

Научная статья

УДК 577.21:633.111.1

DOI: 10.30901/2658-6266-2023-3-04



Изучение линий мягкой пшеницы, полученных с участием синтетической формы Авродес, в отношении их устойчивости к жёлтой ржавчине

Э. Р. Давоян¹, И. В. Бебякина¹, Р. О. Давоян¹, Д. М. Болдаков¹, Е. Д. Бадаева², И. Г. Адонина³, Е. А. Салина³, А. Н. Зинченко¹, Ю. С. Зубанова¹

¹Национальный центр зерна им. П.П. Лукьяненко, Краснодар, Россия

²Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова Российской академии наук, Москва, Россия

³Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук, Новосибирск, Россия

Автор, ответственный за переписку: Эдвард Румикович Давоян, davayan@rambler.ru

Для передачи мягкой пшенице устойчивости к жёлтой ржавчине (*Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* Eriks.) от *Aegilops speltoides* Tausch, ($2n = 14$) использовалась синтетическая геномно-замещенная форма Авродес (AABBSS). Проведено изучение 24 интрогрессивных линий мягкой пшеницы, полученных с применением формы Авродес. Отобраны устойчивые к жёлтой ржавчине линии P07-L.02, P07-L.1, P07-L.17, P07-L.43, P07-L.19, AS12-88, AS12-06, AS12-07, AS12-51, Asp81-21, Asp63-21, Asp053-21, Asp04-21, Asp022-19, Asp023-19 и Asp029-20, которые могут быть использованы в качестве новых доноров устойчивости к болезни. С помощью дифференциального окрашивания хромосом (С-окраска) и флуоресцентной *in situ* гибридизации (FISH) у линий идентифицирован генетический материал *Ae. speltoides*, переданный в форме замещения хромосомы 5S(5D) и транслокаций T5BS.5BL-5SL, T2DL.2DS-2SS, T5D, а также транслокация T1BL.1RS от *Secale cereale* L. В ходе работы выявлено, что линии с единичными транслокациями T1BL.1RS и T5BS.5BL-5SL были восприимчивы к жёлтой ржавчине, тогда как линии, у которых идентифицированы транслокация T2DL.2DS-2SS и замещения 5S(5D), а также линии с транслокациями T1BL.1RS, T2DL.2DS-2SS и T5D проявляли устойчивость к болезни. Предположительно, отобранные нами интрогрессивные линии, полученные с участием Авродес, могут нести новые гены или локусы устойчивости к жёлтой ржавчине.

Ключевые слова: *T. aestivum*, *Ae. speltoides*, Авродес, интрогрессивные линии, устойчивость к жёлтой ржавчине

Благодарности: Генотипирование гибридного материала мягкой пшеницы методом флуоресцентной *in situ* гибридизации (FISH) выполнено при поддержке проекта Министерства науки и высшего образования FWNR-2022-0017.

Для цитирования: Давоян Э.Р., Бебякина И.В., Давоян Р.О., Болдаков Д.М., Бадаева Е.Д., Адонина И.Г., Салина Е.А., Зинченко А.Н., Зубанова Ю.С. Изучение линий мягкой пшеницы, полученных с участием синтетической формы Авродес, в отношении устойчивости к жёлтой ржавчине. *Биотехнология и селекция растений*. 2023;6(3):25-34.
DOI: 10.30901/2658-6266-2023-3-04

Прозрачность финансовой деятельности. Авторы не имеют финансовой заинтересованности в представленных материалах или методах. Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы. Мнение журнала нейтрально к изложенным материалам, авторам и их местам работы.

© Давоян Э.Р., Бебякина И.В., Давоян Р.О., Болдаков Д.М., Бадаева Е.Д., Адонина И.Г., Салина Е.А., Зинченко А.Н., Зубанова Ю.С., 2023

Original article

DOI: 10.30901/2658-6266-2023-3-04

A study of bread wheat lines from crosses with the synthetic form Avrodes in regard to their yellow rust resistance

Edward R. Davoyan¹, Irina V. Bebyakina¹, Rumik O. Davoyan¹, Dmitry M. Boldakov¹, Ekaterina D. Badaeva², Irina G. Adonina³, Elena A. Salina³, Alexandra N. Zinchenko¹, Yuliya S. Zubanova¹

¹National Center of Grain named after P.P. Lukyanenko, Krasnodar, Russia

²Vavilov Institute of General Genetics of the Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

³Institute of Cytology and Genetics, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia

Corresponding author: Edward R. Davoyan, davayan@rambler.ru

The genome-substituted synthetic form Avrodes (AABBSS) was used for transferring resistance to yellow rust (*Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* Eriks.) from *Aegilops speltoides* Tausch, (2n = 14) to bread wheat. The study involved 24 introgressive lines of bread wheat obtained using the Avrodes form. Yellow rust resistant lines P07-L.02, P07-L.1, P07-L.17, P07-L.43, P07-L.19, AS12-88, AS12-06, AS12-07, AS12- 51, Asp81-21, Asp63-21, Asp053-21, Asp04-21, Asp022-19, Asp023-19 and Asp029-20 were selected and can be used as new donors of disease resistance. The use of differential chromosome staining (C-banding) and fluorescence *in situ* hybridization (FISH) identified the genetic material of *Ae. speltoides* transmitted in the form of 5S(5D) chromosome substitution and translocations of T5BS.5BL-5SL, T2DL.2DS-2SS, T5D, as well as translocation of T1BL.1RS from *Secale cereale* L. The work revealed that the lines with single translocations of T1BL.1RS and T5BS.5BL-5SL were susceptible to yellow rust, while the lines in which the T2DL.2DS-2SS translocation and 5S(5D) substitutions were identified, as well as the lines with translocations of T1BL.1RS, T2DL.2DS-2SS and T5D showed resistance to the disease. Presumably, the selected introgression lines, obtained by means of crosses with Avrodes, may carry new genes or loci for yellow rust resistance.

Keywords: *T. aestivum*, *Ae. speltoides*, Avrodes, introgressive lines, resistance to yellow rust.

Acknowledgments: Genotyping of bread wheat hybrid material using fluorescence *in situ* hybridization (FISH) was supported by the Ministry of Science and Higher Education project FWNR-2022-0017

For citation: Davoyan E.R., Bebyakina I.V., Davoyan R.O., Boldakov D.M., Badaeva E.D., Adonina I.G., Salina E.A., Zinchenko A.N., Zubanova Yu.S. A study of bread wheat lines from crosses with the synthetic form Avrodes in regard to their yellow rust resistance. *Plant Biotechnology and Breeding*. 2023;6(3):25-34. DOI: 10.30901/2658-6266-2023-3-04

Financial transparency. The authors have no financial interest in the presented materials or methods. The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work. The journal's opinion is neutral to the presented materials, the authors, and their employers.

