селекции на устойчивость к пыльной головне.

Таблица 2 – Характеристики нейтральных микросателлитных маркеров для анализа генетического разнообразия популяции изолятов *Ustilago tritici* (по [15])

Table 2 – Characteristics of neutral microsatellite markers for the analysis of the genetic diversity of populations of *Ustilago tritici* isolates (according to [15])

Маркер / Marker	Прямой и обратный праймеры (5'-3') / Forward and reverse primers (5'-3')	Размер ампликона, п.н. / Amplicon size, bp	Температурный режим, °C / Temperature regime, °C
(GGA)5	GCTCGTCTACCTCTGCGATACT CTGCATCTCAATCAACCAATC	215–241	55
(CGG)6	AGACATGCACCGTAACAACAAC TACCCTCCATACTCTTGTCCTG	180–200	55
(CAT)5	AAGCATACTCAAGGCAGGGTAA GTTCTCGGATGGTCTCGTCTAC	170–240	54
(CCG)6	AAAAGTCATCCTCGTTTCGGTA AGATAGGGAAGCAAATCATGGA	180–230	55
(GAC)6	GCCTCTTCATCTCTCTCCTCAC TGACTCTTCTGCATCATATCGG	220–270	52
(TGC)5	TCTTGTGGAGTCTGCTGTTGTT GTAGCTTCAGGTCGCATCACTT	230–250	52
(AAAT)4	TCGTGAAAACAAACAGAGCCAA ACACCTATTTGCGTGAAGGAGT	220–250	52
(TATT)5	TACTTCTCCTCCTCCTCCTCCT GAACCTCGCAAAGTGGTTTCTCT	285–300	52
(CAAGG)6	AGAGACCAAGTCGAATCCAAAG CCTTGCTACTTCTCCCTACCT	294–320	52
(GTGTCA)4	CATTTCAAGTGTGGACAAGCAT AGAGAGTTTCGTAGTTGGGCAG	250–300	54
(AAGCCA)5	GGTGATTGGAAGACCACAGAAT GTTTTGAACCTCTCTGCTTTGGG	227–250	55
(GCTCCC)4	CACAAACACACACACACACACA CTGAACAGTAAAGCCTGAAGGG	224–750	54
(CAACGG)4	TCCTACATTGGGATGACTGATG GACTCGCTTCTTGTTCTTGTT	217–250	52
(GGAGAA)4	GAAAGAGAGAGGGAGGGAAGAG TGCGTATAGGTATGTGTGGCTT	230–250	53
(CA)8	GAAGAAAATGCTAGAGCGAAGG AGCAGAAGGTGAGAGAGCGTAT	216–250	55
(GA)8	ATGAGGTCAAGAGTCAGCAACA ATTCGTCAAGATGCCTTTCACT	175–200	54

Таблица 3 – Гены устойчивости пшеницы к пыльной головне /
Table 3 – Genes of wheat resistance to loose smut

Ген / Gene	Хромосомная локализация / Chromosomal localization	Доноры гена / Gene donors	Источник / Source
<i>Ut1</i> (<i>UtTh</i>)	7B (3D, 6AS)	Renfrew, Red Bobs, Marquis, Thatcher, Neepawa, Manitou, Безенчукская 98, Жигулевская / 'Bezenchukskaya 98', 'Zhigulevskaya'	[24]
<i>Ut2</i>	-	Kota, Little Club	[45]
<i>Ut3</i>	-	Carma	[45]
<i>Ut4</i>	7A, 7B	Hope, CN-18131, 9340-CP, Glenlea, TD12A	[45]
<i>Ut5</i>	-	Sonop, NP-824, Col.222	[46]
<i>Ut6</i>	5BL	AC Foremost, AC Karma, ES54 (Burnside), Glenlea, PT459	[13,47,48]
<i>Ut7</i>	7A	SC8021V2'	[47]
<i>Ut8</i>	3A	9340-CP, Glenlea	[47]
<i>Ut9</i>	6B	SC8021V2'	[47]
<i>Ut10</i>	6D	SC8021V2'	[47]
<i>Ut11</i>	7BS	TD-14 (Sonop)	[46]
<i>Utx</i>	2BL	Biggar BSR, Misr-3	[23,49]
<i>UtM</i>	-	Mara, Mirs 3	[24]
<i>UtR1</i>	-	Тулайковская юбилейная / 'Tulaykovskaya yubileynaya'	[24]
<i>UtR2</i>	-	Veery's	[24]
<i>UtCS</i>	2A (1AS, 1BS, 1DS)	Chinese Spring	[24]
<i>UtB</i>	-	Ботаническая 2, Харьковская 10 / 'Botanicheskaya 2,' 'Kharkovskaya 10'	[24]
<i>UtRd</i>	-	Reward	[37]
<i>UtNp</i>	-	Neepawa	[37]
<i>UtBW278</i>	5BS	Harvest, Snowstar, Waskada, Unity, Shaw, Glenn, Vesper, Cardale, AAC Jatharia, AAC Cameron, Carberry, AAC Brandon, AAC Magnet, Burnside, Pasteur, AAC Iceberg, Whitehawk, Peace, AAC Redwater, CDC Plentiful, CDC Titanium, Parata, Selkirk	[13,35]
<i>Utd1</i>	5BS	D93213, P9162-BJ08*B	[34]
<i>UtC29</i>	-	Саратовская 29 / 'Saratovskaya 29'	[37]

