

Н.О. КОЗУБ, кандидат біологічних наук,
І.О. СОЗІНОВ, старший науковий співробітник,
Г.Я. БІДНИК, провідний фахівець,
Н.О. ДЕМ'ЯНОВА, провідний фахівець
Інститут захисту рослин УААН;
О.О. СОЗІНОВ, академік НАНУ і УААН
Інститут захисту рослин УААН,
ДУ «Інститут харчової біотехнології і геноміки НАНУ»

ІДЕНТИФІКАЦІЯ СОРТІВ М'ЯКОЇ ПШЕНИЦІ, ПОТЕНЦІЙНО СТІЙКИХ ПРОТИ РАСИ СТЕБЛОВОЇ ІРЖІ Ug99, ЗА ДОПОМОГОЮ БІОХІМІЧНИХ МАРКЕРІВ

Одним з ефективних генів стійкості проти раси стеблової іржі пшениці Ug99 є ген *Sr1RS^{Amigo}*, що знаходиться на житній 1AL/1RS транслокації. Проаналізовано колекцію 220 сортів озимої м'якої пшениці та 12 сортів ярої м'якої пшениці української селекції на присутність 1AL/1RS транслокації з використанням спирторозчинних білків зерна як біохімічних маркерів. Транслокацію 1AL/1RS, а, отже, і присутність гена *Sr1RS^{Amigo}*, ідентифіковано у 12 озимих сортів та 1 ярого сорту, створених в останні 15 років. Дані сорти з геном *Sr1RS^{Amigo}* є потенційно стійкими проти раси Ug99 і можуть бути цінним джерелом у селекції на стійкість проти раси стеблової іржі Ug99.

м'яка пшениця, стеблова іржа, раса Ug99, 1AL/1RS транслокація, гени стійкості до стеблової іржі

Однією з найбільш шкодочинних хвороб пшениці є стеблова (або лінійна) іржа. Стеблова іржа пшениці викликається дводомним грибом *Puccinia graminis* Pers. f. sp. *tritici* Erikss. et Henn., що також уражує ячмінь та ряд диких злаків [1, 2]. Життєвий цикл гриба включає п'ять різних спорових стадій, що проходять при нестатевому розмноженні на пшениці (урединіальна стадія) та статевому розмноженні, яке починається на стадії теліоспори та продовжується на проміжній рослині-живителі (види барбарису, магнолії) [2]. Еціоспори завершують життєвий цикл гриба, уражуючи злакові рослини. При цьому формується урединіоміцелій з урединіоспорами, що розривають епідерміс, формуючи урединіопустули. Інфекція насамперед уражує стебла та листові піхви, іноді зустрічається на листках та колосових лусках, де утворюються іржасто-бурі порошисті подушечки, що зливаються в довгі лінії урединіопустул. Наприкінці веге-

тації завершується утворення іржасто-бурих урединіоспор і утворюються телії з теліоспорами [1, 2]. В місцевостях з м'якими зимами і достатнім весняним зволоженням *P. graminis* може підтримуватись в урединіальній (нестатевій) стадії на озимих злакових культурах та диких злаках [2]. При сильному ураженні рослини стебловою іржею порушується рух поживних речовин до колоса, що призводить до формування плюсколого зерна, крім того, стебла, ослаблені інфекцією, більш схильні до вилягання, що призводить до подальших втрат урожаю [2]. Недобір урожаю може становити 60—70% [1]. Урединіоспори можуть переноситись вітром на далекі відстані і випадати з дощем, а також випадково потрапляти в різні частини світу, наприклад, на одязі мандрівників [2, 3].