© Davoyan E.R., Bebyakina I.V., Davoyan R.O., Boldakov D.M., Badaeva E.D., Adonina I.G., Salina E.A., Zinchenko A.N., Zubanova Yu.S., 2023

Введение

Жёлтая ржавчина, вызываемая грибом *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* Eriks. является одним из наиболее вредоносных и широко распространенных в мире заболеваний мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.). Потери урожая пшеницы от болезни могут достигать до 5%, а в некоторых случаях до 25% (Wellings, 2011). Однако, если инфицирование происходит на ранних стадиях и продолжается в течение всего вегетационного периода, потеря урожая отдельных восприимчивых сортов пшеницы может составлять 100% (Chen et al., 2010).

Как правило, заражение растений ассоциировалось с прохладными погодными условиями, однако появление новых рас гриба, устойчивых к более высоким температурам, привело к расширению ареала патогена и повышению потери урожая культурной пшеницы. Сильное поражение пшеницы жёлтой ржавчиной наблюдалось в 2000 году в США и было вызвано появлением новых, нетипичных для Северной Америки рас, вирулентных по отношению к сортам с генами *Yr8* и *Yr9*, которые в настоящее время встречаются во всем мире (Milus et al., 2009). Эти новые расы были широко представлены в центральной части Соединенных Штатов и нанесли значительный экономический ущерб сельскому хозяйству в период с 2000 по 2005 год (Chen, 2005). В тот же период времени эпифитотии жёлтой ржавчины были отмечены в большинстве районов выращивания пшеницы в Западной Европе (Chen, 2005; Mboup et al., 2012), Центральной и Восточной Азии (Sharma-Poudyal et al., 2013; Kokhmetova et al., 2018), на Ближнем Востоке, в Северной и Южной Африке (Sharma-Poudyal et al., 2013), и в Австралии (Wellings et al., 2007). В 2011 году во многих европейских странах были обнаружены новые расы, Warrior и Kranich, которые продемонстрировали более высокую генетическую изменчивость по сравнению с расами предыдущих клональных популяций (Hovmøller et al., 2016). В своём исследовании A. Wan с соавторами (Wan et al., 2017) провели сравнение рас Pst, выявленных в Эфиопии на мягкой и твердой пшенице, с расами, идентифицированными в других странах. Среди 18 рас, выявленных в настоящем исследовании, расы PstV-41, PstV-47, PstV-72 и PstV-76 ранее были идентифицированы в Соединенных Штатах Америки (Wan et al., 2017), а остальные 14 были выявлены впервые.

На территории России, прежде всего в Северо-Кавказском регионе, начиная с 1990 года отмечается устойчивая тенденция расширения ареала возбудителя жёлтой ржавчины. В результате проведенных исследований северокавказской популяции *P. striiformis* установлено, что даже в неблагоприятных для патогена условиях болезнь фиксируется на территории региона ежегодно,

а в отдельных районах встречаются очаги болезни с поражением до 50% (Volkova et al., 2020). Авторами определено, что эффективными генами устойчивости к жёлтой ржавчине являются *Yr3*, *Yr5*, *Yr26*, *YrSp*. С использованием изогенных линий Avocet с 20 генами *Yr*, а также международного набора сортов-дифференциаторов, был проведён сравнительный анализ популяций возбудителя в географически отдаленных регионах России (Shaydayuk, Gulyaeva, 2020). Предварительные исследования выявили географическую дифференциацию популяций возбудителя в регионах России. Все изоляты, проанализированные на изогенных линиях Avocet, оказались авирулентными по отношению к линиям с генами *Yr5*, *Yr10*, *Yr15*, *Yr17*, *Yr24*, *Yr26* и вирулентными по отношению к линиям с *Yr6*, *Yr7*, *Yr8*, *Yr9*, *Yr18*, *YrSp*, *YrSk* (27), *YrAS*. Варьирование показателей поражаемости наблюдалось у линий с генами *Yr1*, *Yr8*, *Yr11* и *Yr12*. Создание устойчивых сортов является экологически и экономически наиболее целесообразным подходом для защиты от данной болезни. Расширение расового состава и ареала *P. striiformis* в мире и на территории России обуславливает необходимость поиска и создания новых источников и доноров генов устойчивости к жёлтой ржавчине.

Большой интерес в качестве источников устойчивости к болезням представляют различные виды эгилопсов и, в частности, *Aegilops speltoides* Tausch (Migushova, Grigorieva, 1973; Kerber, Dyck, 1990; Jiang et al., 1993). Для передачи генетического материала от *Ae. speltoides* в мягкую пшеницу была использована геномно-замещенная форма Авродес, которая проявляет устойчивость к ряду листостебельных болезней, в том числе и к жёлтой ржавчине (Davoyan et al., 2012). С ее участием получен большой набор интрогрессивных линий, которые, предположительно, могут нести новые гены устойчивости к жёлтой ржавчине от *Ae. speltoides*.

С целью создания нового исходного материала для селекции мягкой пшеницы на устойчивость к жёлтой ржавчине проведено изучение интрогрессивных линий мягкой пшеницы *T. aestivum*/Авродес по устойчивости к жёлтой ржавчине и наличию у них транслокаций и замещенных хромосом от *Ae. speltoides*.

Материал и методы

Исходным материалом служили 24 интрогрессивные линии мягкой пшеницы, полученные от скрещивания синтетической формы Авродес с реципиентными сортами 'Аврора', 'Кавказ' и 'Краснодарская 99' селекции Национального центра зерна им. П.П. Лукьяненко. Краткое обозначение, происхождение и количество исследуемых линий представлено в таблице 1.

Таблица 1. Наименование, происхождение и количество интродуктивных линий

Table 1. Name, origin and number of introgression lines

Обозначение линии / Line designation	Комбинация скрещивания / Crossing combination	Поклоение / Generation	Количество линий / Number of lines
PL	Аврорес × 'Аврора'	BC ₂ F ₂₄ - BC ₅ F ₂₀	6
Asp	Аврорес × 'Кавказ'	BC ₂ F ₂₄ - BC ₅ F ₂₀	11
AS	(Аврорес × 'Аврора') × 'Краснодарская 99'	BC ₂ F ₁₀ - BC ₄ F ₆	7

Геномно-замещенная форма Аврорес (AABBSS) создана путем замещения генома D сорта 'Аврора' на геном S от *Ae. speltoides* (Zhiron, Ternovskaya, 1984). Данная форма абсолютно устойчива к листовой, стеблевой, жёлтой ржавчине и к мучнистой росе. Кроме того, эта форма имеет высокое, более 22%, содержание белка в зерне.