ДНК-маркеры, сцепленные с генами и локусами устойчивости пшеницы к пыльной головне. Одной из задач молекулярной генетики является картирование и клонирование генов, контролирующих важные признаки сельскохозяйственных культур. Секвенирование генов устойчивости позволяет выявить мутации, характерные для проявления признака, понять биохимическую природу устойчивости, разработать ген-специфичные молекулярные маркеры и облегчить процесс создания новых сортов [17, 19, 50, 51]. На данный момент клонировано уже более 45 различных *R*-генов

пшеницы [52]. К сожалению, ни в отечественных, ни в зарубежных источниках пока нет сообщений о клонированных генах устойчивости пшеницы к пыльной головне. Зато доступна информация о различных молекулярных маркерах, тесно связанных с признаком. Их применение дает преимущество для селекции, ведь результаты анализа ДНК не зависят от стадии развития изучаемого растения или погодных условий.

В таблице 4 представлены ДНК-маркеры, сцепленные с генами расоспецифической устойчивости мягкой и твердой пшеницы

к пыльной головне. Каждый из данных генов может защитить растения от одной или нескольких рас *U. tritici*. С конца XX века по настоящее время для их идентификации были использованы различные технологии: уже упомянутые в предыдущем разделе маркеры RAPD, AFLP и SSR, а также RFLP (маркеры полиморфизма длины рестрикционных фрагментов), SCAR (амплифицированные области, охарактеризо-

ванные нуклеотидной последовательностью) и SNP (маркеры однонуклеотидного полиморфизма). Основное внимание в исследованиях уделяется разработке молекулярных маркеров и их применению для изучения исходного материала в селекции. Сообщений об успешном создании новых устойчивых к пыльной головне сортов пшеницы методом MAS-селекции в литературе на данный момент не отмечено.

Таблица 4 – ДНК-маркеры генов устойчивости пшеницы к пыльной головне /
Table 4 – DNA markers of wheat resistance genes to loose smut

Ген / Gene	Хромосомная локализация / Chromosomal localization	Тип маркера / Type of marker	Маркер / Marker	Раса возбудителя / The race of the pathogen	Источник / Source
<i>UtBW278*</i>	5BS	SSR, SCAR, SNP	<i>Xgwm443, Xgpw7180, Xgpw4098, Xwmc740, Xbarc216, Xbarc4 Xkwm779</i>	T9	[35] [13]
<i>Utd1</i>	5BS	AFLP, SSR, SCAR	<i>Xgwm443, Xgwm234</i>	T33	[34]
<i>Utx</i>	2BL	RAPD, RFLP, SCAR	<i>Xcrc4.2</i>	T10	[23, 49]
<i>Ut4</i>	7B	SSR	<i>Xgwm302, Xwmc723, Xgwm333, Xgwm577</i>	T2, T9, T15, T27	[47]
<i>Ut6</i>	5BL	SSR	<i>Xgpw5029, Xbarc232, Xwmc160, Xwmc734, Xgdm133a, Xgwm604</i>	T2, T10, T15, T19, T39	[13, 47, 48]
<i>Ut7</i>	7A	SSR	<i>Xcfa22576, Xcfa2240, Xcfa2019</i>	T-9	[47]
<i>Ut8</i>	3A	SSR	<i>Xwmc559, Xbarc69</i>	T9, T19, T39	[47]
<i>Ut9</i>	6B	SSR	<i>Xbarc223, Xbarc332, Xgwm508</i>	T39	[47]
<i>Ut10</i>	6D	SSR	<i>Xbarc183</i>	T10	[47]
<i>Ut11</i>	7BS	SNP	BS00022562_51, Excalibur_c3489_182, Kukri rep c71778 644	T2	[46]

*М. Т. Касса с соавт. (M. T. Kassa et al.) отмечают, что гены *UtBW278* и *Utd1* имеют общие близкорасположенные маркеры, но не являются полностью идентичными [35] /

*M. T. Case et al. note that the *UtBW278* and *Utd1* genes share closely related markers, but are not completely identical [35]

Устойчивость к пыльной головне может наследоваться и как качественный, и как количественный признак [12, 20, 47]. Как уже говорилось ранее, для эффективной защиты посевов сорта должны обладать генетическим разнообразием. Речь идет как о пирамидировании генов расоспецифической устойчивости в рамках одного генотипа, так и о сочетании

разных типов устойчивости. Использование молекулярных маркеров, сцепленных с генами и локусами, позволяет проводить точный и быстрый скрининг исходного материала, а также контролировать передачу признака из поколения в поколение в ходе селекционного процесса, в т. ч. работая с несколькими локусами одновременно.