Серед заходів проти стеблової іржі пшениці у світі, зокрема у США та Канаді, застосовувалось винищення кущів барбарису (що обмежує виникнення нових рас стеблової іржі, оскільки гібридизація відбувається на проміжному господарі) [2]. Однак основним методом контролю стеблової іржі залишається створення стійких сортів пшениці [4]. На даний час в генофонді м'якої пшениці відомо майже 50 генів стійкості проти стеблової іржі, більшу частину з яких інтрогресовано від диких та культурних родичів (жито *Secale cereale*, види пирію, егілопсів та інш.) [5]. Донедавна ефективним геном стійкості проти всіх відомих рас стеблової іржі був ген *Sr31*, що знаходиться на житній 1BL/1RS транслокації (транслокація короткого плеча хромосоми 1R жита на довге плече хромосоми 1В пшениці). Ця транслокація походить від жита *Petkus* (2x) і є найбільш поширеною інтрогресією серед комерційних сортів пшениці у світі [6]. Першими широко відомими сортами з 1BL/1RS транслокацією були краснодарські сорти озимої м'якої пшениці Аврора і Кавказ. Ця транслокація була надзвичайно поширена серед ліній, створених в CIMMIT (International Maize and Wheat Improvement Center), на одному з етапів частота ліній з 1BL/1RS досягала 70%, проте пізніше зменшилась до 30% [3]. Житня 1BL/1RS транслокація з високою частотою зустрічається серед озимих сортів Центрального Лісостепу України (селекції Миронівського Інституту пшениці ім. В.М. Ремесла УААН, Інституту фізіології рослин і генетики НАНУ), причому частка таких сортів в останні 15 років зростає і становить 44% [7].

В 1999 році в Уганді вперше ідентифіковано расу стеблової іржі, вірулентну до гена *Sr31*, розташованого на житній 1BL/1RS транслокації [8]. Цю расу було названо Ug99 за місцем та роком виявлення, а потім позначено TTKS за американською номенклатурою [9]. Слід зазначити, що раса Ug99 вірулентна не тільки до гена стійкості *Sr31*, а також до більшості *Sr* генів пшеничного походження та гена *Sr38*, інтрогресованого від *Aegilops ventricosa*, який несуть ряд європейських, австралійських сортів пшениці та нових сортів CIMMIT [3]. Динаміка поширення раси стеблової іржі Ug99 та можливості випадкового переносу на далекі відстані свідчать про її потенційну загрозу виробництву пшениці у світі. Так, расу Ug99, вперше ідентифіковану в 1999 р. в Уганді, в 2001 р. ви-

явлено в Східній Кенії, в 2003 р. — в Ефіопії, в 2006 р. — у Східному Судані і Західному Ємені, в 2007 р. — в Ірані [10]. В 2008 р. в кенійській популяції збудника стеблової іржі пшениці ідентифіковано варіант раси ТТКС, що поєднує вірулентність до *Sr31* з вірулентністю до гена *Sr24* (перенесеного від *Thinopyrum elongatum*). Цю расу позначено ТТКСТ, а расу з вірулентністю до *Sr31* та авірулентну до *Sr24* (власне Ug99) — ТТКСК [11]. В 2009 р ідентифіковано біотип Ug99, що поєднує вірулентності до генів *Sr31* та *Sr36* (інтрогресованого від *Triticum timopheevi*); цей біотип названо ТТТСК [12]. Таким чином, спостерігається небезпечна тенденція утворення високовірулентних рас стеблової іржі, споріднених з Ug99, а кількість ефективних генів стійкості проти цієї раси зменшується. На даний час ефективними генами стійкості проти раси Ug99 (ТТКСК) та її споріднених варіантів (ТТКСТ, ТТТСК) у м'якої пшениці є *Sr28*, *Sr29*, *SrTmp* (власне «пшеничні» (*T. aestivum*) *Sr* гени), *Sr2*, *Sr13*, *Sr14* (від *T. turgidum*), *Sr22*, *Sr35* (від *T. monococcum*), *Sr37* (від *T. timopheevi*), *Sr32*, *Sr39* (від *Ae. speltooides*), *Sr33*, *Sr45* (від *Ae. tauschii*), *Sr40* (від *T. araraticum*), *Sr25*, *Sr26*, *Sr43* (від *Th. elongatum*), *Sr44* (від *Th. intermedium*), *Sr27*, *Sr1A.1R* (від жита *S. cereale*) [3, 10—12]. Рівень стійкості проти Ug99, який забезпечують деякі з цих генів (*Sr29*, *Sr2*, *Sr13*, *Sr33*), не завжди є достатнім у польових умовах [3].