Оценку по устойчивости к жёлтой ржавчине проводили в полевых условиях на фоне естественного и искусственного заражения растений при достижении максимальных показателей поражаемости (тип реакции 4, степень поражения 60%) у наиболее восприимчивого и позднего по созреванию сорта-реципиента 'Аврора'. Растения линий заражали в фазе выхода в трубку смесью уредоспор жёлтой ржавчины, собранных с растений разных сортов пшеницы. Тип реакции растений на заражение болезнью определяли по шкале Гасснера и Штрайба (Gassner, Straib, 1932). К устойчивым относили растения с типом реакции 0 (иммунные), 1 (высокоустойчивые) и 2 (умеренно устойчивые). Устойчивые растения с промежуточным типом реакции от 0 до 1 (единичные очень мелкие пустулы с некрозом) обозначали баллом 01. Степень поражения растений оценивали по модифицированной шкале Кобба (Peterson et al., 1948). К устойчивым относили растения со степенью поражения от 0 до 20%.

Дифференциальное окрашивание хромосом (С-окраска, C-banding) проводили в Институте общей генетики им. Н.И. Вавилова согласно методике, разработанной Е.Д. Бадаевой с соавторами (Badaeva et al., 1994). Генотипирование гибридного материала мягкой пшеницы методом флуоресцентной *in situ* гибридизации (FISH) проводили в Институте цитологии и генетики СО РАН по опубликованной ранее методике (Salina et al., 2006). В работе были использованы зонды pSc119.2 (Bedbrook et al., 1980) и pAs1 (Rayburn, Gill, 1986) для идентификации хромосом пшеницы (Schneider et al., 2003), а также Spelt1 (Salina et al., 2004) – для выявления генетического материала *Ae. speltoides* в исследуемых линиях. Препараты хромосом после FISH анализировали в Центре коллективного пользования ЦКП микроскопического анализа биологических объектов СО РАН (Новосибирск).

Так как синтетическая форма Аврорес и сорта-реципиенты 'Аврора' и 'Кавказ' имеют транслокацию

T1BL1RS со сцепленными генами устойчивости *Lr26/Sr31/Yr9/Pm9*, проведен ДНК-анализ линий на наличие гена устойчивости к жёлтой ржавчине *Yr9*. ДНК пшеницы выделяли из 5-7-дневных этиолированных проростков с использованием коммерческого набора «МагноПрайм® ФИТО», производства компании «НекстБио» (Россия, URL: <https://nextbio.ru> [дата обращения: 17.08.2023]) Идентификацию гена *Yr9* осуществляли с использованием метода полимеразной цепной реакции (ПЦР) с применением праймеров *SCM9/F/R*, маркирующих пшенично-ржаную транслокацию T1RS1BL (Weng et al., 2007). Температура отжига составляла 60°C, размер диагностического фрагмента – 207 пн. Продукты ПЦР разделяли с помощью электрофореза в 1,8% агарозном геле с 1× буфером TBE. Гели окрашивали бромистым этидием и фотографировали в ультрафиолетовом свете с помощью фотобокса «INFINITI 1000» производства компании Vilber Lourmat, (Франция, URL: <https://www.vilber.com/infinity> [дата обращения: 17.08.2023]). В качестве молекулярного маркера для определения размера фрагментов продуктов ПЦР использовали ДНК-маркер M24 100 пн «СибЭнзим» (Россия, URL: <https://sibenzyme.com> [дата обращения: 17.08.2023]). Положительным контролем для определения известного гена *Yr9* была использована почти изогенная линия TcLr26, с геном устойчивости к листовой ржавчине *Lr26*, выделенная из сорта 'Thatcher'.

Результаты

Результаты оценки изучаемого материала по устойчивости к жёлтой ржавчине представлены в таблице 2. Синтетическая форма Аврорес проявляла полный иммунитет, симптомы поражения отсутствовали. Высокой устойчивостью к болезни обладали интродуктивные линии P07-L.17, P07-L.19, Asp053-21, Asp04-21, Asp029-20, AS12-06, AS12-07, AS12-51, AS12-88 (тип реакции 01, степень поражения до 5%). К устойчивым были отнесены линии P07-L.1, P07-L.43, Asp81-21, Asp63-21 (тип реакции 1, степень поражения до 10%). Умеренную устойчивость (тип реакции 2, степень поражения до 20%) проявили линии P07-L.02, Asp022-19, Asp023-19. К умеренно-восприимчивым (тип реакции 2-3, степень поражения до 40%) были отнесены линии AS12-02, AS12-09, Asp047-21, Asp031-20.

Линии AS12-15, P07-L.21, Asp071-21, Asp091-24 были полностью восприимчивыми (тип реакции 3-4, степень поражения свыше 50%). Высокую восприимчивость к жёлтой

ржавчине проявили сорта-реципиенты ‘Аврора’, ‘Кавказ’, ‘Краснодарская 99’ и линия TcLr26, выделенная из сорта ‘Thatcher’.

Таблица 2. Устойчивость к жёлтой ржавчине синтетической формы Авродес, интрогрессивных линий, сортов ‘Аврора’, ‘Кавказ’, ‘Краснодарская 99’ и линии TcLr26

Table 2. Resistance to yellow rust of the synthetic form Avrodes, introgressive lines obtained from it, varieties ‘Aurora’, ‘Kavkaz’, ‘Krasnodarskaya 99’ and the line TcLr26

Материал / Material	Тип реакции и степень поражения / Type of reaction and the degree of damage	
	балл / point	%
Авродес	0	0
P07-L.17, P07-L.19, Asp053-21, Asp04-21, Asp029-20, AS12-06, AS12-07, AS12-51, AS12-88	01	0-5
P07-L.1, P07-L.43, Asp81-21, Asp63-21	1	5-10
P07-L.02, Asp022-19, Asp023-19	2	15-20
AS12-02, AS12-09, Asp047-21, Asp031-20	2-3	35-40
AS12-15, P07-L.21, Asp071-21, Asp091-24, TcLr26, ‘Кавказ’	3	40-60
‘Аврора’, ‘Краснодарская 99’	4	60

В целом, разнообразие изучаемых нами линий по степени устойчивости может свидетельствовать о различии переданного им чужеродного генетического материала и, как следствие, о наличии у них разных генов устойчивости к жёлтой ржавчине.

Для выявления чужеродного генетического материала в линиях пшеницы, а также определения формы его передачи, применялись методы дифференциального окрашивания хромосом (С-окраска) и флуоресцентной *in situ* гибридизации (FISH). С применением метода С-окра-

ски на наличие хромосомных перестроек были изучены линии P07-L.21, AS12-88, AS12-06, Asp071-21, AS12-07 и Asp091-24 (табл. 3). У всех линий за исключением P07-L.21 и Asp071-21 выявлена транслокация T1RS.1BL между коротким плечом первой хромосомы ржи и длинным плечом хромосомы 1В пшеницы. У линий P07-L.21 и Asp071-21 обнаружена транслокация T5BS.5BL-5SL. Линии AS12-88, AS12-06, AS12-07, наряду с транслокацией T2DL.2DS-2SS, несут замещение 5D хромосомы мягкой пшеницы на 5S от Авродес (рис.1).