Помимо расоспецифических генов устойчивости, исследователей также интересуют локусы количественных признаков (QTLs) и сцепленные с ними ДНК-маркеры. QTLs определяются в картирующих популяциях или с помощью полногеномного ассоциативного анализа (GWAS) различными статистическими методами [53]. Часто они обеспечивают менее выраженную устойчивость, но более длительную, т. к. патогенам сложнее преодолеть количественную устойчивость растений. Моногенная же устойчивость сорта, особенно при его повсеместном возделывании, провоцирует эволюционный скачок в популяции патогена в регионе возделывания, что приводит к потере эффективности используемого гена [20, 50]. При этом главные QTLs, определяющие устойчивость пшеницы к пыльной головне, могут соотноситься по хромосомной локализации с генами расоспецифической устойчивости [47].

Интересна недавняя статья Д. К. Сайни с соавт. (D. K. Saini et al.), которая представляет собой мета-анализ QTLs устойчивости мягкой пшеницы к болезням [54]. В данной работе использовались и выявленные в более ранних исследованиях 14 QTLs устойчивости к пыльной головне. Создание общей консенсусной карты сцепления показало положение локусов устойчивости к заболеванию на хромосомах 3A, 3B, 4B, 5B, 6B, 7A и 7B.

В 2018 году опубликована работа С. Кумар с соавт. (S. Kumar et al.), особенностью которой было картирование QTLs, связанных с устойчивостью твердой пшеницы к пыльной головне [16]. С помощью SNP-генотипирования идентифицировали три локуса, один из которых, обуславливающий 74 % фенотипической устойчивости, рекомендован для дальнейшего использования в селекции.

Еще один подход предполагает определение взаимосвязи между устойчивостью пшеницы к пыльной головне и ДНК-маркером без выделения предполагаемых связанных генов или QTLs [55, 56]. Например, в работе М. И. Хассан с соавт. (M. I. Hassan et al.) было идентифицировано пять SSR-маркеров, которые давали позитивные аллели, сцепленные

с устойчивостью к пыльной головне [55]. Авторы отмечают, что для подтверждения полезности применения данных маркеров в селекции необходимы дальнейшие исследования.

Заключение. Основной задачей современного селекционера является поиск и внедрение в схемы создания сортов исходного материала, разнообразного по типам устойчивости и генам, которые ее контролируют. Как для точной диагностики заболевания, так и для изучения расового состава его возбудителя необходимо ввести применение современных методов, в частности, молекулярно-биологических. Эти методы способны ускорить идентификацию рас возбудителя пыльной головки пшеницы и сделать ее более точной и менее затратной. В то же время требуются дальнейшие исследования по созданию стандартизированной схемы изучения популяции возбудителя *U. tritici* с помощью ПЦР-анализа.

Метод количественной ПЦР-РВ (ПЦР в режиме реального времени) имеет высокий потенциал для селекции устойчивых к пыльной головне сортов, так как детекция возбудителя в динамике развития в тканях растения возможна уже на стадии проростков как яровых, так и озимых сортов.

Выявлены гены и сорта-доноры этих генов, которые можно использовать в селекции на устойчивость к пыльной головне. Применение молекулярных маркеров, сцепленных с генами и локусами, позволяет проводить точный и быстрый скрининг исходного материала, а также контролировать передачу признака из поколения в поколение в ходе селекционного процесса, в т. ч. работая с несколькими локусами одновременно.

Идентифицированы маркеры, связанные с генами расоспецифической устойчивости, основной областью применения которых является скрининг исходного материала для поиска источников устойчивости к заболеванию.

Рассмотренные в нашем обзоре результаты исследований говорят о наличии достаточно большой базы данных для использования ПЦР-маркеров при создании сортов пшеницы, устойчивых к пыльной головне.