Випробування сортів пшениці на стійкість щодо Ug99 в польових умовах ведуться в Кенії (Njoro), причому оцінка озимих сортів ускладнюється необхідністю штучної яровізації; крім того, роботи з расою Ug99 в умовах теплиці є обмеженими через небезпеку поширення раси і на даний час зосереджені лише в двох лабораторіях: у США (USDA-ARS Cereal Disease Laboratory) та в Канаді (Agriculture and Agri-Food Canada, Вініпер). Тому важливе значення має ідентифікація сортів та ліній, що несуть ефективні гени стійкості проти раси стеблової іржі Ug99 за допомогою молекулярно-генетичних маркерів. Такі дослідження виконуються, зокрема, в США, де здійснено широкомасштабний моніторинг присутності генів стійкості проти стеблової іржі *Sr24*, *Sr36*, *Sr1RSAmigo* [13]. Слід зазначити, що серед цих трьох генів, лише *Sr1RSAmigo* є ефективним одночасно щодо трьох відомих споріднених варіантів раси Ug99, тому ідентифікація матеріалу з його присутністю є актуальною. Ген стійкості проти стеблової іржі *Sr1A.1R* знаходиться на 1AL/1RS транслокації, яка вперше з'явилася в американського сорту пшениці Amigo від аргентинського сорту жита (*Secale cereale* L.) Insave [6]. В літературі цей ген стійкості також позначають *Sr1RSAmigo* [13]. **Метою** нашого дослідження є генотипування сортів української селекції на присутність гена стійкості *Sr1RSAmigo* за допомогою біохімічних маркерів. Такі сорти є потенційно стійкими щодо дії раси Ug99 та її споріднених варіантів.

Матеріали й методи. Матеріалом дослідження були 220 сортів озимої м'якої пшениці (119 сортів Селекційно-генетичного інституту (СГІ, м. Одеса), 91 сорт зони Центрального Лісостепу — селекції Миронівсько-

го інституту пшениці ім. В.М. Ремесла УААН (МІП), Інституту фізіології рослин і генетики НАНУ (ІФРІГ, Київ), включаючи сорти, створені спільно МІП з ІФРІГ, 8 сортів Білоцерківської селекційної станції Інституту цукрових буряків УААН (БЦСС), а також 12 сортів ярої м'якої пшениці української селекції. Електрофорез гліадинів 10—20 окремих зернівок кожного сорту здійснювали в кислому середовищі в 10% поліакриламідному гелі [14].

Результати і обговорення. Житня 1AL/1RS транслокація (транслокація короткого плеча хромосоми 1R жита на довге плече хромосоми 1A пшениці) є другою за розповсюдженістю інтрогресією серед комерційних сортів пшениці вслід за 1BL/1RS транслокацією [6]. Транслокація 1AL/1RS у більшості сортів походить від сорту Amigo, створеного в США в 1976 році. Фрагмент житньої хромосоми 1R в Amigo перенесено від аргентинського сорту жита (*Secale cereale* L.) Insave через сорт октоплоїдного тритикале Gaucho (сорт м'якої пшениці Chinese Spring, Китай / жито Insave) [6]. Крім гена стійкості проти стеблової іржі *Sr1RS^{Amigo}*, 1AL/1RS транслокація несе ген стійкості щодо біотипів попелиці *Schizaphis graminum* В і С *Gb2*, кліща *Aceria tosicheilla* (Keifer) *Cm3*, ген стійкості проти борошнистої роси *Pm17* [5].

Для ідентифікації житніх 1BL/1RS і 1AL/1RS транслокацій запропоновано цілий спектр методів — біохімічні, цитологічні, за допомогою ДНК-маркерів. Найбільш простим і зручним методом є електрофорез спирторозчинних запасних білків зерна в кислому середовищі [15]. Відомо, що на коротких плечах хромосом першої гомеологічної групи м'якої пшениці знаходяться поліморфні локуси, що кодують спирторозчинні білки — гліадини [15]. На короткому плечі житньої 1R хромосоми знаходиться кластер генів, що кодують проламіни жита — секаліни [15]. Маркером 1AL/1RS транслокації є присутність на електрофореграмі спирторозчинних білків зернівки характерного блоку компонентів, що був позначений нами *Gli-A1w* [7] (Gld 1A17 за номенклатурою Собко і Поперелі [16]). Спектр секалінів 1AL/1RS транслокації відрізняється від спектра компонентів, що кодуються генами на 1BL/1RS транслокації. Присутність даної транслокації свідчить про наявність гена стійкості проти стеблової іржі *Sr1RS^{Amigo}* [5].

Алель *Gli-A1w*, що є біохімічним маркером 1AL/1RS транслокації, нами ідентифіковано у таких сортів озимої м'якої пшениці української селекції: Експромт (селекції МІП); Колумбія, Золотоколоса, Смуглянка, Веснянка, Монолог (МІП і ІФРІГ), Добірна, Славна, Сміла, Унікум (ІФРІГ), Раставиця (БЦСС), Княгиня Ольга (СГІ) і в одного ярого сорту — Етюд (МІП). Спектр гліадинів сорту Княгиня Ольга та компонентів, що кодуються алелем *Gli-A1w* (Gld 1A17), показано на рис. 1.