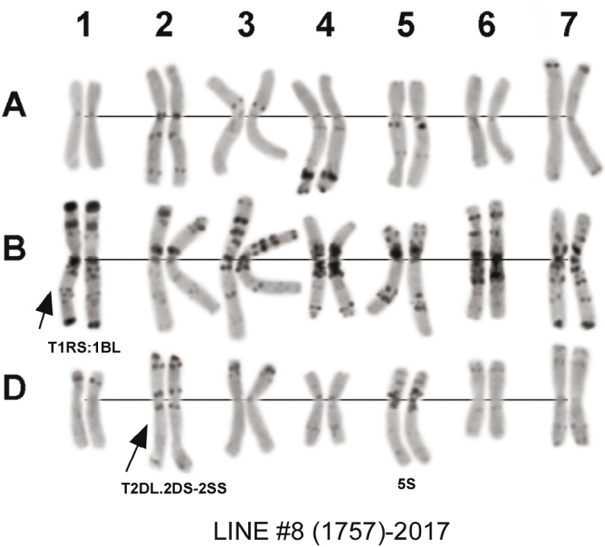


Рис. 1. С-окрашенный кариотип интрогрессивной линии AS12-88
Fig. 1. C-stained karyotype of the introgression line AS12-88

Методом FISH с применением зондов pAs1, pSc119.2 и Spelt1 проведено генотипирование восьми линий мягкой пшеницы с целью выявления хромосомных районов, содержащих различные перестройки (см. табл. 3). У линий AS12-02, AS12-09, AS12-15, AS12-51, Asp047-21 и Asp091-24 идентифицирована транслокация T1RS.1BL

с участием первой хромосомы ржи. Транслокация T5BS.5BL-5SL выявлена у линий P07-L.21 и Asp071-21. У линии AS12-51 обнаружены ранее неизвестные транслокации от *Ae. speltoides* T2DL.2DS-2SS и T5D, а также транслокация T1BL.1RS (рис. 2).

Таблица 3. Результаты анализа интрогрессивных линий, полученных с участием формы Авродес, методами С-окраски и FISH

Table 3. Results of analysis of introgression lines from crosses with the Avrodes form using the methods of C-banding and FISH

Материал/ Material	Вид хромосомных перестроек	
	Транслокация/ Translocation	Замещение/ Substitution
С-окраска/ C-banding		
P07-L.21	T5BS.5BL-5SL	
AS12-06	T1BL.1RS, T2DL.2DS-2SS	5D(5S)
AS12-07	T1BL.1RS, T2DL.2DS-2SS	5D(5S)
AS12-88	T1BL.1RS, T2DL.2DS-2SS	5D(5S)
Asp071-21	T5BS.5BL-5SL	
Asp091-24	T1BL.1RS	
FISH		
P07-L.21	T5BS.5BL-5SL	
AS12-02	T1BL.1RS	
AS12-09	T1BL.1RS	
AS12-15	T1BL.1RS	
AS12-51	T1BL.1RS, T2DL.2DS-2SS, T5D	
Asp071-21	T5BS.5BL-5SL	
Asp047-21	T1BL.1RS	
Asp091-24	T1BL.1RS	

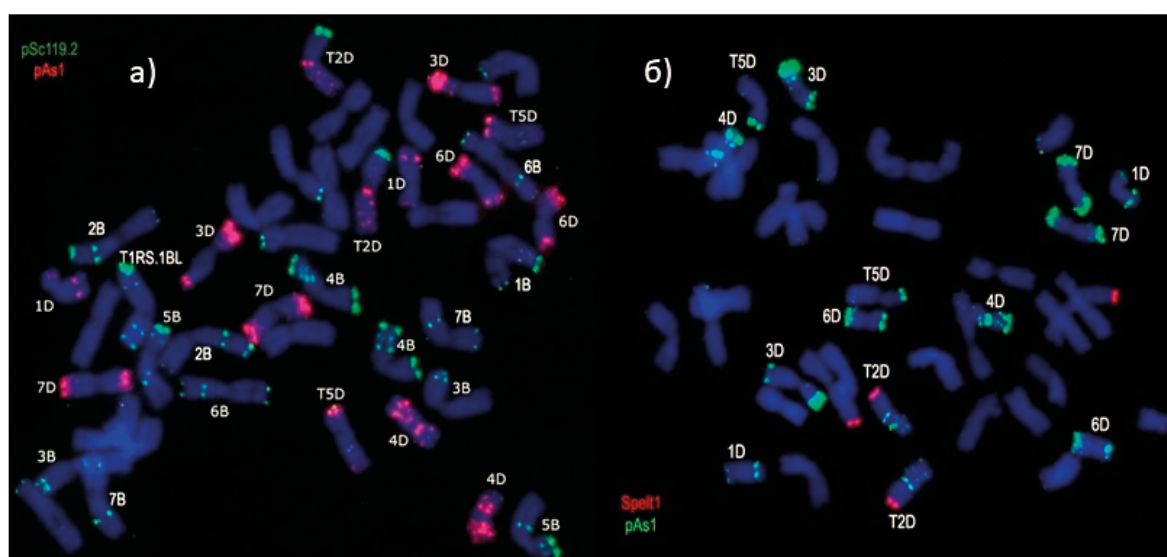


Рис. 2. Флуоресцентная гибридизация *in situ* (FISH) на метафазных хромосомах линии AS12-51
а) с зондами pAs1 (красный) и pSc119.2 (зелёный); б) с зондами Spelt1 (красный) и pAs1 (зелёный)

Fig. 2. Fluorescent *in situ* hybridization (FISH) on metaphase chromosomes of the line AS12-51
a) with probes pAs1 (red) and pSc119.2 (green); b) with probes Spelt1 (red) and pAs1 (green)

Исходя из результатов оценки устойчивости линий и их сравнения с данными, полученными при применении цитогенетических и молекулярно-цитогенетических методов, можно сделать следующие выводы. Линии Asp091-24, AS12-02, AS12-09, AS12-15, Asp047-21 и Asp091-24, у которых выявлена единичная транслокация T1RS.1BL, а также линии P07-L.21 и Asp071-21, у которых идентифицировано наличие транслокации T5BS.5BL-5SL, были восприимчивы к жёлтой ржавчине. Линии AS12-06, AS12-07 и AS12-88, у которых идентифицированы транслокации T2DL.2DS-2SS и замещение 5D(5S), а также линия AS12-51 с транслокациями T1BL.1RS, T2DL.2DS-2SS и T5D, проявляли устойчивость к болезни.

