

УДК 575.1: 633.11

М. КОЙШЫБАЕВ¹, А. Б. ЖАНАРБЕКОВА¹, А. М. КОХМЕТОВА², Ш. С. РСАЛИЕВ³

ГЕНЕТИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ УСТОЙЧИВОСТИ ПШЕНИЦЫ К БУРОЙ РЖАВЧИНЕ

(¹Казахский НИИ защиты и карантина растений «КазАгроИнновации» МСХ РК, Алматинская обл.,

²Институт биологии и биотехнологии растений КН МОН РК, г. Алматы;

³Институт проблем биологической безопасности КН МОН РК, Жамбылская обл.)

Проведено генетическое изучение устойчивости пшеницы к бурой ржавчине с целью определения характера наследования ювенильной и возрастной устойчивости в гибридных популяциях пшеницы. Установлено, что характер наследования признака ювенильной устойчивости к этой болезни зависит от родительских компонентов, вовлеченных в гибридизацию. Показано, что признак устойчивости к бурой ржавчине у сортов озимой пшеницы Прогресс и Адир контролируется рецессивными генами, которые взаимодействуют дупликатно. Выделенные линии пшеницы будут использоваться в качестве новых источников устойчивости к патогену.

Климатические условия Северного Казахстана благоприятны для получения высококачественного зерна яровой пшеницы, которое имеет спрос в странах СНГ и дальнего зарубежья. В структуре посевов зерновых культур она занимает 80–90% площадей. Однако средняя урожайность этой культуры не превышает 1,5–1,6 т/га при потенциальной продуктивности новых сортов до 4–5 т/га. Одной из причин являются болезни, заметно снижающие урожайность этой ценной продовольственной культуры. Из патогенов, распространяющихся воздушно-капельным путем, наиболее вредоносными на яровой пшенице являются бурая или листовая (*Puccinia recondita Desm.*), стеблевая (*Puccinia graminis f.sp. tritici*) ржавчины и 2 вида септориоза - (*Stagonospora nodorum Berk.*, *Septoria tritici*) и желтая пятнистость (*Drechslera tritici-repentis*).

В период 2000–2009 гг. эпифитотийное развитие бурой ржавчины на яровой пшенице в северном регионе Казахстана происходило 4 раза (2000, 2002, 2005, 2007 гг.). В зависимости от продолжительности развития патогена и сортовых ее особенностей, потери урожая варьировали от 10–12 до 20–25%. Большинство коммерческих и перспективных сортов яровой пшеницы является неустойчивым к этой болезни [1, 2].

Успех в селекции зерновых культур на устойчивость к болезням во многом зависит от доноров, вовлекаемых в гибридизацию. В исследованиях Казахского НИИ земледелия и растениеводства и НИИ проблем биологической безопасности основное внимание уделялось поиску источников и доноров устойчивости озимой пшеницы к ржав-

чине и твердой головне. В период 1981–2006 гг. из коллекции ВИР выделено 54 образца, обладающих полевой устойчивостью к различным видам ржавчины. В период 2004–2008 гг. из 110 сортов и линий яровой пшеницы отобрано 10 высокопродуктивных линий, резистентных или слабовосприимчивых к листовой ржавчине. Линии сорта Ырым и отобранные из питомника SPINMAW, показали среднюю комплексную устойчивость к трем видам ржавчины [3, 4]. Определенные успехи по улучшению устойчивости яровой пшеницы к бурой ржавчине достигнуты по программе челночной селекции (КПЧС) между Мексикой и Казахстаном, проводимой СИММИТ (Международный центр по улучшению кукурузы и пшеницы), где в гибридизацию вовлекалось большое количество генетически разнообразного материала. В 2005 г. на фоне эпифитотийного развития бурой ржавчины в северном регионе из материала КПЧС-2 выделено 57 линий, обладающих устойчивостью или толерантностью к бурой ржавчине и имеющих высокую массу 1000 зерен. В 2009 г. на Карабалыкской СХОС из гибридных популяций 5-го КПЧС отобрано 59 линий для посева в питомнике конкурсного сортоиспытания [5, 6].