References

1. Гончарова Н. З., Терентьев С. Е., Воробьева Е. С. Состояние и развитие российского рынка зерна и муки в условиях международных экономических санкций. Вестник Адыгейского государственного университета. Серия: Экономика. 2022;4(310):55–64. DOI: <https://doi.org/10.53598/2410-3683-2022-4-310-55-64> EDN: XMMMCW

- Goncharova N. Z., Terentyev S. E., Vorobyova E. S. The state and development of the Russian grain and flour market in the context of international economic sanctions. *Vestnik Adygeyskogo gosudarstvennogo uni-versiteta. Seriya: Ekonomika* = The Bulletin of the Adyghe State University, Series «Economics». 2022;4(310):55–64. (In Russ.). DOI: <https://doi.org/10.53598/2410-3683-2022-4-310-55-64>
2. Hanson H. Wheat in the third world. New York: Routledge, 2021. pp. 194. DOI: <https://doi.org/10.4324/9780429267505>
3. Saini D. K., Chahal A., Pal N., Srivastava P., Gupta P. K. Meta-analysis reveals consensus genomic regions associated with multiple disease resistance in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Molecular Breeding*. 2022;42(3):11. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11032-022-01282-z>
4. Jabran M., Ali M. A., Zahoor A., Muhac-Ud-Din G., Liu T., Chen W., Gao L. Intelligent reprogramming of wheat for enhancement of fungal and nematode disease resistance using advanced molecular techniques. *Frontiers in Plant Science*. 2023;14:1132699. DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2023.1132699>
5. Yan H., Zhang J., Ma D., Yin J. qPCR and loop mediated isothermal amplification for rapid detection of *Ustilago tritici*. *PeerJ*. 2019;(7):e7766. DOI: <https://doi.org/10.7717/peerj.7766>
6. Репникова Е. Г., Зеленева Ю. В., Судникова В. П. Головные болезни пшеницы на территории центрально-чернозёмного заповедника, выявление источников и доноров устойчивости. *Научные труды Северо-Кавказского федерального научного центра садоводства, виноградарства, виноделия*. 2020;29:214–221. DOI: <https://doi.org/10.30679/2587-9847-2020-29-214-221> EDN: XNREHN
- Repnikova E. G., Zeleneva Yu. V., Sudnikova V. P. Wheat smut diseases on the central chernozem reserve territory, identification of sources and donors of resistance. *Nauchnye trudy Severo-Kavkazskogo federal'nogo nauchnogo tsentra sadovodstva, vinogradarstva, vinodeliya*. 2020;29:214–221. (In Russ.). DOI: <https://doi.org/10.30679/2587-9847-2020-29-214-221>
7. Maulenbay A., Rsaliyev A. Fungal disease tolerance with a focus on wheat: a review. *Journal of Fungi*. 2024;10(7):482. DOI: <https://doi.org/10.3390/jof10070482>
8. Орлова Е. А., Бехтольд Н. П. Характеристика генофонда яровой мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) по устойчивости к пыльной головне в условиях лесостепи Западной Сибири. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2019;23(5):551–558. DOI: <https://doi.org/10.18699/VJ19.524> EDN: PIVINY
- Orlova E. A., Baechtold N. P. characteristics of the gene pool of spring wheat (*Triticum aestivum* L.) for resistance to loose smut in the forest-steppe of Western Siberia. *Vavilovskiy zhurnal genetiki i seleksii*. = Vavilov Journal of Genetics and Breeding 2019;23(5):551–558. (In Russ.). DOI: <https://doi.org/10.18699/VJ19.524>
9. Ганнибал Ф. Б., Гагкаева Т. Ю., Гомжина М. М., Полуэктова Е. В., Гуляева Е. И. Ассоциированные с пшеницей микромицеты и их значимость как возбудителей болезней в России. *Вестник защиты растений*. 2022;105(4):164–180. DOI: <https://doi.org/10.31993/2308-6459-2022-105-4-15508> EDN: KLHPMB
- Gannibal F. B., Gagkaeva T. Yu., Gomzhina M. M., Poluektova E. V., Gulyaeva E. I. Micromycetes associated with wheat and their significance as pathogens in Russia. *Vestnik zashchity rasteniy* = Plant Protection News. 2022;105(4):164–180. (In Russ.). DOI: <https://doi.org/10.31993/2308-6459-2022-105-4-15508>
10. Кекало А. Ю., Немченко В. В., Заргарян Н. Ю., Цыпышева М. Ю. Защита зерновых культур от болезней. Куртамыш: Куртамышская типография, 2017. 172 с. Режим доступа: <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=29053721> EDN: YLUIUB
- Kekalo A. Yu., Nemchenko V. V., Zargaryan N. Yu., Tsypysheva M. Yu. Protection of grain crops from diseases. *Kurtamysh: Kurtamyshskaya tipografiya*, 2017. 172 p. URL: <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=29053721>
11. Грязнов А. А. Расоспецифическая устойчивость пшеницы к пыльной головне. АПК России. 2018;25(1):25–30. Режим доступа: <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=32484898> EDN: YPUHGJ
- Gryaznov A. A. Racespecific resistance of wheat to loose smut. *APK Rossii* = Agro-Industrial Complex of Russia. 2018;25(1):25–30. (In Russ.). URL: <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=32484898>
12. Abraham A. Loose smut of wheat (*Ustilago tritici*) and its managements. *Journal of Biology, Agriculture and Healthcare*. 2019;9(8):25–33. DOI: <https://doi.org/10.7176/JBAH>
13. Toth J., Pandurangan S., Burt A., Mitchell Fetch J., Kumar S. Marker-assisted breeding of hexaploid spring wheat in the Canadian prairies. *Canadian journal of plant science*. 2018;99(2):111–127. DOI: <http://doi.org/10.1139/cjps-2018-0183>
14. Назаров П. А., Балеев Д. Н., Иванова М. И., Соколова Л. М., Каракозова М. В. Инфекционные болезни растений: этиология, современное состояние, проблемы и перспективы защиты растений. *Acta Naturae*. 2020;12(3):46–59. DOI: <https://doi.org/10.32607/actanaturae.11026> EDN: AKBYXI
- Nazarov P. A., Baleev D. N., Ivanova M. I., Sokolova L. M., Karakozova M. V. Infectious plant diseases: etiology, current status, problems and prospects in plant protection. *Acta Naturae*. 2020;12(3):46–59. (In Russ.). DOI: <https://doi.org/10.32607/actanaturae.11026>
15. Kashyap P. L., Kumar S., Tripathi R., Kumar R. S., Jasrotia P., Singh D. P., Singh G. P. Phylogeography and population structure analysis reveal diversity by gene flow and mutation in *Ustilago segetum* (Pers.) Roussel *tritici* causing loose smut of wheat. *Frontiers in Microbiology*. 2019;10:01072. DOI: <https://doi.org/10.3389/fmicb.2019.01072>