Следует отметить, что только 11 линий были изучены методами С-окраски и FISH, при этом у девяти из них была идентифицирована транслокация T1BL.1RS. Для подтверждения этих результатов и анализа остальных линий была проведена ПЦР с праймерами к ДНК-маркеру SCM9, созданному для идентификации данной транслокации. Диагностический маркер выявлен у линий AS12-06, AS12-07, AS12-88, Asp091-24, AS12-02, AS12-09, AS12-15, AS12-51, Asp047-21, что подтверждает результаты, полученные с применением С-окраски и FISH. Данный ДНК-маркер также обнаружен у линий P07-L.1, P07-L.02, P07-L.43, P07-L.19, Asp053-21, Asp022-19, Asp023-19, у синтетической формы Авродес, у сортов 'Аврора' и 'Кавказ' (рис. 3).

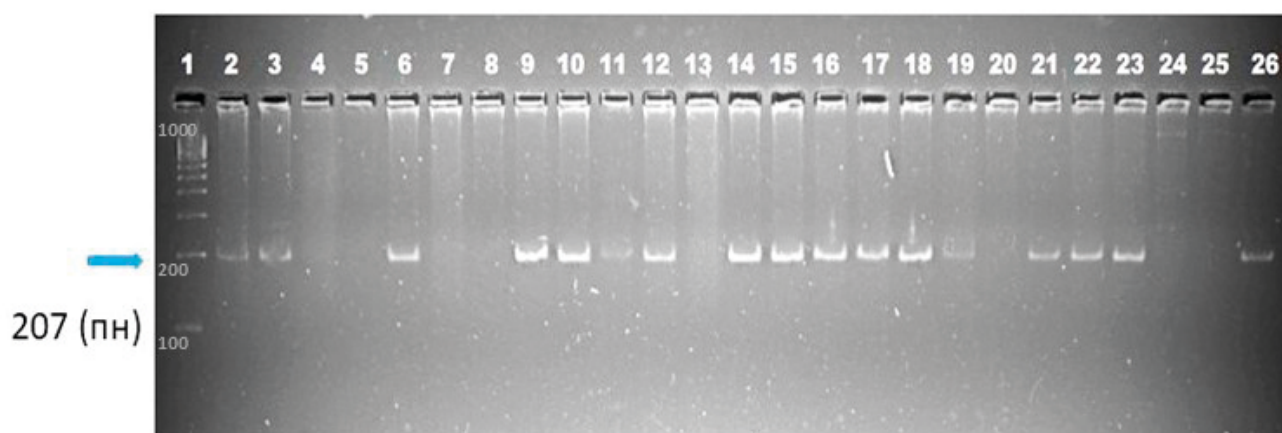


Рис. 3. Электрофореграмма продуктов амплификации с использованием праймеров SCM9/F/R к диагностическому маркеру, сцепленному с геном *Yr9*

1 – маркер длины фрагмента; 2 – 'Аврора', 3 – Авродес; 4-26 – интродукционные линии; 6 – линия P07-L.19; 9 – Asp053-21; 10 – AS12-06; 11 – AS12-07; 12 – AS12-51; 14 – P07-L.1; 15 – P07-L.43; 16 – P07-L.02; 17 – Asp022-19; 18 – Asp023-19; 19 – AS12-02; 21 – AS12-09; 22 – AS12-15; 23 – Asp047-21; 26 – Asp091-24

Fig. 3. Electrophoregram of amplification products using primers SCM9/F/R to a diagnostic marker linked to the *Yr9* gene

1 – fragment length marker; 2 – 'Aurora', 3 – Avrodes; 4-26 – introgression lines; 6 – P07-L.19; 9 – Asp053-21; 10 – AS12-06; 11 – AS12-07; 12 – AS12-51; 14 – P07-L.1; 15 – P07-L.43; 16 – P07-L.02; 17 – Asp022-19; 18 – Asp023-19; 19 – AS12-02; 21 – AS12-09; 22 – AS12-15; 23 – Asp047-21; 26 – Asp091-24

Предположительно, выше охарактеризованные линии несут ген *Yr9* от *S. cereale*. Следует отметить, что линии AS12-02, AS12-09, AS12-15, Asp047-21, Asp091-24 были восприимчивы к жёлтой ржавчине.

Обсуждение

Использование генетического разнообразия дикорастущих сородичей для переноса в мягкую пшеницу ценных признаков является актуальной задачей селекции. Применение синтетической формы Авродес в селекции предполагало, в первую очередь, передачу мягкой пшенице устойчивости к болезням и, в том числе, к жёл-

той ржавчине. Оценка изучаемого материала позволила отобрать устойчивые к данной болезни линии P07-L.17, P07-L.19, Asp053-21, Asp04-21, Asp029-20, AS12-06, AS12-07, AS12-51, AS12-88, P07-L.1, P07-L.43, Asp81-21, Asp63-21, P07-L.02, Asp022-19, Asp023-19.

Исходя из родословных изучаемых линий, они могли нести ген устойчивости к жёлтой ржавчине *Yr9*, который, вероятно, передан от сортов 'Аврора' и 'Кавказ' в составе транслокации T1BL.1RS. ДНК-маркер SCM9, разработанный для идентификации данной транслокации, был выявлен у 16 изученных линий. Однако, как уже отмечалось, расы, вирулентные по отношению к растениям-хозяевам, характеризующимся генами устойчи-

ности *Yr8* и *Yr9*, в настоящее время встречаются по всему миру (Milus et al., 2009). Таким образом, присутствие гена *Yr9* в исследуемых линиях не может обеспечивать их устойчивость к болезни. Несмотря на то, что ген потерял эффективность, он может способствовать повышению уровня общей устойчивости к жёлтой ржавчине в сочетании с другими генами *Yr*. Вместе с тем, в большинстве регионов Российской Федерации эффективность обеспечения устойчивости к стеблевой ржавчине, связанной с транслокацией T1BL.1RS, а в ряде регионов – и устойчивости к мучнистой росе, остаётся высокой (Gulyaeva et al., 2015).

Цитогенетическими и молекулярно-цитогенетическими методами анализа у ряда линий выявлен генетический материал от *Ae. speltooides*, переданный в форме транслокаций T2DL.2DS-2SS, T5D и замещения хромосомы 5S (5D). Об использовании данных транслокаций в селекции мягкой пшеницы впервые сообщалось в наших более ранних работах (Davoyan et al., 2017; 2021). Мы изучили интрогрессивные линии, полученные с участием синтетических форм Авродес и RS7 (AABBUS), на устойчивость к листовой ржавчине (*Puccinia triticina* Eriks.). За исключением этих работ, в литературе не встречается сведений о получении, изучении и использовании таких транслокаций в селекционном процессе, поэтому они представляют большой интерес для дальнейшего изучения. Высокая устойчивость к жёлтой ржавчине, 01 балла у линий AS12-06, AS12-07 и AS12-88, может быть обусловлена наличием транслокации T2DL.2DS-2SS и замещения 5D(5S), а в случае линии AS12-51 – транслокаций T1RS.1BL, T2DL.2DS-2SS и T5D. У линий P07-L.21 и Asp071-21 была обнаружена транслокация T5BS.5BL-5SL, впервые охарактеризованная Адониной и др. (Adonina et al., 2012), однако данная транслокация не обеспечивала устойчивости этих линий к жёлтой ржавчине. В то же время линии P07-L.21 и Asp071-21 могут представлять интерес как доноры устойчивости к листовой ржавчине, так как в составе T5BS.5BL-5SL содержится эффективный на территории России ген устойчивости *LrAsp5* (Adonina et al., 2021).

