

Поиск устойчивого к септориозу исходного материала яровой мягкой пшеницы и анализ наследования признака

© 2021. А. В. Харина✉, Т. К. Шешегова

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

В условиях Кировской области (2017-2020 гг.) изучали 143 сорта, 115 перспективных линий и 28 гибридов первого поколения яровой мягкой пшеницы по степени устойчивости к септориозу листьев на фоне естественного развития инфекции. Установлено, что развитие болезни достоверно усиливалось при понижении температуры воздуха в период «всходы-кущение» ($r = -0,83...-0,96$) и увеличении суммы осадков в фазу выхода в трубку ($r = +0,87...+0,90$). Устойчивость к септориозу проявили 16,1 % коллекционных образцов. Выявлено достоверное ($r = -0,83$) снижение урожайности в среднем на 19 % у восприимчивых образцов по сравнению с устойчивыми. Наибольшую селекционную и иммунологическую ценность представляют сорта российской селекции: Тобольская, Тюменская 29, Московская 35 и МИС, среди которых раннеспелый сорт МИС обладает толерантностью к септориозу. Из нового селекционного материала выделено 13 устойчивых к септориозу линий. Выделенные по устойчивости к септориозу сорта были использованы в гибридизации. У гибридов F_1 преобладало доминирование и сверхдоминирование в наследовании устойчивости к септориозу, массы 1000 зёрен и урожайности с 1 м². Среди них выделено 8 гибридов F_1 с наибольшим значением показателей доминирования. Установлено, что наследование устойчивости к септориозу, массы 1000 зёрен и урожайности у гибридов F_1 идёт как по материнской, так и по отцовской линии. Наибольший иммунологический эффект получен при использовании сортов Дарья (Россия) и Epos (Германия). Наиболее урожайными выделились гибриды с сортом Дарья как в качестве материнской, так и отцовской формы, а также при использовании сорта Эгисар 29 (Россия) в качестве материнской формы.

Ключевые слова: устойчивость, *Zymoseptoria tritici* (Desm.), *Stagonospora nodorum* (Berk.), иммунитет, толерантность, показатель доминирования, наследование

Благодарности: работа выполнена при поддержке Минобрнауки РФ в рамках Государственного задания ФГБНУ «Федеральный аграрный научный центр Северо-Востока имени Н. В. Рудницкого» (тема № 0528-2019-0008).

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

Конфликт интересов: авторы заявили об отсутствии конфликта интересов.

Для цитирования: Харина А. В., Шешегова Т. К. Поиск устойчивого к септориозу исходного материала яровой мягкой пшеницы и анализ наследования признака. Аграрная наука Евро-Северо-Востока. 2021;22(2):212-222. DOI: <https://doi.org/10.30766/2072-9081.2021.22.2.212-222>

Поступила: 29.01.2021

Принята к публикации: 15.03.2021

Опубликована онлайн: 19.04.2021

Search for the parent material of spring soft wheat resistant to septoria tritici blotch and analysis of the trait inheritance

© 2021. Anastasiya V. Kharina✉, Tatyana K. Shcheshegova

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

In 2017-2020 in the conditions of Kirov region there were studied 143 varieties, 115 perspective lines and 28 hybrids of the first generation of spring soft wheat according to the degree of resistance to septoria tritici blotch against the background of the natural development of infection. It has been established that development of the disease significantly increased with a decrease in air temperature during the «seedling-tillering» phase ($r = -0.83...-0.96$) and an increase in the amount of precipitation during «shooting» phase ($r = +0.87...+0.90$). Resistance to septoria tritici blotch was shown by 16.1 % collection samples. A significant ($r = -0.83$) decrease in yield by an average of 19 % in susceptible samples compared to resistant ones was revealed. The greatest breeding and immunological value were represented by the varieties of Russian selection: Tobolskaya, Tyumenskaya 29, Moskovskaya 35 and MIS, among which the early variety MIS was tolerant to septoria tritici blotch. Thirteen lines resistant to septoria tritici blotch were identified from the new breeding material. The varieties selected for resistance to septoria tritici blotch were used in hybridization. In F_1 hybrids domination and overdomination in the inheritance of resistance to septoria tritici blotch prevailed, as well as weight of 1000 grains and yield per 1 m². Among them, 8 hybrids F_1 with the highest values of the dominance indices were identified. It has been established, that inheritance of resistance to septoria tritici blotch, weight of 1000 grains and yield of hybrids F_1 occurs both in the maternal and paternal lines. The greatest immunological effect was obtained when using the varieties Daria (Russia) and Epos (Germany). The most productive hybrids were the variety Daria, taken as both a maternal and paternal form, as well as when using the Egisar 29 (Russia) variety as a maternal form.

Keywords: resistance, *Zymoseptoria tritici* (Desm.), *Stagonospora nodorum* (Berk.), immunity, tolerance, index of domination, inheritance

Acknowledgment: the research was carried out under the support of the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation within the state assignment of Federal Agricultural Research Center of the North-East named N. V. Rudnitsky (theme No. 0528-2019-0008).

The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work.

Conflict of interest: the authors declared no conflict of interest.

For citations: Kharina A. V., Shcheshegova T. K. Search for the parent material of spring soft wheat resistant to septoria tritici blotch and analysis of the trait inheritance. *Agrarnaya nauka Evro-Severo-Vostoka* = Agricultural Science Euro-North-East. 2021;22(2):212-222. (In Russ.). DOI: <https://doi.org/10.30766/2072-9081.2021.22.2.212-222>

Received: 29.01.2021

Accepted for publication: 15.03.2021

Published online: 19.04.2021

Все большее распространение в последние годы получает септориоз зерновых культур (*Septoria tritici* Desm., современное название – *Zymoseptoria tritici* (Desm.) и *Stagonospora nodorum* (Berk.)). Наиболее интенсивно эта болезнь поражает озимую и яровую пшеницу, считаясь самым развивающимся и вредоносным заболеванием культуры на северо-востоке европейской части России [1]. Фитопатологи [2, 3, 4] отмечают, что септориоз начал прогрессировать в России с 1970-х годов и на данный момент распространился почти на все регионы возделывания яровой мягкой пшеницы. При поражении растений септориозом уменьшается ассимиляционная поверхность листьев, снижается их фотосинтетическая активность, наблюдаются усыхание, излом стеблей и недоразвитость колосьев. Сильное поражение приводит к отсутствию семян в колосе и даже полной гибели растений. Снижение урожая зерна при позднем появлении симптомов заболевания не превышает 5-7 % [5], в годы эпифитотий потери могут достигать 40 % [2, 3, 4].