В настоящее время известно 66 LR-генов и их аллелей к бурой ржавчине (*Lr*), и еще 25 находятся в стадии изучения (Чесноков, 2007). Наряду с мягкой и твердой пшеницей, источниками генов устойчивости являются *Triticum tauchi*, *T. speltoides* и дикорастущие злаки: *Agropyron elongatum*, *A. intermedium* и другие [7]. Эффективными для селекции пшеницы на устойчивость

к бурой ржавчине в США являются гены *Lr21*, *Lr37*, *Lr39*, *Lr40*, *Lr47*, *Lrt* (*Tr. Timophevii*) [8]. Показано, что *Lr*-гены не только защищают растения яровой пшеницы от листовой ржавчины, но влияют на качество зерна. При отсутствии эпидемии болезни наличие генов *Lr14*, *Lr23*, *Lr29* способствует накоплению в зерне клейковины [9]. Во всех регионах России для защиты пшеницы от бурой ржавчины наиболее эффективными являются гены *Lr9*, *Lr19* и *Lr24* [7]. В Украине в результате возникновения в популяции патогена вирулентных клонов в последние годы эффективность гена *Lr23*, широко использовавшегося ранее в качестве донора устойчивости, заметно снижается.

Популяция *Puccinia recondita* Европейской части бывшего Советского Союза, Северного Казахстана и Западной Сибири составляет один эпидемиологический район и связана между собой в средней и сильной степени. Вероятно, воздушными потоками урединиоспоры бурой ржавчины из Северного Кавказа переносятся в Нижнее Поволжье, далее в западный и северо-западный Казахстан, а из Западной Сибири – в Северо-Казахстанскую и Павлодарскую области. Имеется большое сходство северо-казахстанской и западно-сибирской популяции *Puccinia recondita* [10]. В Омской области патоген авирулентен к линиям *Lr9*, *Lr25*, *Lr28*, *Lr36* и комплексу *Lr10 + Lr27 + Lr31*, и проявляет слабую вирулентность к линиям с генами *Lr19*, *Lr24* и *Lr37* генами [11]. Близость Краснодарского края к ареалам закавказской и причерноморской популяций *P. recondita* способствует расообразовательному процессу и возникновению новых вирулентных клонов патогена. В последние 30 лет произошло 4 глобальных изменений в его структуре. В настоящее время краснодарская популяция гриба представлена 38 *Lr*-генами с различной степенью вирулентности. Возбудителем преодолена устойчивость *Lr18*, *Lr23* и *Lr10 + Lr23* генов [12].

Многолетние исследования Казахского НИИ защиты и карантина растений показали, что для селекции яровой мягкой пшеницы на устойчивость к бурой ржавчине во многих зонах Казахстана высокоэффективными являются гены *Lr9*, *Lr12*, *Lr23*, *Lr35*, *Lr36*. В селекции также могут быть использованы линии пшеницы, являющиеся носителями генов *Lr13*, *Lr14B*, *Lr17*, *Lr18*,

Lr19, *Lr23*, *Lr24*, *Lr30*, *Lr32*, *Lr33*, *Lr34* и *Lr37*. Во всех регионах высокой резистентностью к патотипам возбудителя выделяется сорт *Gatcher*, содержащий комплекс генов *Lr10 + Lr 27 + Lr31*, а также сорта с 2–4 генами замедленного развития ржавчины (slow rusting genes). На искусственном инфекционном фоне групповую устойчивость к 3 видам ржавчины показали АНК-39С и АНК-39С, высокую устойчивость к бурой ржавчине – 8 линий, многие из них выделялись также по комплексу признаков продуктивности [13, 14].

В связи с вышеизложенным перед нами ставилась задача изучить ювенильную и возрастную устойчивость к бурой ржавчине гибридов пшеницы, созданных в Казахском НИИ защиты растений. Интерес представлял также генетическое изучение гибридов *F₂* от скрещивания коммерческих сортов озимой пшеницы с носителями комплекса APR-генов *Lr34/Yr18*, полученных в Институте биологии и биотехнологии растений.

Материалы и методы исследования

В качестве материнских форм были использованы местные сорта: Казахстанская раннеспелая, Астана, Целинная Юбилейная, Целинная 3С, Целинная 26, Шортандинская, Дауыл, Акмола 2, Скала и Казахстанская 15. Отцовскими формами служили образцы из международных питомников СИММИТ, ПОЯМП, ПМПЛА и SEPTMON, а также изогенные линии сорта Новосибирская 67 (АНК-2А, АНК-2Е, АНК-2В АНК-2F, АНК-29, АНК-37А, АНК-39 Е, АНК-39 Д) и Tathcher с *Lr* генами (*Lr9*, *Lr23*, *Lr24*, *Lr34*). Растения гибридных популяций *F₂* и *F₄* выращивали на подоконниках в вазонах при комнатной температуре. В фазу 2 листьев проводили заражение всходов суспензией северо-казахстанской и костанайской популяциями урединиоспор, собранных с восприимчивых сортов пшеницы. Инокулированные растения выдерживали при температуре (19–22 °C) в течение 16 часов в теплице Флора. После этого экспонировали их при естественном освещении 7–10 суток при комнатной температуре. Затем определяли реакцию (R – высокая устойчивость, MR – устойчивость, MS – средняя восприимчивость и S – высокая восприимчивость) гибридных растений к бурой ржавчине и степень пораженности листьев по видоизмененной шкале Гоббса [15]. При оценке устойчивости гибридов