В настоящее время известно около 80 генов устойчивости к жёлтой ржавчине, большинство из которых происходит от мягкой пшеницы (Wang, Chen, 2017). Несмотря на то, что некоторые из этих генов были получены от дикорастущих видов, ранее не сообщалось о передаче мягкой пшенице генов *Yr* от *Ae. speltooides*. Используя скрещивания сорта 'Аврора', 'Кавказ' и 'Краснодарская 99' сильно поражались жёлтой ржавчиной и не могли служить донорами устойчивости. Таким образом, можно предположить, что отобранные нами интрогрессивные линии P07-L.02, P07-L.1, P07-L.17, P07-L.43, P07-L.19, AS12-88, AS12-06, AS12-07, AS12-51, Asp81-21, Asp63-21, Asp053-21, Asp04-21, Asp022-19, Asp023-19 и Asp029-20, полученные в результате скрещиваний с Авродес, могут нести новые гены или локусы устойчивости к жёлтой ржавчине.

Заключение

В результате проведённых исследований отобран новый селекционный материал – устойчивые к жёлтой ржавчине интрогрессивные линии мягкой пшеницы: P07-L.02, P07-L.1, P07-L.17, P07-L.43, P07-L.19, AS12-88, AS12-06, AS12-07, AS12-51, Asp81-21, Asp63-21, Asp053-21, Asp04-21, Asp022-19, Asp023-19 и Asp029-20. Эти линии могут быть использованы в качестве доноров в селекционных программах по созданию устойчивых к данной болезни форм пшеницы. Применение цитогенетического и молекулярно-цитогенетического методов анализа позволило у ряда линий выявить генетический материал от *Ae. speltooides*, переданный в форме транслокаций T2DL.2DS-2SS, T5D и замещения хромосомы 5D(5S). Предположительно, линии с идентифицированными интрогрессиями могут нести новые гены (или локусы) устойчивости к жёлтой ржавчине.

References/Литература

- Adonina I.G., Petrash N.V., Timonova E.M., Khristov Y.A., Salina E.A. Construction and study of leaf rust resistant common wheat lines with translocations of *Aegilops speltooides* Tausch. *Russian Journal of Genetics*. 2012;48(4):404-409. DOI: 10.1134/S1022795412020020
- Adonina I.G., Timonova E.M., Salina E.A. Introgressive hybridization of common wheat: results and prospects. *Russian Journal of Genetics*. 2021;57(4):390-407. DOI: 10.1134/s1022795421030029
- Badaeva E.D., Badaev N.S., Gill B.S., Filatenko A.A. Interspecific karyotype divergence in *Triticum araraticum*. *Plant Systematics and Evolution*. 1994;192(1):117-145.
- Bedbrook J.R., Jones J., O'Dell M., Thompson R.D., Flavell R.B. A molecular description of telomeric heterochromatin in secale species. *Cell*. 1980;19(2):545-560. DOI: 10.1016/0092-8674(80)90529-2
- Chen X.M., Epidemiology and control of stripe rust [*Puccinia striiformis* f. sp. *tritici*] on wheat. *Canadian Journal of Plant Pathology*. 2005;27:314-337. DOI: 10.1080/07060660509507230
- Chen X.M., Penman L., Wan A.M., Cheng P. Virulence races of *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* in 2006 and 2007 and development of wheat stripe rust and distributions, dynamics, and evolutionary relationships of races from 2000 to 2007 in the United States. *Canadian Journal of Plant Pathology*. 2010;32(3):315-323. DOI: 10.1080/07060661.2010.499271
- Davoyan R.O., Bebyakina I.V., Davoyan O.R., Zinchenko A.N., Davoyan E.R., Kravchenko A.M., Zubanova Y.S. Use of synthetic forms in the preservation and exploitation of the gene pool of wild common wheat relatives. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2012;16(1):44-51. [in Russian] (Давоян Р.О., Бебякина И.В., Давоян О.Р., Зинченко А.Н., Давоян Э.Р., Кравченко А.М., Зубанова Ю.С. Синтетические формы как основа для сохранения и использования генофонда диких сородичей мягкой пшеницы. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2012;16(1):44-51).
- Davoyan R.O., Bebyakina I.V., Davoyan E.R., Mikov D.S., Badaeva E.D., Adonina I.G., Salina E.A., Zinchenko A.N., Zubanova Y.S. Use of a synthetic form Avrodes for transfer of leaf rust resistance from *Aegilops speltooides* to common wheat. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2017;21(6):663-670. [in Russian] (Давоян Р.О., Бебякина И.В., Давоян Э.Р., Миков Д.С., Бадаева Е.Д., Адонина И.Г., Салина Е.А., Зинченко А.Н., Зубанова Ю.С. Использование синтетической формы Авродес для передачи устойчивости к листовой ржавчине от *Aegilops speltooides* мягкой пшенице. *Вавиловский журнал генетики селекции*. 2017;21(6): 663-670).