Учитывая высокую вредоносность септориоза, в странах ЕС более 70 % фунгицидов применяется для защиты пшеницы только от этой болезни [6]. Во многих регионах РФ химическая защита до сих пор остаётся наиболее применяемым методом контроля этого заболевания. В условиях сильного развития болезни избыточная химизация посевов чревата негативным влиянием на экологию. Поэтому приоритетным направлением в защите растений яровой пшеницы от септориоза является поиск и создание устойчивых сортов, что позволит снизить применение химических препаратов [7, 8]. При этом устойчивость к данному заболеванию может быть как количественной (горизонтальной), так и специфической (вертикальной) [9]. Выбор типа устойчивости на определённой географической территории определяется многими эпидемиологическими и агроэкологическими факторами. Несмотря

на то, что у пшеницы идентифицировано 22 гена устойчивости к септориозу (*Stb 1-Stb 19*, *StbWW*, *StbSm3*, *TmStb1*) [8], в производстве преимущественно возделываются сорта с более долговременной неспецифической устойчивостью. Их создание базируется на постоянном поиске форм с высокими иммунологическими и селекционно-ценными свойствами.

Цель исследований – выявить эффективные источники неспецифической устойчивости к септориозу листьев для адресной селекции яровой мягкой пшеницы и провести анализ наследования хозяйственно ценных признаков устойчивых к болезни гибридов F_1 .

Материал и методы. Исследования проводили в 2017-2020 гг. Материалом для изучения служили 143 образца яровой мягкой пшеницы из коллекции Федерального исследовательского центра Всероссийского института генетических ресурсов растений им. Н. И. Вавилова (ВИР), 115 перспективных линий селекции Федерального аграрного научного центра Северо-Востока им. Н. В. Рудникова (ФАНЦ Северо-Востока) и 28 гибридов F_1 . Площадь делянок в зависимости от питомника (коллекционный, гибридный, конкурсное сортоиспытание) составляла 0,45-12,5 м²; повторность – 2-4-кратная.

Тестирование данного генофонда по устойчивости к септориозу листьев проводили в условиях естественного развития инфекции. Следует отметить, что состояние климатических факторов в годы исследований было в целом провокационным для видов *Septoria spp.*, о чём косвенным образом свидетельствует уровень ГТК (от 1,89 до 2,13) в период «выход в трубку-молочная спелость». Степень поражения индикаторных (наиболее восприимчивых) сортов достигала 82 %, а в среднем составила 50 %.

Для оценки устойчивости генофонда пшеницы использовали шкалу Saari and Prescott¹:

RR – очень высокая устойчивость (степень поражения 0-5 %);

¹Пыжиков Г. В., Санина А. А., Супрун Л. М., Курахтанова Т. И., Гогаева Т. И., Мепаришвили С. У., Анциферова Л. В., Кузнецов Н. С., Игнатов А. Н., Кузьмичев А. А. Методы оценки устойчивости селекционного материала и сортов пшеницы к септориозу. М., 1989. 43 с.

R – устойчивость (6-15 %);

M – умеренная восприимчивость (16-25 %);

S – восприимчивость (26-65 %);

SS – высокая восприимчивость (66-100 %).

Гибридизацию проводили путём кастрации пыльников с последующим принудительным опылением цветков на второй-третий день.

У гибридов F_1 рассчитывали показатель доминирования ($S(ha)$) по формуле F. Petr, K. Frey (1966) (цит. по В. И. Кривченко²):

$$S(ha) = XF_1 - Xmp/XHP - Xmp,$$

где XF_1 – процент поражения гибрида 1-го поколения; Xmp – средний арифметический процент поражения родительских форм; XHP – процент поражения наиболее устойчивого родителя.

Если $S(ha)$ составляет от 0 до +1,0 или -1,0, то это свидетельствует об уклонении признака в сторону лучшего или худшего родителя. При $S(ha)$ менее -1,0 наблюдается депрессия признака, от -1,0 до -0,5 – действие рецессивных аллелей, от -0,5 до +0,5 – аддитивное действие генов, от +0,5 до +1,0 – доминантное действие генов, более +1,0 – гетерозис.

Для статистической обработки полученных данных использовали методы дисперсионного и корреляционного анализов по Б. А. Доспехову³ с использованием компьютерной программы Microsoft Office Excel 2007.

Результаты и их обсуждение. В ходе корреляционного анализа установлено, что на заражение растений яровой мягкой пшеницы септориозом значимое влияние (при $P \geq 0,95$) оказывает температура воздуха в период «всходы-кущение» ($r = -0,83 \dots -0,96$) и сумма осадков в период «выход в трубку-цветение» ($r = +0,87 \dots +0,90$). На основании этого можно прогнозировать повышенное развитие болезни при низкой температуре воздуха и повышенной влажности в эти уязвимые периоды онтогенеза.

Среди коллекционных образцов высокоустойчивых к септориозу не выявлено. Степень поражения генофонда в среднем за годы испытаний составила 27,0 %, варьируя от 18,4 % в 2020 году до 38,3 % в 2017 году. Устойчивость проявили 16,1 % изученных образцов, средняя степень поражения которых составила 11,0 % (табл. 1). Отечественные сорта Московская 35, Тобольская, Воронежская 20 и Сибирская 21, характеризуются комплексной устойчивостью к септориозу, мучнистой росе и бурой ржавчине [10].

Умеренную восприимчивость показали 39,9 %, восприимчивость – 44,0 % образцов. В 2018 году степень поражения сортов Уйская, Росинка 2 и Эгисар 29 достигала 80-82 %, а в среднем за 4 года – около 50 %.

При анализе урожайности обнаружено ее снижение в среднем на 19 % у восприимчивых образцов по сравнению с устойчивыми. Выявленная тенденция подтверждается и корреляционным анализом: между развитием болезни и урожайностью установлена достоверная (при $P \geq 0,95$) отрицательная связь ($r = -0,83$).

Достоверно превышали стандарты по урожайности четыре сорта: Тобольская, Тюменская 29, Московская 35 и МИС. Раннеспелый сорт МИС обладал толерантностью к болезни, так как при степени поражения 38,3 % он на 93,3 г/м² превышал по урожайности стандарт Баженка.

Установлено, что большая часть устойчивых коллекционных образцов отечественного происхождения характеризуются среднеспелостью и относятся к разновидности *Lutescens*. В этой связи можно прогнозировать усиление болезни у сортов или отдельных биотипов с замедленным ростом и развитием в первой половине онтогенеза.

Достоверного превышения массы 1000 зёрен у высокоустойчивых среднеспелых коллекционных образцов над стандартом не выявлено. Среди раннеспелых выделился сорт Московская 35. Среднее значение этого показателя за годы исследований составило 40,6 г, варьируя от 37,2 г в 2018 до 45,5 г в 2019 году. Снижение массы 1000 зёрен у восприимчивых образцов по сравнению с группой устойчивых было незначительным ($r = +0,33$) и составило в среднем 1,2 г.

Среди новых линий селекции ФАНЦ Северо-Востока в питомнике конкурсного испытания выделены 13 перспективных линий (табл. 2).

Выявлено, что степень поражения раннеспелых линий была в среднем на 10,3 % выше, чем у среднеспелых, что согласуется с данными других авторов [11, 12, 13]. Уступали они среднеспелым линиям и по урожайности (в среднем на 26,3 г) и массе 1000 зёрен (в среднем на 3,0 г). Этот факт объясняется тем, что в течение более продолжительного периода вегетации в растении накапливается и большее количество органических веществ [14, 15].