Якщо серед сортів озимої пшениці Центрального Лісостепу ідентифіковано 11 сортів з житньою 1AL/1RS транслокацією, то серед сортів зони Степу виявлено лише один такий сорт (Княгиня Ольга). Частка озимих сортів з 1AL/1RS транслокацією серед загальної проаналізованої

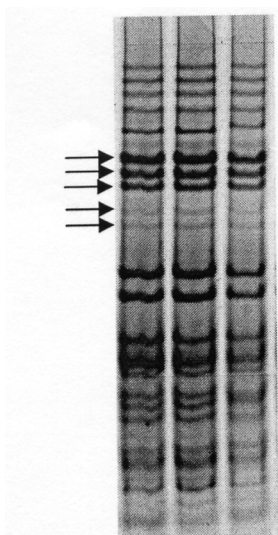


Рис. 1. Електрофореграма гліадинів сорту озимої м'якої пшениці Княгиня Ольга. Стрілками позначено компоненти ліабеля *G 1A17* (Gld 1A17) — маркера житньої 1AL/1RS транслокації

вибірки сортів української селекції (за весь час селекції) становить 5,5%. Всі українські сорти з 1AL/1RS транслокацією є сортами, створеними в останні 15 років (більшість — сорти останнього десятиріччя). Серед проаналізованих нами 53 сортів Центрального Лісостепу України, створених після 1995 р., частка сортів з 1AL/1RS транслокацією, а, отже, з геном стійкості проти стеблової іржі *Sr1RS^{Amigo}*, становить 18%. Слід зазначити, що частота сортів з іншою житньою транслокацією 1BL/1RS — носіїв гена *Sr31*, серед сортів Центрального Лісостепу, створених в цей період, є значно вищою — 44% [7]. Вважається, що раса Ug99 становить особливу небезпеку для виробництва пшениці в регіонах, де стійкість комерційних сортів проти стеблової іржі забезпечується переважно геном *Sr31*. Однак дослідження 450 американських сортів та ліній м'якої пшениці показали, що чутливими до Ug99 виявились деякі сорти та лінії, що не мали транслокації 1BL/1RS та були стійкі проти місцевих рас стеблової іржі [17].

Випробування в умовах теплиці показали, що американські сорти та лінії, що несуть 1AL/1RS транслокацію — Amigo, AP502, Halt, Nekota, Prairie Red, TAM 107, TAM 110, TAM 200, AGS 2000, Fleming, McCormick проявили стійкість до раси Ug99 [17]. При цьому слід мати на увазі, що вірулентність до *Sr1RS^{Amigo}* може існувати в інших расах, відмінних від Ug99 (зокрема TRTT) [10]. Проте це не знижує ролі сортів з геном *Sr1RS^{Amigo}* в запобіганні загрози раси Ug99 виробництву пшениці в Україні. Українські сорти з геном *Sr1RS^{Amigo}* (Експромт, Колумбія, Золотоколоса, Смуглянка, Веснянка, Монолог, Добірна, Славна, Сміла, Унікум, Раставиця, Княгиня Ольга, Етюд) є потенційно стійкими щодо раси Ug99 та можуть бути цінним джерелом в селекції на стійкість проти раси стеблової іржі Ug99 (ТТКСК) та її варіантів (ТТКСТ, ТТТСК).

ВИСНОВКИ

Динаміка поширення раси стеблової іржі пшениці Ug99, поява сподієних рас з новими вірулентностями вказують на необхідність ідентифікації джерел стійкості та селекції пшениці на стійкість проти цієї раси для запобігання загрози продовольчій безпеці в Україні. Одним з

ефективних генів стійкості проти цієї раси стеблової іржі є ген *Sr1RS^{Amigo}*, який знаходиться на житній 1AL/1RS транслокації. Нами проаналізовано колекцію 220 сортів озимої м'якої пшениці та 12 сортів ярої м'якої пшениці української селекції з використанням спирторозчинних білків зерна як біохімічних маркерів на присутність 1AL/1RS транслокації. Транслокацію 1AL/1RS, а, отже, і присутність гена *Sr1RS^{Amigo}*, ідентифіковано у 12 озимих сортів та 1 ярого сорту, створених в останні 15 років. Дані сорти з геном *Sr1RS^{Amigo}* є потенційно стійкими щодо раси Ug99 та її варіантів і можуть бути цінним джерелом в селекції на стійкість проти цих рас.