16. Kumar S., Knox R. E., Singh A. K., DePauw R. M., Campbell H. L., Isidro-Sanchez J., et al. High-density genetic mapping of a major QTL for resistance to multiple races of loose smut in a tetraploid wheat cross. *PLoS One*. 2018;13(2):e0192261. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0192261>
17. Афанасенко О. С. Генетическая защита зерновых культур: итоги и перспективы. Защита и карантин растений. 2020;(9):3–7. Режим доступа: <https://elibrary.ru/item.asp?id=43909497> EDN: TYQUEV
Afanasenko O. S. Genetic protection of grain crops: results and prospects. *Zashchita i karantin rasteniy*. 2020;(9):3–7. (In Russ.). URL: <https://elibrary.ru/item.asp?id=43909497>
18. Hasan N., Choudhary S., Naaz N., Sharma N., Laskar R. A. Recent advancements in molecular marker-assisted selection and applications in plant breeding programmes. *Journal of Genetic Engineering and Biotechnology*. 2021;19(1):128. DOI: <https://doi.org/10.1186/s43141-021-00231-1>
19. Luo K., He D., Guo J., Li G., Li B., Chen X. Molecular advances in breeding for durable resistance against pests and diseases in wheat: Opportunities and challenges. *Agronomy*. 2023;13(3):628. DOI: <https://doi.org/10.3390/agronomy13030628>
20. Zuo W., Ökmen B., Depotter J. R. L., Ebert M. K., Redkar A., Villamil J. M., Doehlemann G. Molecular interactions between smut fungi and their host plants. *Annual Review of Phytopathology*. 2019;57:411–430. DOI: <https://doi.org/10.1146/annurev-phyto-082718-100139>
21. Nagarajan N., Khan M., Djamei A. Manipulation of auxin signaling by smut fungi during plant colonization. *Journal of Fungi*. 2023;9(12):1184. DOI: <https://doi.org/10.3390/jof9121184>
22. Дружин А. Е. Влияние изменений климата на структуру популяций патогенов яровой пшеницы в Поволжье. Аграрный вестник Юго-Востока. 2010;(1):31–35. Режим доступа: <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=26725203> EDN: WMVNGF
Druzhin A. E. Effect of climate change on the structure of populations of spring wheat pathogens in the Volga region. *Agrarnyy vestnik Yugo-Vostoka* = Agrarian Reporter of South-East. 2010;(1):31–35. (In Russ.). URL: <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=26725203>
23. Draz I. S., Darwish A. K., Abou-Elsoud M. S., Ellassal A. A., Komeil D. A. Molecular discovery of new allele associated with loose smut resistance gene *Ut-X* in spring wheat. *Agronomy Research*. 2021;19(1):74–82. DOI: <https://doi.org/10.15159/AR.21.055>
24. Сюков В. В., Поротькин С. Е. Генетика устойчивости мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) к пыльной головне (*Ustilago tritici* (Pers.) Jens.) (обзор). Вавиловский журнал генетики и селекции. 2015;18(3):517–522. Режим доступа: <https://elibrary.ru/item.asp?id=22479659> EDN: SXXZIR
Syukov V. V., Porotkin S. E. Genetics of common wheat (*Triticum aestivum* L.) resistance to loose smut (*Ustilago tritici* (Pers.) Jens.) (review). *Vavilovskiy zhurnal genetiki i seleksii* = Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2015;18(3):517–522. (In Russ.). URL: <https://elibrary.ru/item.asp?id=22479659>
25. Shafikova T. N., Omelichkina Yu. V. Evolution of views on plant immunity: from Flor's "gene-for-gene" theory to the "zig-zag model" developed by Jones and Dangl. *Izvestiya vuzov. Prikladnaya khimiya i biotekhnologiya* = Proceedings of Universities. Applied Chemistry and Biotechnology. 2020;10(3):424–438. (In Russ.). DOI: <https://doi.org/10.21285/2227-2925-2020-10-3-424-438>
26. Ökmen B., Schwammbach D., Bakkeren G., Neumann U., Doehlemann G. The *Ustilago hordei*-barley interaction is a versatile system for characterization of fungal effectors. *Journal of Fungi*. 2021;7(2):86. DOI: <https://doi.org/10.3390/jof7020086>
27. Wunderle J., Leclercque A., Schaffrath U., Slusarenko A., Koch E. Assessment of the loose smut fungi (*Ustilago nuda* and *U. tritici*) in tissues of barley and wheat by fluorescence microscopy and real-time PCR. *European journal of plant pathology*. 2012;133:865–875. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10658-012-0010-9>
28. Francesconi S. High-throughput and point-of-care detection of wheat fungal diseases: Potentialities of molecular and phenomics techniques toward in-field applicability. *Frontiers in Agronomy*. 2022;4:980083. DOI: <https://doi.org/10.3389/fagro.2022.980083>
29. Башкирова И. Г., Каримова Е. В., Смирнова И. П. Исследование праймеров для диагностики фитоплазм из группы Apple proliferation. Фитосанитария. Карантин растений. 2022;(3):26–36. Режим доступа: <https://elibrary.ru/item.asp?id=51314769> EDN: FZTABW
Bashkirova I. G., Karimova E. V., Smirnova I. P. Study of primers for the diagnosis of phytoplasmas from the apple proliferation group. *Fitosanitariya. Karantin rasteniy* = Plant Health and Quarantine. 2022;(3):26–36. (In Russ.). URL: <https://elibrary.ru/item.asp?id=51314769>
30. Камченков А. М., Цветкова Ю. В., Кузнецова А. А., Дудченко И. П., Усманова Г. Р. Оценка применимости классических и молекулярных методов диагностики возбудителя *Bipolaris zeicola* (Stout) Shoemaker в лабораторных условиях. Фитосанитария. Карантин растений. 2022;(4):33–45. DOI: <https://doi.org/10.69536/g6406-7929-8405-a> EDN: RHLXLE
Kamchenkov A. V., Tsvetkova Yu. V., Kuznetsova A. A., Duchenko I. P., Usmanova G. R. Evaluation of the applicability of classical and molecular methods for diagnosing the phytopathogen *Bipolaris zeicola* (Stout) Shoemaker in laboratory conditions. *Fitosanitariya. Karantin rasteniy* = Plant Health and Quarantine. 2022;(4):33–45. (In Russ.). DOI: <https://doi.org/10.69536/g6406-7929-8405-a>