²Кривченко В. И. Идентификация генов устойчивости пшеницы к грибным заболеваниям: методические указания. Л., 1989. 34 с.

³Доспехов Б. А. Методика полевого опыта. М., 1968. 335 с.

Таблица 1 – Высокопродуктивные и устойчивые к септориозу сорта яровой мягкой пшеницы из коллекции ВИР (2017-2020 гг.) /

Table 1 – High-yielding and septoria tritici blotch resistant cultivars of spring soft wheat from the collection of Federal Research Center The N. I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources (2017-2020)

<i>Сорт / Cultivar</i>	<i>Разновидность / Variety</i>	<i>Происхождение / Origin</i>	<i>Степень поражения, % / Degree of infestation, %</i>	<i>Урожайность, г/м² / Yield, g/m²</i>	<i>Масса 1000 зёрен, г / Weight of 1000 grains, g</i>
Раннеспелые / Early-ripening					
Баженка – ст. / Bazhenka – st.	<i>Milturum</i>	Кировская обл. / Kirov region	23,6	358,6	41,3
Уральская Кукушка / Uralskaya Kukushka	<i>Erythro-spermum</i>	Челябинская обл. / Chelyabinsk region	12,2	410,5	36,2
Тюменская 29 / Tyumenskaya 29	<i>Lutescens</i>	Тюменская обл. / Nyumen region	13,0	515,2*	42,2
Московская 35 / Moskovskaya 35	-«-	Московская обл. / Moscow region	12,7	506,8*	44,3*
Новосибирская 18 / Novosibirskaya 18	-«-	Новосибирская обл. / Novosibirsk region	13,2	401,2	38,6
МИС / MIS	-«-	Московская обл. / Moscow region	38,3	451,9*	36,9
Среднее по группе / Average by group	-	-	27,0	298,9	38,1
HCP ₀₅ / LSD ₀₅	-	-	-	92,4	2,5
Среднеспелые / Mid-ripening					
Маргарита – ст. / Margarita – st.	<i>Lutescens</i>	Ульяновская обл. / Ulyanovsk region	16,3	432,4	47,8
Терция / Terciya	-«-	Омская обл. / Omsk region	4,4	363,2	38,4
Нива 2 / Niva 2	-«-	-«-	4,4	419,4	41,8
Тобольская / Tobolskaya	-«-	Алтайский край / Altai Krai	10,5	556,9*	44,1
Воронежская 20 / Voronezhskaya 20	-«-	Воронежская обл. / Voronezh region	14,9	467,6	41,0
Сибирская 21 / Sibirskaya 21	-«-	Новосибирская обл. / Novosibirsk region	13,3	485,1	42,2
Epos	-«-	Германия / Germany	4,4	404,6	37,8
Xenos	-«-	-«-	10,0	448,6	42,4
Yun Mai 27	<i>Erythro-spermum</i>	-«-	14,2	390,6	42,5
Степная 50 / Stepnaya 50	<i>Albidum</i>	Казахстан / Kazakhstan	47,8	413,2	44,7
Росинка 2 / Rosinka 2	<i>Lutescens</i>	СибНИИСХ / Sib SRIA	41,1	406,0	40,6
Ростань / Rostan	-«-	Беларусь / Belarus	40,7	407,6	37,6
Эгисар 29 – индикатор / Egisar 29 - indicator	<i>Lutescens</i>	Самарская обл. / Samara Region	49,9	344,8	39,7
Среднее по группе / Average by group	-	-	16,7	325,2	41,1
HCP ₀₅ / LSD ₀₅	-	-	-	84,4	4,3

* достоверно на 5%-ном уровне / * significant at the 5% level

Таблица 2 – Перспективные и устойчивые к септориозу линии яровой мягкой пшеницы (2017-2020 гг.) /
 Table 2 – Perspective and septoria tritici blotch resistant lines of spring soft wheat (2017-2020)

Линия (родословная) / Lines (pedigree)	Разновид- ность / Variety	Степень по- ражения, % / Degree of infestation, %	Урожай- ность, г/м ² / Yield, g/m ²	Масса 1000 зёрен, г / Weight of 1000 grains, g
Раннеспелые / Early-ripening				
Баженка – ст. / Bazhenka – st.	Milturum	23,6	275,3	35,4
H-154 (Приокская х Омега) х Росинка / N-154 (Priokskaya x Omega) x Rosinka	Lutescens	10,2	289,0	37,1
П-57 [(Рено х Приокская) х Саратовская 42] х Jara / P-57 [(Reno x Priokskaya) x Saratovskaya 42] x Jara	-«-	7,1	287,0	36,7
T-123 (Омская х Krudowka) х Дарья / T-123 (Omskaya x Krudowka) x Daria	Lutescens	10,0	268,3	38,5
Среднее по группе / Average by group	-	27,0	298,9	38,1
HCP ₀₅ / LSD ₀₅	-	-	40,0	3,9
Среднеспелые / Mid-ripening				
Маргарита – ст. / Margarita – st.	Lutescens	16,3	340,5	44,2
T-97 (Росинка х Омега) х Приокская / T-97 (Rosinka x Omega) x Priokskaya	-«-	5,8	273,5	35,4
T-98 (Росинка х Омега) х Приокская / T-98 (Rosinka x Omega) x Priokskaya	-«-	6,8	245,5	38,5
T-99 (Росинка х Омега) х Приокская / T-99 (Rosinka x Omega) x Priokskaya	-«-	5,8	265,5	38,3
T-100 (Росинка х Омега) х Приокская / T-100 (Rosinka x Omega) x Priokskaya	-«-	5,3	289,3	37,4
C-84 WW17283 х [Омская 20 х (Энита х Омега)] / S-84 WW17283 x [Omskaya 20 x (Enita x Omega)]	-«-	7,8	312,0	43,9
T-66 (Ростань х Экада) / T-66 (Rostan x Ekada)	-«-	8,4	341,0	39,2
R-63 (Тобари х Ленинградка) х Терция / R-63 (Tobary x Leningradka) x Tertsiaia	-«-	14,4	258,0	39,4
T-79 Самсар х [(Энита х BB27377) х Омская 20] х х Приокская / T-79 Samsar x [(Enita x WW27377) x x Omskaya 20] x Priokskaya	-«-	9,1	359,7	37,9
T-141 Симбирцит х [(Рено х Приокская) х х Саратовская 42] / T-141 Simbirsit x [(Reno x x Priokskaya) x Saratovskaya 42]	-«-	6,3	359,7	40,5
У-259 (Сурэнта 1 х Алтайская 98) / U-259 (Surenta 1 x Altaiskaya 98)	Lutescens	12,0	360,0	39,0
Среднее по группе / Average by group	-	16,7	325,2	41,1
HCP ₀₅ / LSD ₀₅	-	-	43,0	3,9