к листовой ржавчине бензимидазольным методом на срезанных отрезках листьев руководствовались методическими указаниями ВИР имени Н. И. Вавилова [16]. Генетический анализ расщепления проводили по методике [17]. Оценку гибридных популяций пшеницы на ювенильную устойчивость также проводили в теплице НИИПББ при искусственном заражении бурой ржавчиной.

Результаты и их обсуждение

Скрининг на искусственном инфекционном фоне в теплице гибридных популяций пшеницы на ювенильную устойчивость к бурой ржавчине показал, что ни в одной комбинации скрещивания не наблюдается полного доминирования этого признака. Расщепление признака устойчивости

и восприимчивости к болезни происходило примерно в соотношениях: 6:1, 3:1, 2:1, 1:1, 1:3, 1:2 и 1:6. Количество устойчивых к бурой ржавчине растений в F_2 было больше (до 60-75%) в комбинациях скрещивания: 1/02 x АНК-4, 8/02 x АНК2А, 20/02 x АНК-37В, Акмола 3 x АНК 39 Д, 23/02 x Lr 9, а в F_4 – Целинная 3С x ПОЯМП 10, Целинная 60 x ПОЯМП 10, Уралочка x 100/3, Лютесценс 3 x 105/2. В комбинациях скрещивания 6/02 x АНК-2В, 8/02 x АНК-2А, 21/02 x АНК39Е, 60/01х Казахстанская 19, Целинная 69 x 98/5, Целинная Юбилейная x Эритроспермум 35 расщепление по признаку устойчивости происходило в соотношении 1:1. В то же время в комбинациях Шортандинская 125 x 140/c2, Эритроспермум 35 x 111/4, Акмола 2 x ПОЯМП 4 (F_4), 24/02 x АНК 2В (F_5) все линии были восприимчивы к бурой ржавчине (табл. 1).

Таблица 1. Ювенильная устойчивость гибридных линий яровой пшеницы к бурой ржавчине, теплица НИИПББ, 2007 г.

Гибрид	Анализировано линий	Количество устойчивых растений, %				
		71–80	51–70	21–50	11–20	до 10
F_2	54	3/5,6	21/38,9	16/29,6	11/20,4	3/5,6
F_4	42	1/2,4	12/28,6	13/30,9	11/26,2	5/11,9
F_5	19	2/10,5	4 /21,0	6 / 31,6	4/21,0	3/15,8
Всего	115	6/5,2	37/32,2	35/30,4	26/22,6	11/9,6
Стандарт	1	–	–	–	–	1

Многолетние исследования в северном регионе республики показали, что изогенные линии Новосибирской 67 и изогенная линия Lr34 обладают высокой резистентностью к местной популяции *Russinia recondita*. В связи с этим гибриды F_2 , созданные в 2002 г., дополнительно скрещивались с такими носителями генов устойчивости, как Lr9, Lr23, Lr34, АНК37А, АНК39 Д, АНК40. Более детально анализировали гибридные комбинации, где в качестве отцовских форм были использованы эти линии. Установлено, что устойчивые к бурой ржавчине гибриды с реакцией R и MR получены в комбинациях скрещивания 4/02 x Lr34, 8/02 x АНК-40, а также Уралочка x 54 c/2, Шортандинская 125 x ПОЯМП-5, Дауыл x АНК-37А. Гибриды 1/01x Lr24, 4/02 x Lr23, Скала x 103/1, Акмола 2 x ПОЯМП-4, Целинная Юбилейная x ПОЯМП-11 характеризовались промежуточным типом устойчивости. На этих линиях происходило замедленное развитие бурой ржавчины или slow rusting, что является наиболее

ценным признаком, свидетельствующем о полигенном типе наследования (табл. 2).