31. Бессолицына Е. А., Тулинов А. Г., Новоселова Н. В., Харина А. В. Разработка ПЦР-тест системы для выявления вируса картофеля Y. Известия Коми научного центра УрО РАН. 2023;7(65):5–11.
DOI: <https://doi.org/10.19110/1994-5655-2023-7-5-11> EDN: PYTGKE
- Bessolitsyna E. A., Tulinov A. G., Novoselova N. V., Kharina A. V. Development of a PCR test system for the detection of potato virus Y. *Izvestiya Komi nauchnogo tsentra UrO RAN* = Proceedings of the Komi science centre Ural branch Russian academy of sciences. 2023;7(65):5–11. (In Russ.).
DOI: <https://doi.org/10.19110/1994-5655-2023-7-5-11>
32. Willits D. A., Sherwood J. E. Polymerase chain reaction detection of *Ustilago hordei* in leaves of susceptible and resistant barley varieties. *Phytopathology*. 1999;89(3):212–217.
DOI: <https://doi.org/10.1094/PHYTO.1999.89.3.212>
33. Omara R. I., Sehsah M. D., Shaheen D. M., Saad El-Din H. I., Abdelghany R., Mandour A. M., Shahin A. A. A quick PCR detection of *Ustilago tritici* for early control of loose smut in wheat using TiO₂ and ZnO nanoparticles. *Egyptian Journal of Agricultural Research*. 2023;101(4):1112–1123.
DOI: <https://doi.org/10.21608/EJAR.2023.242715.1448>
34. Randhawa H. S., Popovic Z., Menzies J., Knox R., Fox S. Genetics and identification of molecular markers linked to resistance to loose smut (*Ustilago tritici*) race T33 in durum wheat. *Euphytica*. 2009;169:151–157.
DOI: <https://doi.org/10.1007/s10681-009-9903-x>
35. Kassa M. T., Menzies J. G., McCartney C. A. Mapping of a resistance gene to loose smut (*Ustilago tritici*) from the Canadian wheat breeding line BW278. *Molecular Breeding*. 2015;35(9):180.
DOI: <https://doi.org/10.1007/s11032-015-0369-3>
36. Mishra K. K., Kant L., Kumari J., Kumar A. Mining of the national gene bank collection identifies resistance sources for loose smut of wheat in Northern Himalayan conditions. *Indian Phytopathology*. 2022;75(4):1179–1183. DOI: <https://doi.org/10.1007/s42360-022-00540-6>
37. Дружин А. Е., Крупнов В. А. Пшеница и пыльная головня. Саратов: Саратовский университет, 2008. 164 с. Режим доступа: <https://elibrary.ru/item.asp?id=19512762> EDN: QKZYIL
- Druzhin A. E., Krupnov V. A. Wheat and loose smut. *Saratov: Saratovskiy universitet*, 2008. 164 p.
URL: <https://elibrary.ru/item.asp?id=19512762>
38. Дружин А. Е. Расовая дифференциация *Ustilago tritici* (Pers). Rostr. в Саратовской области с использованием канадских и советских сортов-дифференциаторов. Аграрный вестник Юго-Востока. 2009;(2):18–22. Режим доступа: <https://elibrary.ru/item.asp?id=26725161> EDN: WMVMQB
- Druzhin A. E. Races differentiation *Ustilago tritici* (Pers.) Jens. in the Saratov area using canadian and soviet cultivars – differentials. *Agrarnyy vestnik Yugo-Vostoka* = Agrarian Reporter of South-East. 2009;(2):18–22. (In Russ.). URL: <https://elibrary.ru/item.asp?id=26725161>
39. Nielsen J. J., Thomas P. Loose smut. Chapter 4. In: R. D. Wilcoxson and E. E. Saari Bunt and smut diseases of wheat. Loose smut. Concepts and methods of diseases management. Mexico, D.F. CIMMYT, 1996. pp. 33–47. URL: <https://www.yumpu.com/en/document/view/11350921/bunt-and-smut-diseases-of-wheat-cimmyt>
40. Кривченко В. И., Мягкова Д. В., Щелко Л. Г., Тимошенко З. В. Изучение устойчивости зерновых культур и расового состава возбудителей головневых болезней. Л., 1978. 107 с.
- Krivchenko V. I., Myagkova D. V., Shchelko L. G., Timoshenko Z. V. Study of the stability of grain crops and the racial composition of the causative agents of head diseases. Leningrad, 1978. 107 p.
41. Karwasra S. S., Mukherjee A. K., Swain S. C., Mohapatra T., Sharma R. P. Evaluation of RAPD, ISSR and AFLP markers for characterization of the loose smut fungus *Ustilago tritici*. *Journal of Plant Biochemistry and Biotechnology*. 2002;11:99–103. URL: <https://link.springer.com/article/10.1007/BF03263143>
42. Popovic Z., Menzies J. G. Intensive and extensive sampling techniques used to measure genetic diversity of *Ustilago tritici*, using virulence and DNA polymorphism. *Canadian journal of plant pathology*. 2006;28(2):197–207.
DOI: <https://doi.org/10.1080/07060660609507287>
43. Randhawa H. S., Matheson F., Menzies J. G., Fox S. L. Molecular and virulence relationships among races of *Ustilago tritici* collected from durum and bread wheat. *Canadian Journal of Plant Pathology*. 2009;31(2):220–231.
DOI: <https://doi.org/10.1080/07060660909507595>
44. Sharma P., Shefali Pandey B., Muthusamy S. K., Kumar S., Saharan M. S., Kumar S., et al. Development and validation of microsatellite markers for Karnal bunt (*Tilletia indica*) and loose smut (*Ustilago segetum tritici*) of wheat from related fungal species. *Journal of Phytopathology*. 2018;166(10):729–738.
DOI: <https://doi.org/10.1111/jph.12756>
45. Nielsen J. J. Inheritance of virulence of *Ustilago tritici* on the differential cultivars Carma, Red Bobs and a derivative of the cross Thatcher x Regent. *Canadian journal of botany*. 1982;60:1191–1193.
DOI: <https://doi.org/10.1139/b82-148>
46. Thambugala D., Menzies J. G., Knox R. E., Campbell H. L., McCarthney C. A. Genetic analysis of loose smut (*Ustilago tritici*) resistance in Sonop spring wheat. *BMC Plant Biology*. 2020;20(1):314.
DOI: <https://doi.org/10.1186/s12870-020-02525-x>