Две раннеспелые линии (H-154 и П-57) превысили по урожайности стандарт Баженка на 13,7 и 11,7 г/м² и четыре среднеспелые (Т-66, Т-79, Т-141, У-259) – стандарт Маргарита на 0,5-19,5 г/м². Однако эти изменения статистически не доказаны. Раннеспелые линии превышали по массе 1000 зёрен стандарт Баженка на 1,3-3,1 г, в группе среднеспелых

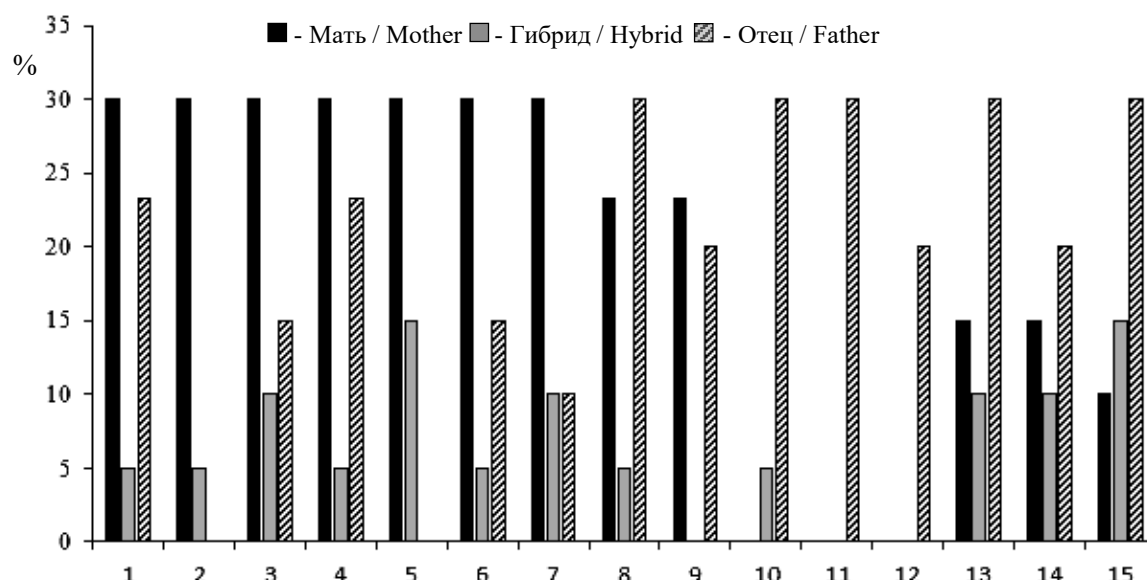
лишь одна линия С-84 была на уровне стандарта Маргарита.

Выделенные в коллекционном и селекционном материале источники устойчивости в 2019 году были использованы в гибридизации. Получены семена первого поколения по 28 комбинациям скрещивания, и проведена иммунологическая и селекционная оценка

гибридов F_1 . Так, степень поражения септориозом варьировала от 0 до 40 %. В среднем по гибридным линиям состояние признака было на 4,4 % ниже, чем у родительских форм, так как гибриды первого поколения чаще всего превосходят родительские формы по хозяйственно ценным признакам.

Показатель доминирования устойчивости у гибридов F_1 был различным. Эффект

гетерозиса проявился у половины изученных гибридов при значении $S(ha)$ от +1,15 (Росинка 2 х Терция) до +3,91 (Дарья х UL Alta Blanca) (рис. 1). Доминантное действие генов выявлено у гибридных линий Терция х Степная 50, Терция х Эгисар 29, Терция х Росинка 2, Нива 2 х Эгисар 29, Нива 2 х Росинка 2, Росинка 2 х Ерос при значении $S(ha)$ от +0,52 до +0,85.



Гибридные линии: 1 – Эгисар 29 х Дарья; 2 – Эгисар 29 х Ерос; 3 – Эгисар 29 х Нива 2; 4 – Росинка 2 х Дарья; 5 – Росинка 2 х Ерос; 6 – Росинка 2 х Нива 2; 7 – Росинка 2 х Терция; 8 – Дарья х Росинка 2; 9 – Дарья х UL Alta Blanca; 10 – Ерос х Эгисар 29; 11 – Ерос х Росинка 2; 12 – Ерос х UL Alta Blanca; 13 – Нива 2 х Степная 50; 14 – Нива 2 х UL Alta Blanca; 15 – Терция х Росинка 2 / Hybrid lines: 1 – Egisar 29 x Daria; 2 – Egisar 29 x Epos; 3 – Egisar 29 x Niva 2; 4 – Rosinka 2 x Daria; 5 – Rosinka 2 x Epos; 6 – Rosinka 2 x Niva 2; 7 – Rosinka 2 x Tertsia; 8 – Daria x Rosinka 2; 9 – Daria x UL Alta Blanca; 10 – Epos x Egisar 29; 11 – Epos x Rosinka 2; 12 – Epos x UL Alta Blanca; 13 – Niva 2 x Stepnaya 50; 14 – Niva 2 x UL Alta Blanca; 15 – Tertsia x Rosinka 2

Рис. 1. Степень поражения септориозом листьев высокоустойчивых гибридов F_1 и родительских форм яровой мягкой пшеницы, % /

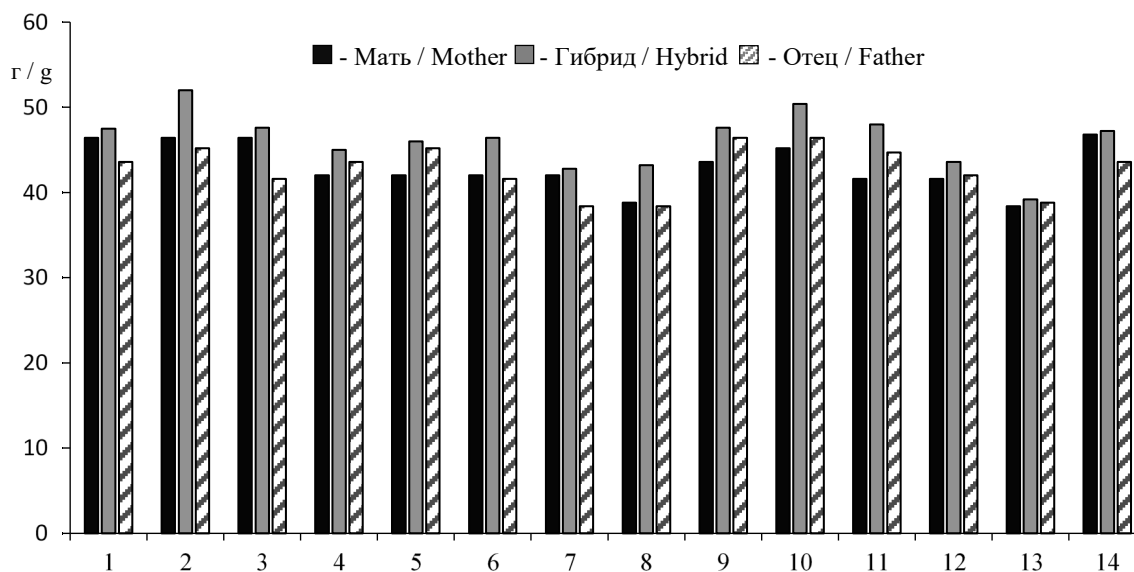
Fig. 1. Degree of septoria tritici blotch infestation of highly resistant hybrids F_1 and parental forms spring soft wheat, %

