

УДК 575.22:631.523.11:633.111.1:632.4

О. В. ГАЛАЄВ, к. б. н., пров. наук. співроб.
СГІ–НЦНС, Одеса
e-mail: galaev7@ukr.net

ЕФЕКТИВНІСТЬ РІЗНИХ ГЕНІВ СТІЙКОСТІ ДО БУРОЇ ІРЖІ ТА ЇХНІХ КОМБІНАЦІЙ У МІЖЛІНІЙНИХ ГІБРИДІВ ПШЕНИЦІ ЯРОЇ (*TRITICUM AESTIVUM* L.) В УМОВАХ ПІВДНЯ УКРАЇНИ

Ефективність генів стійкості пшениці до бурої іржі вивчали в умовах Півдня України з використанням сорту Thatcher (Tc) і його 13 майже ізогенних ліній: TcLr9, TcLr10, TcLr14a, TcLr19, TcLr20, TcLr21, TcLr22a, TcLr24, TcLr26, TcLr28, TcLr34, TcLr36, TcLr37 у період з 2013 по 2016 рр. Гени Lr9, Lr19, Lr24 були ефективними, Lr20, Lr21, Lr26, Lr28, Lr36, Lr37 – середньоефективними, Lr10, Lr14a, Lr22a, Lr22b – неефективними. Ген Lr34 є температурозалежним і ефективним лише при середньодобовій температурі повітря не вище 20 °С. Головні Lr гени в різних комбінаціях можуть як посилювати, так і пригнічувати стійкість. Застосуванням молекулярних маркерів відібрано 29 гомозиготних ізогенних ліній з різними комбінаціями двох генів стійкості до бурої іржі.

Ключові слова: пшениця яра, ізогенні лінії, бура іржа, Lr гени, молекулярні маркери.

Вступ. Бура іржа є одним з шкідливих і поширених захворювань пшениці м'якої у світі. Завдяки одночасній еволюції рослини-господаря та патогена, а також через можливе занесення інфекції з суміжних регіонів з'являються нові раси і біотиipi гриба, котрі долають стійкість пшениці до даного захворювання [1]. Звуження різноманітності сучасних сортів за генами стійкості створює сприятливі умови для виникнення епіфітотій. У зв'язку з цим виникає необхідність у постійному пошуку все нових і нових високоефективних генів у генофонді диких співродичів. Створення сортів пшениці з ефективними генами чужорідного походження у геномі — високозатратний і тривалий процес, який можна значно прискорити застосуванням молекулярних маркерів. Однак маркери до нових генів, що визначають високу стійкість, відсутні, і часто невідомо, які саме гени або їх комбінації забезпечують стійкість. Тому паралельно зі створенням вихідного матеріалу для селекції триває чимала робота з пошуку маркерів, зчеплених з важливими генами, що не сприяє прискоренню добору потрібних генотипів. Також доволі рідко вдається використати нові гени від диких видів з комерційною метою через те, що інтрогресивні ділянки хромосом, крім корисних генів, часто

містять генетичний матеріал, який може негативно впливати на прояв агрономічно цінних ознак.

Шляхами вирішення даної проблеми є пірамідування («укладання генів»): відомих ефективних головних генів, подоланих головних генів та ефективних з подоланими генами. При об'єднанні в одному генотипі подоланих головних генів прийнятний рівень стійкості досягається за рахунок залишкових ефектів на стійкість, які проявляються кожним подоланим геном і їхньою адитивною дією [2]. Використання відомих головних генів стійкості, до яких розроблені молекулярні маркери, полегшує їхнє комбінування в одному генотипі.

Незважаючи на велику кількість робіт з вивчення генетичних та молекулярно-генетичних аспектів стійкості до бурої листової іржі, досить мало досліджень стосовно прояву стійкості при взаємодії різних *Lr* генів [3–5]. На сьогодні є інформація про 87 генів стійкості та їхніх алелей [6]. За даними Л. Бабаянц та інш. [7; 8], в Україні ефективними генами є *Lr9*, *Lr19*, *Lr24*, *Lr25*, *Lr29*, *Lr37*, *Lr39*, *Lr42*, *Lr47*, *Lr1AL/1RS*, *LrAc1*, *LrAc2*, *LrTe1*, *LrTe2*, *LrAd1*, *LrAd2*. Інші гени забезпечують помірну стійкість або втратили її.

Стійкість існуючих сортів пшениці до бурої іржі — результат взаємодії багатьох *Lr* генів між собою як ефективних, так і подоланих. Припустили, що у комбінаціях ефективних генів між собою можливе зменшення рівня стійкості; у комбінаціях подоланих генів — посилення рівня стійкості, а поєднання ефективних з подоланими генами може призвести як до посилення, так і до зниження стійкості рослини. Щоб уникнути ефектів прояву інших *Lr* генів, які наявні в генетичному фоні існуючих сортів пшениці, у дослідженні використовували майже ізогенні лінії сорту Тетчер з відповідними генами стійкості до бурої іржі для отримання їхніх міжлінійних гібридів F_{1-2} .