47. Knox R. E., Campbell H. L., Clarke F. R., Menzies J. G., Popovic Z., Procnunier J. D., et al. Quantitative trait loci for resistance in wheat (*Triticum aestivum*) to *Ustilago tritici*. Canadian Journal of Plant Pathology. 2014;36(2):187–201. DOI: <http://dx.doi.org/10.1080/07060661.2014.905497>
48. Kassa M. T., Menzies J. G., McCartney C. A. Mapping of the loose smut resistance gene *Ut6* in wheat (*Triticum aestivum* L.). Molecular breeding. 2014;33:569–576. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11032-013-9973-2>
49. Procnunier J. D., Gray M. A., Howes N. K., Knox R. E., Bernier A. M. DNA markers linked to a T10 loose smut resistance gene in wheat (*Triticum aestivum* L.). Genome. 1997;40(2):176–179. DOI: <https://doi.org/10.1139/g97-025>
50. Colasuonno P., Marcotuli I., Gadaleta A., Soriano M. From genetic maps to QTL cloning: an overview for durum wheat. Plants. 2021;10(2):315. DOI: <https://doi.org/10.3390/plants10020315>
51. Kaur B., Bhatia D., Mavi G. S. Eighty years of gene-for-gene relationship and its applications in identification and utilization of R genes. Journal of genetics. 2021;100(2):50. DOI: <https://doi.org/10.1007/s12041-021-01300-7>
52. Hafeez A., Sanu A., Ghosh S., Gilbert D., Bowden R. L., Wulff B. B. N. Creation and judicious application of a wheat resistance gene atlas. Molecular Plant. 2021;4(7):1053–1070. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.molp.2021.05.014>
53. Хлесткина Е. К. Молекулярные методы анализа структурно-функциональной организации генов и геномов высших растений. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2011;15(4):757–768. Режим доступа: <https://elibrary.ru/item.asp?id=17317750> EDN: OOBZTB
- Khlestkina E. K. Molecular methods of the analysis of the structural and functional organization of genes and genomes in higher plants. *Vavilovskiy zhurnal genetiki i seleksii* = Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2011;15(4):757–768. (In Russ.). URL: <https://elibrary.ru/item.asp?id=17317750>
54. Saini D. K., Srivastava P., Pal N., Gupta P. K. Meta QTLs, ortho-meta-QTLs and candidate genes for grain yield and associated traits in wheat (*Triticum aestivum* L.). Theoretical and Applied Genetics. 2022;135(3):1049–1081. DOI <https://doi.org/10.1007/s00122-021-04018-3>
55. Hassan M. I., Mahmoud A. F., Ameen K. A. Bulk segregant analysis to identify SSR markers for loose smut resistance in bread wheat. Scientific Journal of Agricultural Sciences. 2021;3(1):119–130. DOI: <https://doi.org/10.21608/sjas.2021.62206.1070>
56. Garg B., Yashveer S., Taunk J., Singh V., Redhu N. S., Tokas J., et al. Characterization of wheat (*Triticum aestivum*) genotypes for multiple fungal resistance using functional markers. The Indian Journal of Agricultural Sciences. 2023;93(1):30–35. DOI: <https://doi.org/10.56093/ijas.v93i1.129567>