Гибриды: Эгисар 29 х Терция, Степная 50 х Нива 2, Степная 50 х Терция, Степная 50 х Дарья и Степная 50 х Ерос проявили промежуточное наследование признака ($S(ha) = -0,10...+0,38$), вызванное, вероятно, аддитивными эффектами генов. Депрессия по устойчивости к септориозу наблюдалась у гибридной линии UL Alta Blanca х Терция ($S(ha) = -1,26$), в то время как у обратного гибрида Терция х UL Alta Blanca выявлено действие рецессивных генов ($S(ha) = -0,44$). Это объясняется тем, что степень доминирования не константна, она зависит от внешней среды и действия генов-модификаторов и может варьировать в разных генотипических средах⁴.

В целом выявлено, что устойчивость гибридов яровой мягкой пшеницы к септориозу передаётся как по материнской, так и по отцовской линии. Наибольший иммунологический эффект получен при использовании сортов Дарья и Ерос.

По массе 1000 зёрен судят о полноценности семян и выходе готовой продукции. У изученных гибридов F_1 этот признак в среднем составил 44,0 г, варьируя от 36,4 г (UL Alta Blanca х Нива 2) до 52,0 г (Эгисар 29 х Ерос). Судя по показателю доминирования, гетерозис наблюдался у 14 гибридов F_1 : $S(ha)$ от +1,0 (Ерос х Росинка 2) до +23,0 (Росинка 2 х Нива 2) (рис. 2).

⁴Гуляев Г. В., Мальченко В. В. Словарь терминов по генетике, цитологии, селекции, семеноводству и семеноведению. М.: Россельхозиздат, 1975. 215 с.



Гибридные линии: 1 – Эгисар 29 х Дарья; 2 – Эгисар 29 х Ерос; 3 – Эгисар 29 х Нива 2; 4 – Росинка 2 х Дарья; 5 – Росинка 2 х Ерос; 6 – Росинка 2 х Нива 2; 7 – Росинка 2 х Терция; 8 – UL Alta Blanca х Терция; 9 – Дарья х Эгисар 29; 10 – Ерос х Эгисар 29; 11 – Нива 2 х Степная 50; 12 – Нива 2 х Росинка 2; 13 – Терция х UL Alta Blanca; 14 – Степная 50 х Дарья / Hybrid lines: 1 – Egisar 29 x Daria; 2 – Egisar 29 x Epos; 3 – Egisar 29 x Niva 2; 4 – Rosinka 2 x Daria; 5 – Rosinka 2 x Epos; 6 – Rosinka 2 x Niva 2; 7 – Rosinka 2 x Tertsia; 8 – UL Alta Blanca x Tertsia; 9 – Daria x Egisar 29; 10 – Epos x Egisar 29; 11 – Niva 2 x Stepnaya 50; 12 – Niva 2 x Rosinka 2; 13 – Tertsia x UL Alta Blanca; 14 – Stepnaya 50 x Daria

Рис. 2. Средние значения родительских форм и гибридов F_1 яровой мягкой пшеницы по массе 1000 зёрен, г /

Fig. 2. Average values of parental forms and hybrids F_1 spring soft wheat according to the weight of 1000 grains, g

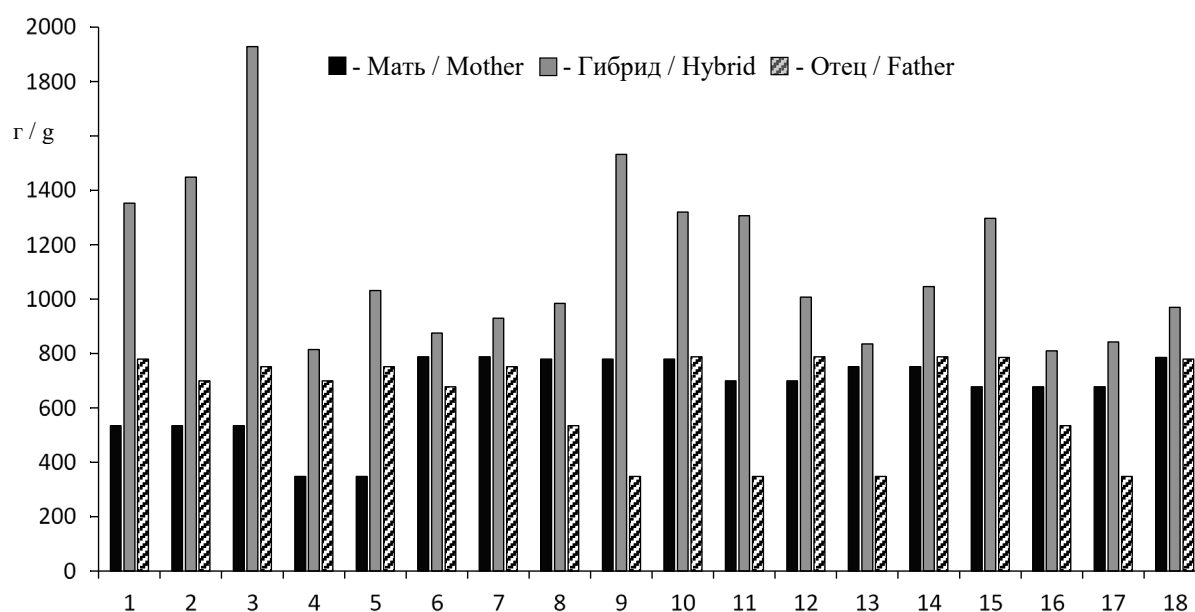
Масса 1000 зёрен у этих гибридов превышала родительские формы на 1,6...6,2 г. Доминантное действие генов обнаружено у гибридных линий: Терция х Росинка 2 ($S(ha) = +0,56$); Эгисар 29 х Терция ($S(ha) = +0,8$); Дарья х Росинка 2 ($S(ha) = +0,88$). Возможное аддитивное действие генов при $S(ha)$ от -0,41 до +0,30 отмечено у гибридных линий: UL Alta Blanca х Ерос; Степная 50 х Терция; Нива 2 х Эгисар 29; Терция х Эгисар 29; Терция х UL Alta Blanca. Действие рецессивных генов наблюдали у линий Дарья х UL Alta Blanca, Нива 2 х UL Alta Blanca, Терция х Степная 50 при $S(ha)$ от -1,0 до -0,43. Депрессия признака отмечена у линий Степная 50 х Нива 2 и UL Alta Blanca х Нива 2 при $S(ha) = -2,23$ и -2,72 соответственно.

В целом выявлено, что крупное зерно наследуется как от материнской, так и от отцовской формы. Особенно крупным зерном отличались гибриды Эгисар 29 х Ерос (52,0 г) и Ерос х Эгисар 29 (50,4 г).