DOI: 10.18699/VJ17.284

- Davoyan R.O., Bebyakina I.V., Davoyan E.R., Zubanova Yu.S., Boldakov D.M., Mikov D.S., Bibishev V.A., Zinchenko A.N., Badaeva E.D. Using the synthetic form RS5 to obtain new introgressive lines of common wheat. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2021;25(7):770-777. [in Russian] (Давоян Р.О., Бебякина И.В., Давоян Э.Р., Зубанова Ю.С., Болдаков Д.М., Миков Д.С., Бибишев В.А., Зинченко А.Н., Бадаева Е.Д. Использование синтетической формы RS5 для получения новых интрогрессивных линий мягкой пшеницы. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2021;25(7):770-777). DOI: 10.18699/VJ21.088
- Gassner G., Straib W. Die Bestimmung der biologischen Rassen des Weizengelbrostes *Puccinia glumarum* f. sp. *tritici* Schmidt Erikss. und Henn. Berlin: Arbeiten biologische Reichsanst. 1932;21:141-163.
- Zhirov E.G., Ternovskaya T.K. Genomic engineering in wheat. *Vestnik Selskokhozyaystvennoy Nauki = Herald of Agricultural Sciences*. 1984;10:58-66. [in Russian] (Жиров Е.Г., Терновская Т.К. Геномная инженерия у пшеницы. *Вестник сельскохозяйственной науки*. 1984;10:58-66).
- Gulyaeva E.I., Shaidayuk E.L., Kazartsev I.A., Aristova M.K. Structure of Russian populations of the fungus *Puccinia trititica* Eriks. *Plant Protection News*. 2015;3(85):5-10. [in Russian] (Гуляева Е.И., Шайдаюк Е.Л., Казарцев И.А., Аристова М.К. Структура российских популяций гриба *Puccinia trititica* Eriks. *Вестник защиты растений*. 2015;3(85):5-10).
- Hovmöller M.S., Walter S., Bayles R.A., Hubbard A., Flath K., Sommerfeldt N., Leconte M., Czembor P., Rodriguez-Algaba J., Thach T., Hansen J.G., Lassen P., Justesen A.F., Ali S., de Vallavieille-Pope C. Replacement of the European wheat yellow rust population by new races from the center of diversity in the near-Himalayan region. *Plant Pathology*. 2016;65(3):402-411. DOI: 10.1111/ppa.12433
- Jiang J., Fribe B., Gill B.S. Recent advances in alien gene transfer in wheat. *Euphytica*. 1993;73:199-212. DOI: 10.1007/BF00036700
- Kerber E.R., Dyck P.L. Transfer to hexaploid wheat of linked genes for adult-plant leaf rust and seedling stem rust resistance from an amphiploid of *Aegilops speltoides* × *Triticum monococcum*. *Genome*. 1990;33(4):530-537. DOI: 10.1139/g90-079
- Kokhmetova A., Sharma R., Rsaliev S., Galymbek K., Baymagambetova K., Ziyaev Z., Morgounov A. Evaluation of Central Asian wheat germplasm for stripe rust resistance. *Plant Genetic Resources*. 2018;16(2):178-184. DOI: 10.1017/S1479262117000132
- Mboup M., Bahri B., Leconte M., De Vallavieille-Pope C.; Kaltz O., Enjalbert J. Genetic structure and local adaptation of European wheat yellow rust populations: The role of temperature-specific adaptation. *Evolutionary applications*. 2012;5(4):341-352. DOI: 10.1111/j.1752-4571.2011.00228.x
- Migushova E.F., Grigorieva O.G. Resistance of *Aegilopses* to brown rust. *Bulletin of applied botany, genetics and plant breeding*. 1973;50(1):227-243. [in Russian] (Мигушова, Э.Ф., Григорьева О.Г. Устойчивость эгилопсов к бурой ржавчине. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 1973;50(1):227-243).
- Milus E.A., Kristensen K., Hovmöller M.S. Evidence for increased aggressiveness in a recent widespread strain of *Puccinia striiformis* f. sp. *Tritici* causing stripe rust of wheat. *Phytopathology*. 2009;99(1):89-94. DOI: 10.1094/PHYTO-99-1-0089
- Peterson R.F., Cambell A.B., Hannah A.E. A diagrammatic scale for estimating rust intensity on leaves and stems of cereals. *Canadian Journal of Research*. 1948;26c:496-500. DOI: 10.1139/cjr48c-033
- Salina E.A., Adonina I., Vatolina T., Kurata N. Comparative analysis of the composition and organization of two subtelomeric repeat families in *Aegilops speltoides* Tausch. and related species. *Genetica*. 2004;122(3):227-237. DOI: 10.1007/s10709-004-5602-7
- Salina E.A., Lim Y.K., Badaeva E.D., Shcherban A.B., Adonina I.G., Amosova A.V., Samatadze T.E., Vatolina T.Yu., Zoshchuk S.A., Leitch A.A. Phylogenetic reconstruction of *Aegilops* section *Sitopsis* and the evolution of tandem repeats in the diploids and derived wheat polyploids. *Genome*. 2006;49:1023-1035. DOI: 10.1139/G06-050
- Sharma-Poudyal D., Chen X.M., Wan A.M., Zhan G.M., Kang Z.S., Cao S.Q., Jin S.L., Morgounov A., Akin B., Mert Z., Shah S.J.A., Bux H., Ashraf M., Sharma R.C., Madariaga R., Puri K.D., Wellings C., Xi K.Q., Wanyera R., Manninger K., Ganzález M.I., Koyda M., Sanin S., Patzek L.J. Virulence characterization of international collections of the wheat stripe rust pathogen, *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici*. *Plant Disease*. 2013;97(3):379-386. DOI: 10.1094/PDIS-01-12-0078-RE
- Rayburn A.L., Gill B.S. Isolation of a D-genome specific repeated DNA sequence from *Aegilops squarrosa*. *Plant Molecular Biology Reporter*. 1986;4(2):102-109. DOI: 10.1007/BF02732107
- Schneider A., Linc G., Molnár-Láng M., Graner A. Fluorescence *in situ* hybridization polymorphism using two repetitive DNA clones in different cultivars of wheat. *Plant Breeding*. 2003;122(5):396-400. DOI: 10.1046/j.1439-0523.2003.00891.x
- Shaydayuk E.L., Gulyaeva E.I. Population studies of causative agent of wheat yellow rust in the Northwest Russia. *BIO Web of Conferences*. 2020;23:01006. DOI: 10.1051/bioconf/20202301006
- Volkova G.V., Matveeva I.P., Kudina O.A. Virulence of the wheat stripe rust pathogene population in the North-Caucasus Region of Russia. *Mikologiya i Fitopatologiya = Mycology and Phytopathology*. 2020;54(1):33-41. [in Russian] (Волкова Г.В., Матвеева И.П., Кудинова О.А. Вирулентность популяции возбудителя желтой ржавчины пшеницы в Северо-Кавказском регионе России. *Микология и фитопатология*. 2020;54(1):33-41).
- Wan A., Muleta K.T., Zegeye H., Hundie B., Pumphrey M., Chen X. Virulence characterization of wheat stripe rust fungus *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* in Ethiopia and evaluation of Ethiopian wheat germplasm for resistance to races of the pathogen from Ethiopia and the United States. *Plant Disease*. 2017;101(1):73-80. DOI: 10.1094/PDIS-03-16-0371-RE
- Wang M., Chen X. Stripe Rust Resistance. In: X.M. Chen, Z.S. Kang (eds). *Stripe Rust*. Dordrecht: Springer; 2017. p.353-558. DOI: 10.1007/978-94-024-1111-9_5
- Wellings C.R. Global status of stripe rust: a review of historical and current threats. *Euphytica*, 2011;179(1):129-141. DOI: 10.1007/s10681-011-0360-y
- Wellings C.R. *Puccinia striiformis* in Australia: A review of the incursion, evolution, and adaptation of stripe rust in the period 1979–2006. *Australian Journal of Agricultural Research*. 2007;58(6):567-575. DOI: 10.1071/AR07130
- Weng Y., Azhaguvel P., Devkota R.N., Rudd J.C. PCR-based markers for detection of different sources of 1AL.1RS and 1BL.1RS wheat-rye translocations in wheat background. *Plant Breeding*. 2007;126(5):482-486. DOI: 10.1111/j.1439-0523.2007.01331.x