Сведения об авторах

✉ **Харина Анастасия Владимировна**, кандидат с.-х. наук, научный сотрудник, ФГБНУ «Федеральный аграрный научный центр Северо-Востока имени Н. В. Рудницкого», ул. Ленина, 166 а, Киров, Российская Федерация, 610007, e-mail: priemnaya@fanc-sv.ru, ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-0554-5814>, e-mail: Khavchas@yandex.ru

Новоселова Нина Владиславовна, младший научный сотрудник, ФГБНУ «Федеральный аграрный научный центр Северо-Востока имени Н. В. Рудницкого», ул. Ленина, 166 а, Киров, Российская Федерация, 610007, e-mail: priemnaya@fanc-sv.ru, ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-0638-4258>

Information about the authors

✉ **Anastasia V. Kharina**, PhD in Agricultural Science, researcher, Federal Agricultural Research Center of the North-East named N. V. Rudnitsky, 166-a Lenin str., Kirov, Russian Federation, 610007, e-mail: priemnaya@fanc-sv.ru, ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-0554-5814>, e-mail: Khavchas@yandex.ru

Nina V. Novoselova, junior researcher, Federal Agricultural Research Center of the North-East named N. V. Rudnitsky, 166-a Lenin str., Kirov, Russian Federation, 610007, e-mail: priemnaya@fanc-sv.ru, ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-0638-4258>

✉ – Для контактов / Corresponding author