Урожайность с 1 м² у гибридов F_1 составила в среднем 948,8 г, варьируя от 361,5 (Степная 50 х Ерос) до 1928,7 г (Эгисар 29 х Нива 2). Гибридные линии превосходили родительские формы по урожайности в среднем на 278,6 г (рис. 3).

Среди них гибрид Эгисар 29 х Нива 2 превышал отцовскую форму (750,7 г) в 1,5 раза, материнскую (1394,7 г) в 4 раза; значение $S(ha)$ составило +11,87, что говорит о сверхдоминировании. У 20 гибридных линий отмечен гетерозис по признаку урожайности с 1 м² при показателе доминирования от +1,0 (Росинка 2 х Дарья) до +62,43 (Степная 50 х Дарья). У линии Ерос х Эгисар 29 наблюдалось доминантное действие генов ($S(ha) = +0,91$). Промежуточное действие генов отмечено у гибридов Росинка 2 х Терция ($S(ha) = +0,38$) и Нива 2 х Эгисар 29 ($S(ha) = -0,07$). Депрессия признака ($S(ha) = -1,5...-13,23$) выявлена у линий: Терция х UL Alta Blanca, Степная 50 х Терция, Степная 50 х Ерос, Нива 2 х Степная 50 и Степная 50 х Нива 2. Наиболее урожайными оказались гибриды с сортом Дарья, который использовали, как в качестве материнской, так и отцовской формы. Высокоурожайные гибриды получены также при использовании сорта Эгисар 29 в качестве материнской формы.

Таким образом, выделено 8 высокоустойчивых реципрокных гибридов F_1 , характеризующихся другими хозяйственно ценными признаками (табл. 3).



Гибридные линии: 1 – Эгисар 29 х Дарья; 2 – Эгисар 29 х Ерос; 3 – Эгисар 29 х Нива 2; 4 – Росинка 2 х Ерос; 5 – Росинка 2 х Нива 2; 6 – UL Alta Blanca х Терция; 7 – UL Alta Blanca х Нива 2; 8 – Дарья х Эгисар 29; 9 – Дарья х Росинка 2; 10 – Дарья х UL Alta Blanca; 11 – Ерос х Росинка 2; 12 – Ерос х UL Alta Blanca; 13 – Нива 2 х Росинка 2; 14 – Нива 2 х UL Alta Blanca; 15 – Терция х Степная 50; 16 – Терция х Эгисар 29; 17 – Терция х Росинка 2; 18 – Степная 50 х Дарья / Hybrid lines: 1 – Egisar 29 x Daria; 2 – Egisar 29 x Epos; 3 – Egisar 29 x Niva 2; 4 – Rosinka 2 x Epos; 5 – Rosinka 2 x Niva 2; 6 – UL Alta Blanca x Tertsia; 7 – UL Alta Blanca x Niva 2; 8 – Daria x Egisar 29; 9 – Daria x Rosinka 2; 10 – Daria x UL Alta Blanca; 11 – Epos x Rosinka 2; 12 – Epos x UL Alta Blanca; 13 – Niva 2 x Rosinka 2; 14 – Niva 2 x UL Alta Blanca; 15 – Tertsia x Stepnaya 50; 16 – Tertsia x Egisar 29; 17 – Tertsia x Rosinka 2; 18 – Stepnaya 50 x Daria

Рис. 3. Средние значения родительских форм и высокопродуктивных гибридов F_1 яровой мягкой пшеницы по урожайности с 1 м², г /

Fig. 3. Average values of parental forms and highly productive hybrids F_1 spring soft wheat according to the yield per 1 m², g

Таблица 3 – Наследование хозяйственно ценных признаков у высокоустойчивых к септориозу гибридов F_1 яровой мягкой пшеницы /

Table 3– Inheritance of economically-valuable traits in highly resistant to septoria tritici blotch hybrids F_1 spring soft wheat

Происхождение / Origin	Устойчивость, % / Resistance, %				Масса 1000 зёрен / Weight of 1000 grains		Урожайность с 1 м ² / Yield, per 1 m ²	
	♀	♂	F_1	$S(ha)$	г/г	$S(ha)$	г/г	$S(ha)$
Эгисар 29 х Дарья / Egisar 29 x Daria	70	76,7	95	+2,50	47,5	+1,79	1352,4	+5,67
Эгисар 29 х Ерос / Egisar 29 x Epos	70	100	95	+1,24	52,0	+10,3	1448,4	+10,06
Ерос х Эгисар 29 / Epos x Egisar 29	100	70	95	+1,24	50,4	+7,67	691,5	+0,91
Росинка 2 х Ерос / Rosinka 2 x Epos	70	100	95	+0,67	46,0	+1,5	813,9	+1,65
Ерос х Росинка 2 / Epos x Rosinka 2	100	70	100	+1,52	45,2	+1,0	1307,1	+4,45
Ерос х UL Alta Blanca	100	80	100	+1,67	40,7	-0,41	1006,5	+5,98
Дарья х Росинка 2 / Daria x Rosinka 2	76,7	70	95	+2,46	43,5	+0,88	1532,4	+4,49
Дарья х UL Alta Blanca / Daria x UL Alta Blanca	76,7	80	100	+3,91	38,8	-1,0	1320,0	+13,40

В наследовании устойчивости к септориозу листьев у реципрокных гибридов преобладало сверхдоминирование: ($S(ha) = +1,24... +3,91$) за исключением гибрида Росинка 2 х Ерос с доминантным действием генов ($S(ha) = +0,67$). Установлено, что наследование устойчивости к септориозу идёт как по материнской, так и по отцовской линии.

По массе 1000 зёрен большинство гибридов показали гетерозис ($S(ha) = +1,0... +10,3$). Доминантное действие генов ($S(ha) = +0,88$) проявилось у линии Дарья х Росинка 2, действие рецессивных генов ($S(ha) = -0,41$) – у линии Ерос х UL Alta Blanca. У линии Дарья х UL Alta Blanca обнаружена депрессия ($S(ha) = -1,0$) в наследовании признака «крупность зерна».

У всех высокоустойчивых линий яровой мягкой пшеницы наблюдали сверхдоминирование ($S(ha) = +1,65... +10,06$) по признаку «масса зерна с 1 м²» за исключением линии Ерос х Эгисар 29 с доминантным действием генов ($S(ha) = +0,91$).

Характер наследования иммунологических и селекционных признаков позволяет скорректировать дальнейшую работу с конкретной гибридной комбинацией уже в первом поколении и тем самым ускорить процесс селекции. Так, при высоком уровне доминирования отбор в F₂ проводить нецелесообразно, селекционный отбор должен быть отложен до более поздних поколений.

Выводы. Установлено, что прогностическое значение в развитии септориоза имеют условия среды в отдельные этапы онто-

генеза растений яровой мягкой пшеницы. Понижение температуры воздуха в период «всходы-кущение» и увеличение суммы осадков в фазу «выход в трубку» достоверно усиливают развитие болезни: $r = -0,83... -0,96$ и $r = +0,87... +0,90$ соответственно.