В лабораторных условиях были продолжены опыты для определения характера наследования признака устойчивости в гибридных популяциях F_2 и F_4 . Из 27 линий F_2 высокой устойчивостью к бурой ржавчине характеризовалось 5, слабой восприимчивостью – 12, а из 14 линий F_4 – 3 и 9, соответственно.

Важным условием для успешного выведения устойчивых сортов является изучение наследования устойчивости к бурой ржавчине, что позволяет выяснить механизмы и генетический контроль этого признака. Для решения этих вопросов проведен генетический анализ у гибридов в комбинациях скрещивания, в которых материнскими формами являются сорта озимой пшеницы Прогресс и Адир (тип реакции MS), а в качестве носителя комплекса APR-генов – Lr34Yr18 задействован мексиканский сорт Анза (тип реакции MR-MS) (табл. 3).

Таблица 2. Устойчивость к бурой ржавчине гибридных линий яровой мягкой пшеницы в поколениях F_2 и F_4
(лабораторный опыт, бензимидазольный метод, 2008 г.)

Гибрид	Комбинация скрещивания	Количество анализированных всходов (листьев), шт.		Реакция	С пораженностью листьев, %						
		0–5			10		20–40				
		1	2		1	2	1	2	1	2	
Гибридное поколение F_2											
6/05	1/01x Lr 24	20	27	MS/S	2	23	6	4	12	–	
11/05	4/02x Lr 34	20	29	R	7	13	7	11	6	5	
14/05	4/02x x Lr 23	20	27	MS/S	–	23	13	4	7	–	
21/05	20/02 x Lr 9	20	18	MS/S	19	17	1	1	–	–	
24/05	8/02 x АНК-40	20	22	R /MR	20	22	–	–	–	–	
32/05	Акмола 3 x АНК-39Д	20	28	MS	15	23	3	3	2	2	
37/05	Дауыл x АНК-37А	20	29	MR/ MS	16	25	4	4	–	–	
Гибридное поколение F_4											
1/03	Акмола 2 x ПОЯМП-4	20	24	MS	16	24	–	–	4	–	
28/03	Скала x 103/1	20	22	MS/S	8	20	10	2	2	–	
30/03	Уралочка x 154 с/2	20	27	R /MR	20	26	–	1	–	–	
44/03	Целинная Юбилейная x ПОЯМП-10	20	28	MS	17	25	3	3	–	–	
45/03	Шортандинская125 x ПОЯМП-5	20	29	R	16	23	4	6	–	–	
	АНК-37А	20	28	MS	2	16	2	12	16	–	
	АНК-2F	20	29	MR	20	29	–	–	–	–	
	АНК-22В	20	18	MR/ MS	17	18	3	–	–	–	
	Акмола-2 (эталон)	20	20	S	16	9	4	11	–	–	

Примечание. 1 – Оценка на отрезках листьев бензимидазольным методом. 2 – Оценка на стадии проростков.

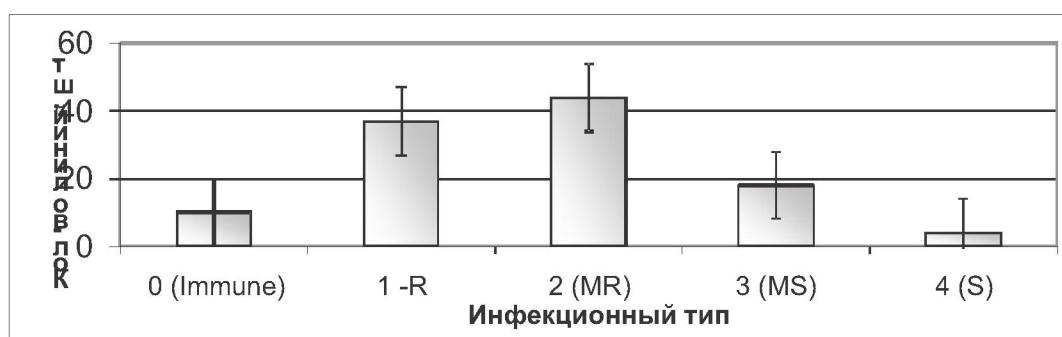
Таблица 3. Расщепление по устойчивости к бурой ржавчине в F_2 от скрещивания сортов пшеницы
с сортом Анза (носителем комплекса APR-генов *Lr34Yr18*)