БІБЛІОГРАФІЧНИЙ СПИСОК

1. *Довідник із захисту рослин* / [Бублик Л.І., Васечко Г.І., Васильєв В.П. та ін.]; за ред. М.П. Лісового. — К.: Урожай, 1999. — 744 с.
2. Leonard K.J. Stem rust of small grains and grasses caused by *Puccinia graminis* / K.J. Leonard, L.J Szabo // *Mol. Plant Pathology*. — 2005. — Vol. 6, N 2. — P. 99—111.
3. Current status, likely migration and strategies to mitigate the threat to wheat production from race Ug99 (TTKS) of stem rust pathogen / R.P Singh., D.P. Hodson, J. Yue et al. // *CAB reviews: Perspectives in Agriculture, Veterinary Science, Nutrition and Natural Resources*. — 2006. — Vol. 1, N 054. — P. 1—13.
4. *Diseases of field crops in Canada. An illustrated compendium* /Ed. J.W. Martens et al. — The Candadian Phytopathological Society, 1994. — 160 p.
5. *Mac Gene, Gene Symbols, Gene Classes and References*. 2005. — <http://shigen.lab.nig.ac.jp/wheat/komugi/genes/macgene/2005/GeneSymbol.pdf> <http://shigen.lab.nig.ac.jp/wheat/komugi/genes/macgene/2005/GeneClasses.pdf> <http://shigen.lab.nig.ac.jp/wheat/komugi/genes/macgene/2005/References.pdf>
6. Rabinovich S.V. Importance of wheat-rye translocations for breeding modern cultivars of *Triticum aestivum* L. / Rabinovich S.V. // *Euphytica*. — 1998. — Vol. 100. — P. 323—340.
7. Variation at storage protein loci in winter common wheat cultivars of the Central Forest-Steppe of Ukraine / N.A. Kozub, I.A. Sozinov, T.A. Sobko et al.// *Цитология и генетика*. — 2009. — Т. 43, № 1. — С. 69—77.
8. Pretorius Z.A. Detection of virulence to wheat stem rust resistance gene *Sr31* in *Puccinia graminis* f. sp. *tritici* in Uganda / Z.A. Pretorius // *Plant Disease*. — 2000. — Vol. 84, N 2.— P. 203.
9. The spread of stem rust caused by *Puccinia graminis* f. sp. *tritici*, with virulence on *Sr31* in wheat in Eastern Africa / R. Wanyera, M.G. Kinuya, Y. Jin, R.P. Singh // *Plant Disease*. — 2006. — Vol. 90. — P. 113.
10. Global status of Ug99 spread and efforts to mitigate the threat / R.P. Singh, D.P. Hodson, J.Huerto-Espino et al. //International Conference on Wheat Stem Rust Ug99 — a Threat to Food Security, 6—8 November 2008: executive summaries of invited lectures. — New Dehli, India. — P. 1—8.
11. Detection of virulence to resistance gene *Sr24* within race TTKS of

Puccinia graminis f. sp. *tritici* / Y. Jin, L. Szabo, Z.A. Pretorius et al. // Plant Disease. — 2008. — Vol. 92, N 6. — P. 923–926.

12. Detection of virulence to resistance gene *Sr36* within the TTKS race lineage of *Puccinia graminis* f. sp. *tritici* / Y. Jin, L. Szabo, M.N. Rouse et al. // Plant Disease. — 2009. — Vol. 93, N 4. — P. 367–370.

13. Genotyping of U.S. wheat germplasm for presence of stem rust resistance genes *Sr24*, *Sr36*, and *Sr1RS^{Amigo}* / E.L. Olson, G. Brown-Guedira, D.S. Marshal et al. // Crop Science. — 2010. — Vol. 50. — P. 668–675.

14. Козуб Н.А. Особенность расщепления по аллелям глиадинкодирующего локуса *Gli-B1* у гибридов озимой мягкой пшеницы / Н.А. Козуб, И.А. Созинов // Цитология и генетика. — 2000. — Т. 34, № 2. — С. 69–76.

15. Созинов А.А. Полиморфизм белков и его значение в генетике и селекции / А.А. Созинов. — М.: Наука, 1985. — 272 с.