Среди коллекционных образцов высокоустойчивых и высоковосприимчивых к септориозу листьев не обнаружено. Устойчивость к болезни проявили 16,1 % образцов (степень поражения 6,2-15,4 %). Выявлено снижение урожайности в среднем на 19 % у восприимчивых образцов по сравнению с устойчивыми и обнаружена достоверная связь ($r = -0,83$) между развитием болезни и урожайностью.

Наибольшую селекционную и иммунологическую ценность представляют сорта российской селекции: Тобольская, Тюменская 29, Московская 35 и МИС, среди которых раннеспелый сорт МИС обладает толерантностью к септориозу.

Из нового селекционного материала выделено 13 устойчивых к септориозу линий, шесть из которых (Н-154, П-57, Т-66, Т-79, Т-141, У-259) несущественно превышали стандарты по урожайности.

В наследовании признаков «устойчивость к септориозу», «масса 1000 зёрен» и «урожайность с 1 м²» у гибридов F₁ преобладало доминирование и сверхдоминирование. Выделено 8 гибридов F₁ с наибольшим значением показателей доминирования. Установлено, что наследование этих признаков у гибридов F₁ идёт как по материнской, так и по отцовской линии.

Список литературы

1. Шешегова Т. К., Волкова Л. В., Щеклеина Л. М. Коллекция ВИР как резерв устойчивого к септориозу генофонда яровой мягкой пшеницы. Вестник Марийского государственного университета. Серия «Сельскохозяйственные науки. Экономические науки». 2019;5(1(17)):57-66. DOI: <https://doi.org/10.30914/2411-9687-2019-5-1-57-65>
2. Санин С. С., Назарова Л. Н., Стрижекозин Ю. А., Корнева Л. Г., Жохова Т. П., Полякова Т. М., Копорова Т. И. Фитосанитарная обстановка на посевах пшеницы в Российской Федерации (1991-2008 гг.). Защита и карантин растений. 2010;(2):69-80.
3. Коломиец Т. М., Панкратова Л. Ф., Скатынок О. О., Пахолкова Е. В. Создание генбанка источников устойчивости сортов пшеницы к септориозу. Защита и карантин растений. 2015;(7):44-46. Режим доступа: <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=23688479>
4. Коломиец Т. М., Панкратова Л. Ф., Пахолкова Е. В. Сорта пшеницы (*Triticum* L.) из коллекции Grin (США) для использования в селекции на длительную устойчивость к септориозу. Сельскохозяйственная биология. 2017;52(3):561-569. Режим доступа: <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=29676764>
5. Giligan C. A. Sustainable agriculture and plant diseases: An epidemiological perspective. J Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences. 2008;363(1492):741-759. DOI: <https://doi.org/10.1098/rstb.2007.2181>

6. Fones H., Gurr S. The impact of *Septoria tritici* blotch disease on wheat: An EU perspective. *J Fungal Genetics and Biology*. 2015;79:3-7. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.fgb.2015.04.004>
7. Санин С. С., Санина А. А., Мотовилин А. А., Пахолкова Е. В., Корнева Л. Г., Жохова Т. П., Полякова Т. М. Защита пшеницы от септориоза. Защита и карантин растений. 2012;(4):61-82.
8. Бакулина А. В., Харина А. В., Широких А. А. Септориоз листьев и колоса пшеницы: генетический контроль устойчивости хозяина (обзор). Теоретическая и прикладная экология. 2020;(2):26-35. DOI: <https://doi.org/10.25750/1995-4301-2020-2-026-035>
9. Пахолкова Е. В., Сальников Н. И., Куркова Н. А. Генетическая структура региональных популяций *Mycosphaerella graminicola* (*Septoria tritici*) – возбудителя септориоза пшеницы (*Triticum aestivum* L.). Сельскохозяйственная биология. 2016;51(5):722-730. DOI: <https://doi.org/10.15389/agrobiology.2016.5.722rus>
10. Волкова Л. В., Шешегова Т. К. Урожайность и содержание фотосинтетических пигментов в листьях яровой пшеницы при поражении септориозом. Вестник НГАУ (Новосибирский государственный аграрный университет). 2019;(3):17-25. DOI: <https://doi.org/10.31677/2072-6724-2019-52-3-17-25>
11. Пожерукова В. Е., Шаманин В. П., Гладких М. С., Чурсин А. С., Гультеяева Е. И. Оценка коллекции сортов сети КАСИБ в условиях Южной лесостепи Западной Сибири. Вестник Омского государственного аграрного университета. 2019;(1(33)):30-37. Режим доступа: <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=37367918>
12. Шаманин В. П., Потоцкая И. В. Иммунологическая оценка сортов яровой мягкой пшеницы селекционного питомника КАСИБ. Вестник Омского государственного аграрного университета. 2016;(2(22)):5-10. Режим доступа: <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=26583991>
13. Агеева Е. В., Лихенко И. Е., Советов В. В. Оценка сортов и линий мягкой яровой пшеницы Казахстанско-Сибирского питомника в условиях лесостепи Новосибирской области. Вестник Омского государственного аграрного университета. 2018;(4(32)):5-12. Режим доступа: <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=36708234>
14. Кондратенко Е. П., Егушова Е. А., Косолапова А. А., Сергеева И. А., Яковченко М. А. Сравнительная характеристика урожайности и качества зерна сортов яровой пшеницы на серых лесных почвах. Вестник КрасГАУ. 2016;(6):105-112. Режим доступа: <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=26178709>
15. Волкова Л. В., Лисицын Е. М., Амунова О. С. Роль генотипа и погодных условий в формировании морфобиологических и хозяйственно ценных признаков яровой мягкой пшеницы. Таврический вестник аграрной науки. 2020;(3(23)):43-58. DOI: <https://doi.org/10.33952/2542-0720-2020-3-23-43-58>