Информация об авторах

Эдвард Румикович Давоян, доктор биологических наук, заведующий, отдел биотехнологии, Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Национальный центр зерна им. П.П. Лукьяненко», 350012 Россия, Краснодар, Центральная Усадьба КНИИСХ, davoyan.edvard@bk.ru, <https://orcid.org/0009-0007-2786-617X>

Ирина Викторовна Бебякина, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, отдел биотехнологии, Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Национальный центр зерна им. П.П. Лукьяненко», 350012 Россия, Краснодар, Центральная Усадьба КНИИСХ, irina.bebyakina@yandex.ru, <https://orcid.org/0009-0001-9389-6234>

Румик Оганесович Давоян, доктор биологических наук, главный научный сотрудник, отдел биотехнологии, Федеральное государственное

бюджетное научное учреждение «Национальный центр зерна им. П.П. Лукьяненко», 350012 Россия, Краснодар, Центральная Усадьба КНИИСХ, davoyanro@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0001-9495-2026>

Дмитрий Максимович Болдаков, научный сотрудник, отдел биотехнологии, Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Национальный центр зерна им. П.П. Лукьяненко», 350012 Россия, Краснодар, Центральная Усадьба КНИИСХ, boldasar@mail.ru, <https://orcid.org/0009-0005-5656-7174>

Екатерина Дмитриевна Бадаева, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник, лаборатория генетических основ идентификации растений, отдел генетики растений, Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН», 119991 Россия, ГСП-1, Москва, ул. Губкина, 3, katerinabadaeva@gmail.com, <https://orcid.org/0000-0001-7101-9639>

Ирина Григорьевна Адонина, кандидат биологических наук, научный сотрудник, лаборатория молекулярной генетики и цитогенетики растений, Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики Сибирского отделения РАН» (ИЦиГ СО РАН), 630090 Россия, Новосибирск, пр. Академика Лаврентьева, 10, adonina@bionet.nsc.ru, <https://orcid.org/0000-0002-8460-6119>

Елена Артемовна Салина, доктор биологических наук, отдел молекулярной генетики растений, Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук» (ИЦиГ СО РАН), 630090 Россия, Новосибирск, пр. Академика Лаврентьева, 10, salina@bionet.nsc.ru, <https://orcid.org/0000-0001-8590-847X>

Александра Николаевна Зинченко, научный сотрудник, отдел биотехнологии, Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Национальный центр зерна им. П.П. Лукьяненко», 350012 Россия, Краснодар, Центральная Усадьба КНИИСХ, zinchenk0an@yandex.ru, <https://orcid.org/0009-0001-4899-5671>

Юлия Сергеевна Зубанова, старший научный сотрудник, отдел биотехнологии, Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Национальный центр зерна им. П.П. Лукьяненко», 350012 Россия, Краснодар, Центральная Усадьба КНИИСХ, iula-86_86@mail.ru, <https://orcid.org/0009-0001-7615-006X>

Information about the authors

Edvard R. Davoyan, Dr. Sci. (Biology), Head, Department of Biotechnology, Federal State Budget Scientific Organization «National Center of Grain named after P.P. Lukyanenko», Central Estate of KNIISH, Krasnodar, 350012 Russia, davoyan.edvard@bk.ru, <https://orcid.org/0009-0007-2786-617X>

Irina V. Bebyakina, Cand. Sci. (Biology), Leading Researcher, Department of Biotechnology, Federal State Budget Scientific Organization «National Center of Grain named after P.P. Lukyanenko», Central Estate of KNIISH, Krasnodar, 350012 Russia, irina.bebyakina@yandex.ru, <https://orcid.org/0009-0001-9389-6234>

Rumik O. Davoyan, Dr. Sci. (Biology), Chief Researcher, Department of Biotechnology, Federal State Budget Scientific Organization «National Center of Grain named after P.P. Lukyanenko», Central Estate of KNIISH, Krasnodar, 350012 Russia, davoyanro@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0001-9495-2026>

Dmitry M. Boldakov, Researcher, Department of Biotechnology, Federal State Budget Scientific Organization «National Center of Grain named after P.P. Lukyanenko», Central Estate of KNIISH, Krasnodar, 350012 Russia, boldasar@mail.ru, <https://orcid.org/0009-0005-5656-7174>

Ekaterina D. Badaeva, Dr. Sci. (Biology), Leading Researcher, Laboratory of Genetic Basis of Plant Identification, Department of Plant Genetics, Institute of General Genetics of the Russian Academy of Sciences, 3, Gubkina Street, Moscow, GSP-1, Russia 119991, katerinabadaeva@gmail.com, <https://orcid.org/0000-0001-7101-9639>

Irina G. Adonina, Cand. Sci. (Biology), Researcher, Laboratory of Plant Molecular Genetics and Cytogenetics, Institute of Cytology and Genetics, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 10, Academician Lavrentjev Avenue, Novosibirsk, 630090 Russia, adonina@bionet.nsc.ru, <https://orcid.org/0000-0002-8460-6119>

Elena A. Salina, Dr. Sci. (Biology), Chief Researcher, Department of Molecular Genetics of Plants, Institute of Cytology and Genetics, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 10, Academician Lavrentjev Avenue, Novosibirsk, 630090 Russia, salina@bionet.nsc.ru, <https://orcid.org/0000-0001-8590-847X>

Alexandra N. Zinchenko, Researcher, Department of Biotechnology, Federal State Budget Scientific Organization «National Center of Grain named after P.P. Lukyanenko», Central Estate of KNIISH, Krasnodar, 350012 Russia, zinchenk0an@yandex.ru, <https://orcid.org/0009-0001-4899-5671>

Julia S. Zubanova, Senior Researcher, Department of Biotechnology, Federal State Budget Scientific Organization «National Center of Grain named after P.P. Lukyanenko», Central Estate of KNIISH, Krasnodar, 350012 Russia, iula-86_86@mail.ru, <https://orcid.org/0009-0001-7615-006X>

Вклад авторов: все авторы сделали эквивалентный вклад в подготовку публикации.

Contribution of the authors: the authors contributed equally to this article.

Конфликт интересов: авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Conflict of interests: the authors declare no conflicts of interests.

Статья поступила в редакцию 01.09.2023; одобрена после рецензирования 12.09.2023; принята к публикации 25.09.2023.

The article was submitted on 01.09.2023; approved after reviewing on 12.09.2023; accepted for publication on 25.09.2023.