Комбинация скрещивания	Соотношение R:S		ч2	P	Генетический контроль устойчивости к LR	
	фактическое	теоретически ожидаемое				
Прогресс x Анза	179:104	37:27	3,42	0,05–0,10	3 рецессивных гена, взаимодействующих дупликатно	
Адир x Анза	58:77	7:9	0,029	0,90–0,95	Неаллельное взаимодействие 2-х рецессивных генов	

В комбинации скрещивания Прогресс x Анза расщепление соответствует теоретически ожидаемому 37:27, что объясняется действием рецессивных генов, действующих дупликатно. Распределение устойчивых и восприимчивых фенотипов при скрещивании сортов Адир x Анза были близки к соотношению 7:9. Это свидетельствует о неаллельном взаимодействии двух рецессивных генов устойчивости, по которым скрещиваемые генотипы различаются между собой. Характер расщепления потомства этих гибридов в F_3 , который соответствовал 7 устойчивых : 8 восприимчивых : 1 восприимчивый, подтверждал данные расщепления в F_2 .

При изучении RILs старших поколений, в которых были задействованы носители гена *Lr34*, установлено, что характер наследования носит более сложный характер, который, по-видимому, обусловлен полигенным характером наследования у указанных сортов (рисунок).

Распределение линий RILs генерации F_5 комбинации Адир x Анза на гистограмме свидетельствует о полигенной природе наследования признака устойчивости. Умеренная устойчивость большинства линий указывает на действие комплекса APR-генов *Lr34Yr18*, которая была передана от сорта Анза. Результаты изучения RILs могут также указывать на так называемую partial



Распределение генотипов, проявляющих различный уровень устойчивости к бурой ржавчине у 113 линий RILs F5 комбинации Адир x Анза

(частичную) устойчивость, контролируемую полигенами. У ряда линий с инфекционным типом MR-MS отмечено расщепление по признаку устойчивости. Перспективными в отношении продуктивности и устойчивости к ржавчине оказались линии из гибридных популяций F5 Безостая 1 x Южная 12, F5 Киял x Анза и F5 Прогресс x Анза.

Таким образом, в результате иммунологического и генетического изучения гибридного материала в лабораторных и полевых условиях установлены генетические закономерности формирования признака устойчивости к бурой ржавчине пшеницы. Определена ювенильная устойчивость гибридных линий яровой пшеницы, созданных путем простых и насыщающих скрещиваний сортов селекции Казахстана и Западной Сибири с донорами устойчивости из США, Мексики, стран Южной Америки, а также линий сортов Tathcher и Новосибирской 67 с эффективными генами. Установлено, что характер наследования признака устойчивости к бурой ржавчине зависит от родительских компонентов, вовлеченных в гибридизацию, при этом доминирование этого признака наблюдается в насыщающих скрещиваниях. Проведено генетическое изучение гибридных популяций, в которых были вовлечены генотипы пшеницы – носители APR-генов (Adult Plant Resistance), сорта Anza, и Безостая-1. Показано, что признак устойчивости к бурой ржавчине у сортов пшеницы Прогресс и Адир контролируется рецессивными генами, которые взаимодействуют дупликатно. При изучении RILs старших поколений, в которых были задействованы носители гена Lr34, установлено, что характер наследования носит более сложный, полигенный характер. Из гибридных популяций F5 Безостая 1 x Южная 12, F5 Киял x Анза и F5 Прогресс x Анза

отобраны устойчивые к бурой ржавчине высоко-продуктивные линии. Указанные линии могут рассматриваться в качестве новых источников длительной устойчивости (durable resistance) с APR-генами.