References

1. Sheshegova T. K., Volkova L. V., Shchekleina L. M. *Kollektsiya VIR kak rezerv ustoychivogo k septoriozu genofonda yarovoy myagkoy pshenitsy*. [VIR's collection as a reserve of the springsoft wheat gene poolresistant to septoriosis]. *Vestnik Mariyskogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya: «Sel'skokhozyaystvennyye nauki. Ekonomicheskie nauki»* = Vestnik of the Mari State University Chapter «Agriculture. Economics». 2019;5(1(17)):57-66. (In Russ.). DOI: <https://doi.org/10.30914/2411-9687-2019-5-1-57-65>
2. Sanin S. S., Nazarova L. N., Strizhekozin Yu. A., Korneva L. G., Zhokhova T. P., Polyakova T. M., Kaporova T. I. *Fitosanitarnaya obstanovka na posevakh pshenitsy v Rossiyskoy Federatsii (1991-2008 gg.)*. [Phytosanitary situation in wheat crops in the Russian Federation (1991-2008)]. *Zashchita i karantin rasteniy*. 2010;(2):69-80. (In Russ.).
3. Kolomiets T. M., Pankratova L. F., Skatenok O. O., Pakholkova E. V. *Sozdanie genbanka istochnikov ustoychivosti sortov pshenitsy k septoriozu*. [Creation of genebank of wheat resistance sources to septoria disease]. *Zashchita i karantin rasteniy*. 2015;(7):44-46. (In Russ.). URL: <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=23688479>
4. Kolomiets T. M., Pankratova L. F., Pakholkova E. V. *Sorta pshenitsy (Triticum L.) iz kollektsii Grin (SShA) dlya ispol'zovaniya v selektsii na dlitel'nyuyu ustoychivost' k septoriozu*. [Wheat (*Triticum* L.) cultivars from grin collection (USA) selected for durable resistance to *septoria tritici* and *stagonospora nodorum* blotch]. *Sel'skokhozyaystvennaya biologiya* = Agricultural Biology. 2017;52(3):561-569. (In Russ.). URL: <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=29676764>
5. Giligan C. A. Sustainable agriculture and plant diseases: An epidemiological perspective. *J Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. 2008;363(1492):741-759. DOI: <https://doi.org/10.1098/rstb.2007.2181>
6. Fones H., Gurr S. The impact of *Septoria tritici* blotch disease on wheat: An EU perspective. *J Fungal Genetics and Biology*. 2015;79:3-7. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.fgb.2015.04.004>
7. Sanin S. S., Sanina A. A., Motovilin A. A., Pakholkova E. V., Korneva L. G., Zhokhova T. P., Polyakova T. M. *Zashchita pshenitsy ot septorioza*. [Protection of wheat from *Septoria tritici* blotch]. *Zashchita i karantin rasteniy*. 2012;(4):61-82. (In Russ.).
8. Bakulina A. V., Kharina A. V., Shirokikh A. A. *Septorioz list'ev i kolosa pshenitsy: geneticheskiy kontrol' ustoychivosti khozyaina (obzor)*. [*Septoria tritici* and *Stagonospora nodorum* blotch of wheat: genetic control of host resistance (review)]. *Teoreticheskaya i prikladnaya ekologiya* = Theoretical and Applied Ecology. 2020;(2):26-35. (In Russ.). DOI: <https://doi.org/10.25750/1995-4301-2020-2-026-035>

9. Pakholkova E. V., Sal'nikov N. I., Kurkova N. A. *Geneticheskaya struktura regional'nykh populyatsiy Mycosphaerella graminicola (Septoria tritici) – vozбудitelya septorioza pshenitsy (Triticum aestivum L.)*. [Genetic structure of regional populations of *Mycosphaerella graminicola* (*Septoria tritici*), the septoria leaf blotch agent of wheat]. *Sel'skokhozyaystvennaya biologiya = Agricultural Biology*. 2016;51(5):722-730. (In Russ.). DOI: <https://doi.org/10.15389/agrobiology.2016.5.722rus>
10. Volkova L. V., Sheshhegova T. K. *Urozhaynost' i sodержanie fotosinteticheskikh pigmentov v list'yakh yarovoy pshenitsy pri porazhenii septoriozom*. [Crop yield and concentration of photosynthetic pigments in the leaves of the spring wheat when them suffering from septoria blight]. *Vestnik NGAU (Novosibirskiy gosudarstvennyy agrarnyy universitet) = Bulletin of NSAU (Novosibirsk State Agrarian University)*. 2019;(3):17-25. (In Russ.). DOI: <https://doi.org/10.31677/2072-6724-2019-52-3-17-25>
11. Pozherukova V. E., Shamanin V. P., Gladkikh M. S., Chursin A. S., Gul'tyaeva E. I. *Otsenka kollektzii sortov seti KASIB v usloviyakh Yuzhnoy lesostepi Zapadnoy Sibiri*. [Evaluation of KASIB network varieties collection in the conditions of Southern forest-steppe of Western Siberia]. *Vestnik Omskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta = Vestnik of Omsk SAU*. 2019;1(33):30-37. (In Russ.). URL: <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=37367918>
12. Shamanin V. P., Pototskaya I. V. *Immunologicheskaya otsenka sortov yarovoy myagkoy pshenitsy selektsionnogo pitomnika KASIB*. [Immunological evaluation of spring bread wheat varieties of breeding nursery KASIB]. *Vestnik Omskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta = Vestnik of Omsk SAU*. 2016;(2(22)):5-10. (In Russ.). URL: <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=26583991>
13. Ageeva E. V., Likhnenko I. E., Sovetov V. V. *Otsenka sortov i liniy myagkoy yarovoy pshenitsy Kazakhstansko-Sibirskogo pitomnika v usloviyakh lesostepi Novosibirskoy oblasti*. [Assessment of varieties and lines of soft spring wheat of the Kazakhstan-Siberian nursery in the conditions of the forest-steppe of the Novosibirsk region]. *Vestnik Omskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta = Vestnik of Omsk SAU*. 2018;(4(32)):5-12. (In Russ.). URL: <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=36708234>
14. Kondratenko E. P., Egushova E. A., Kosolapova A. A., Sergeeva I. A., Yakovchenko M. A. *Sravnitel'naya kharakteristika urozhaynosti i kachestva zerna sortov yarovoy pshenitsy na serykh lesnykh pochvakh*. [Comparative characteristics of yield and grain quality of spring wheat varieties on gray forest soils]. *Vestnik KrasGAU = The Bulletin of KrasGAU*. 2016;(6):105-112. (In Russ.). URL: <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=26178709>
15. Volkova L. V., Lisitsyn E. M., Amunova O. S. *Rol' genotipa i pogodnykh usloviy v formirovaniy morfobiologicheskikh i khozyaystvenno tsennykh priznakov yarovoy myagkoy pshenitsy*. [Role of genotype and weather conditions in the formation morphobiological and economically valuable traits of spring soft wheat]. *Tavricheskiy vestnik agrarnoy nauki = Taurida herald of the agrarian sciences*. 2020;(3(23)):43-58. (In Russ.). DOI: <https://doi.org/10.33952/2542-0720-2020-3-23-43-58>

Сведения об авторах

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

Шешегова Татьяна Кузьмовна, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник, зав. лабораторией иммунитета и защиты растений, ФГБНУ «Федеральный аграрный научный центр Северо-Востока имени Н. В. Рудницкого», ул. Ленина, д. 166-а, г. Киров, Российская Федерация, 610007, e-mail: priemnaya@fanc-sv.ru, ORCID: <http://orcid.org/0000-0003-2371-49>

Information about the authors

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

Tatyana K. Sheshhegova, DSc in Biology, leading researcher, Head of the Laboratory of Immunity and Plant Protection, Federal Agricultural Research Center of the North-East named N. V. Rudnitsky, Lenin str., 166a, Kirov, Russian Federation, 610007, e-mail: priemnaya@fanc-sv.ru, ORCID: <http://orcid.org/0000-0003-2371-49>

✉ – Для контактов / Corresponding author