16. Собко Т.О. Частота, з якою зустрічаються алелі гліадинкодуєчих локусів у сортів м'якої озимі пшениці / Т.О. Собко, Ф.О. Попереля // Вісник сільськогосподарської науки. — 1986. — № 5. — С. 84–87.

17. Jin Y. Resistance of U.S. wheat to recent eastern isolates of *Puccinia graminis* f. sp. *tritici* with virulence to resistance gene *Sr31* / Y. Jin, R.P. Singh // Plant Disease. — 2006. — Vol. 90, N 4. — P. 467–480.

**Н.А. Козуб, И.А. Созинов, Г.Я. Бидный, Н.А. Демьянова, А.А. Созинов.
Идентификация сортов мягкой пшеницы, потенциально устойчивых
к расе стеблевой ржавчины Ug99, с помощью
биохимических маркеров**

Одним из эффективных генов устойчивости к расе стеблевой ржавчины пшеницы Ug99 является ген *Sr1RS^{Amigo}*, который находится на ржаной *IAL/IRS* транслокации. Проанализирована коллекция 220 сортов озимой мягкой пшеницы и 12 сортов яровой мягкой пшеницы украинской селекции на присутствие *IAL/IRS* транслокации с использованием спирторастворимых белков зерна как биохимических маркеров. Транслокация *IAL/IRS* (следовательно, и присутствие гена *Sr1RS^{Amigo}*) идентифицирована у 12 озимых сортов и 1 ярового сорта, созданных в последние 15 лет. Данные сорта с геном *Sr1RS^{Amigo}* являются потенциально устойчивыми к расе Ug99 и могут служить ценным источником в селекции на устойчивость к расе стеблевой ржавчины Ug99.

**N.O. Kozub, G.Ya. Bidnyk, N.O. Demyanova, I.O. Sozinov, O.O. Sozinov.
Identification of common wheat varieties that are potentially resistant to stem
rust race Ug99 using biochemical markers**

The gene *Sr1RS^{Amigo}* located on the rye *IAL/IRS* translocation is one of the effective genes for resistance to stem rust race Ug99. A collection of 220 winter common wheat varieties and 12 spring common wheat varieties of Ukrainian

breeding were assessed for the presence of the 1AL/1RS translocation using alcohol-soluble proteins of grain as biochemical markers. The 1AL/1RS translocation (and thus the presence of the gene *Sr1RS^{Amigo}*) was identified in 12 winter varieties and 1 spring variety developed in the last 15 years. These varieties with the gene *Sr1RS^{Amigo}* are potentially resistant to race Ug99 and could serve as valuable sources in breeding for resistance to stem rust race Ug99.

**Захист і карантин рослин. 2010. Вип. 56.
УДК 632: 633.16**

Г.О. КОСИЛОВИЧ, кандидат біологічних наук, доцент
Львівський національний аграрний університет;

Ю.М. КОНОНЕНКО, кандидат біологічних наук, старший науковий
співробітник
Інститут захисту рослин УААН

ПОРІВНЯЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА ГЕНЕТИЧНОЇ СТРУКТУРИ ПОПУЛЯЦІЙ ЗБУДНИКА БОРОШНИСТОЇ РОСИ ЯЧМЕНЮ В ЛІСОСТЕПУ УКРАЇНИ

В умовах Західного, Центрального та Північного Лісостепу України проведено порівняльний аналіз вірулентності популяцій збудника борошністої роси ярого ячменю. Встановлено частоту вірулентності для головних специфічних генів стійкості. Виявлені зміни в структурі популяції патогена свідчать про високу внутрішньовидову мінливість збудника хвороби.

ячмінь ярий, борошніста роса, вірулентність, гени стійкості, гени вірулентності, структура популяції патогена

Борошніста роса, збудником якої є гриб *Blumeria graminis* DC Speer f. sp. *hordei* Em. Marchal, одна із найпоширеніших і найшкідливіших хвороб ячменю. Ураження нею рослин призводить до зниження врожаю та погіршення якості зерна. В Україні борошніста роса ячменю поширена в усіх зонах вирощування зернових культур, особливо — в Лісостепу [1, 2, 3, 5].

Використання у виробництві сортів, стійких проти ураження збудниками хвороб, має винятково важливе значення в інтегрованих системах захисту посівів сільськогосподарських культур з метою обмеження застосування пестицидів. Проте, стійкість сортів з часом зменшується, а згодом втрачається зовсім. Причиною цього є властива патогенним мікроорганізм-