ЛИТЕРАТУРА

1. Койшибаев М., Жанарбекова А.Б., Слямова Н.Д. Иммунологическая оценка яровой мягкой пшеницы к комплексу грибных болезней // Мат. межд. конф. «Развитие ключевых направлений сельскохозяйственной науки в Казахстане: селекция, биотехнология, генетические ресурсы». Астана, 2004. С. 148-154.
2. Койшибаев М., Пономарева Л.А. Вредоносность болезней яровой пшеницы с воздушно-капельной инфекцией // Вестник сельскохозяйственной науки. 2008. № 8. С. 15-19.
3. Уразалиев Р.А., Жангазиев А.С., Сарбаев А.Т., Рсалиев Ш.С. Роль источников и доноров в селекции сортов пшеницы на устойчивость к основным болезням // Научное обеспечение конкурентоспособной продукции сельского хозяйства. Научный, 2009. С. 36-40.
4. Баймагамбетова К.К., Сарбаев А.Т., Рсалиев Ш.С. Результаты селекционно-иммунологических исследований яровой мягкой пшеницы в КазНИИЗР. Научное обеспечение конкурентоспособной продукции сельского хозяйства. Научный, 2009. С. 67-72.
5. Койшибаев М., Моргунов А.И. Источники и эффективные гены для селекции яровой пшеницы на устойчивость к бурой ржавчине и септориозу // Фитосанитарное оздоровление экосистем. Мат. 2-го Всероссийского съезда по защите растений. СПб., 2005. С. 474-476.
6. Чудинов В.А., Бердагулов М.А., Штигун С.И. и др. Результаты и перспективы чешуйочной селекции яровой пшеницы на Карабалыкской СХОС. Научное обеспечение конкурентоспособной продукции сельского хозяйства. Научный, 2009. С. 226-230.
7. Михайлова Л.А., Гультяева Е.И., Мироненко Н.В. Методы исследования генетического разнообразия популяций возбудителя бурой ржавчины пшеницы *Russinia recondita* Rob. ex Desm. f.sp. *tritici*. СПб., 2003. 24 с.
8. Кембелл К.Г. Современные тенденции производства пшеницы в Соединенных Штатах // Вестник региональной сети по внедрению сортов пшеницы и семеноводству. 2003. № 3. С. 61-72.

9. Крупнов В.А., Воронина С.А. и др. Эффекты локусов у яровой мягкой пшеницы в Поволжье // Эволюция научных технологий в растениеводстве. Т. 1. Пшеница. Краснодар, 2004. С. 346-352.

10. Одинцова И.Г., Шеломова Л.Ф., Аманов А.А., Пеутина Х.О. Связь между популяциями возбудителя бурой ржавчины пшеницы на территории СССР и ее значение для селекции // Защита растений. 1989. № 3. С. 13-18.

11. Белан И.А., Россева Л.П., Зыкин В.А., Блохина Н.П. Эволюция селекции яровой пшеницы в Сиб. НИИСХ: урожайность и адаптивность // Агромеридиан. 2008. № 3. С. 18-23.

12. Алфимов В.А., Беспалова Л.А., Худокормова Ж.Н. Селекция сортов озимой пшеницы на устойчивость к бурой ржавчине в условиях Краснодарского края. Эволюция научных технологий в растениеводстве. Краснодар, 2004. С. 352-363.

13. Morgounov A., Rosseva L., Koyshibayev M. Leaf rust Wheat in Northern Kazakhstan and Siberia incidence virulence and breeding for resistance // Australian Journal of Agricultural Research. 2007. № 56. Р. 847-853.

14. Бабкенова С.А. Иммунологическая оценка яровой пшеницы и создание исходного материала на устойчивость к ржавчинным заболеваниям в условиях Северного Казахстана: Автореф. канд. дис. Алматыбак, 2008. 24 с.

15. Roelfs A.P., Singh R.P. Rust Diseases of Wheat: Concepts and methods of disease management. Mexico: CIMMYT, 1992. 81 p.

16. Идентификация генов устойчивости пшеницы к ржавчинным заболеваниям. Л.: ВИР, 1986. 31 с.

17. Серебровский А.С. Генетический анализ. М.: Наука, 1970. 342 с.

Резюме

Бидайдың будан популяциясының қоңыр тат ауруына түкүм қуалау ерекшеліктерін анықтау мақсатында зертхана және жылыжайда жас өскіндерді және танаптық жағдайда өсірілген ересек өсімдіктерді пайдалана отырып генетикалық талдау жүргізілді. Өскіндердің ауруға беріктік белгілерінің берілуі будандастыруға пайдаланылған ата-аналар жұбына тікелей байланысты екені анықталды. Күздік бидайдың Прогресс және Адыр сорттарының қоңыр тат ауруына тәзімділік белгілері дупликатты әсерлесетін рецессивті гендермен бақыланатындығы белгілі болды. Иріктеліп алғынған бидай линиялары қоңыр тат ауруына берік бастапқы материал ретінде жана сорттар шығару үшін пайдалануға ұсынылады.

Summary

A genetic study of wheat resistance to leaf rust was done in order clarify the nature of inheritance of the seedling and adult plant resistance in wheat hybrid populations. It was established that the nature of inheritance of traits of seedling resistance to leaf rust depends on the parent component involved in crosses. It is shown that the trait of resistance to leaf rust in winter wheat cultivars Progress and Adyr controlled by recessive genes, which interact duplicate. Selected lines of wheat may be treated as new sources of resistance to leaf rust.