Метою даного дослідження є вивчення ефектів головних *Lr* генів та особливостей їхньої взаємодії у міжлінійних гібридів F_{1-2} пшениці ярої в умовах Півдня України.

Матеріали і методи. Об'єктами досліджень слугували зразки пшениці ярої *Triticum aestivum* L., сорт Thatcher (Tc) з геном стійкості *Lr22b*, майже ізогенні лінії сорту Thatcher *TcLr9*, *TcLr10*, *TcLr14a*, *TcLr19*, *TcLr20*, *TcLr21*, *TcLr22a*, *TcLr24*, *TcLr26*, *TcLr28*, *TcLr34*, *TcLr36*, *TcLr37* (табл. 1) та 29 гібридних комбінацій F_{1-2} від схрещування ізогенних ліній. Сорт Тетчер та ізогенні лінії надані USDA, Germplasm Resources Information Network (<http://www.ars-grin.gov>).

ДНК виділяли з 5-денних паростків, зеленого листа або сухого зерна з застосуванням СТАВ-буфера [9]. Присутність *Lr* генів у батьківських лініях *TcLr* та гібридах F_{1-2} контролювали за молекулярно-генетичними маркерами (табл. 2). Умови ПЛР-аналізу з молекулярними маркерами до *Lr* генів наведено в роботах О. В. Галаєва та інш. [10; 11].

Таблиця 1

Рослинний матеріал дослідження

Ген	Код	Родовід	Локалізація в геномі <i>T. aestivum</i> L.
<i>Lr9</i>	GSTR 409	Thatcher*6/ <i>Aegilops umbellulata</i>	T6BS. 6BL-6U#1L
<i>Lr10</i>	GSTR 410	Thatcher*6/Lee	1AS
<i>Lr14a</i>	GSTR 414	Thatcher*6/Hope	7BL
<i>Lr19</i>	GSTR 420	Thatcher*6/ <i>Agropyron elongatum</i>	7DL = T7DS-7DL-7Ae#1L 7AL = T7AS-7AL-7Ae#1L
<i>Lr20</i>	GSTR 421	Thatcher*6/Thew	7AL
<i>Lr21</i>	GSTR 422	Thatcher*6/ <i>Aegilops tauschii</i>	1DS
<i>Lr22a</i>	GSTR 423	Thatcher*6/ <i>Aegilops tauschii</i>	2DS
<i>Lr24</i>	GSTR 425	Thatcher*6/ <i>Agropyron elongatum</i>	3DS-3DL-3Ae#1L
<i>Lr26</i>	GSTR 427	Thatcher*6/Imperial (rye)	T1BL. 1RS
<i>Lr28</i>	GSTR 428	Thatcher*6/ <i>Aegilops speltoides</i>	4AL = T4AS. 4AL-7S#2S
<i>Lr34</i>	GSTR 433	Thatcher*6/Terenzio	7DS
<i>Lr36</i>	GSTR 435	Neepawa*5/ <i>Aegilops speltoides</i>	6BS
<i>Lr37</i>	GSTR 436	Thatcher*6/ <i>Aegilops ventricosa</i>	2NS-2AS
<i>Lr22b</i>	GSTR 10202	Thatcher	2DS

Розвиток бурої іржі пшениці в польових умовах вивчали на дорослих рослинах у природному інфекційному фоні на Півдні України (м. Одеса, поля СГІ–НЦНС) у 2013, 2014, 2015 та 2016 рр. (ізогенні лінії та сорт Тетчер), у 2014 р. (гібриди F_1), у 2015 р. (гібридні популяції F_2), у 2016 р. (родини F_3). Розвиток хвороби вивчали з часу появи пустул (травень) до відмирання листя (липень). Вплив температури на дію генів стійкості досліджували в 2014 і 2015 рр. Обліки проводили в динаміці з інтервалом 7 діб. Для кожного варіанта досліду оцінювали ступінь ураження 10 рослин. Для побудови кривих з розвитку хвороби використовували середні значення за варіантами. Інтенсивність ураження визначали за інтегрованою 9-бальною шкалою оцінок стійкості зернових колосових культур збудниками іржі: 1 — дуже висока чутливість; 2 — висока чутливість; 3–4 — чутливість; 5 — помірна чутливість; 6 — помірна стійкість; 7 — стійкість; 8 — висока стійкість; 9 — дуже висока стійкість [8]. Контролем чутливості був сорт Thatcher.

Результати досліджень. Присутність *Lr* генів у батьківських лініях $TcLr$ та гібридах F_{1-2} контролювали молекулярно-генетичними маркерами (табл. 2). З наявних у науковій літературі послідовностей праймерів, рекомендованих авторами як маркери для ідентифікації *Lr* генів, відібрали ті, що відповідали двом критеріям:

1) наявність заявленого маркерного фрагмента ампліфікації, що свідчить про присутність гена (табл. 2);

2) специфічність маркера — ідентифікація *Lr* гена тільки у відповідної ізогенної лінії (табл. 3).

Таблиця 2

ПЛР-маркери, які використані для ідентифікації *Lr*-генів

Ген стійкості	Праймер	Послідовність праймера 5' — 3'	Продукт ампліфікації, п. н.	Літературні джерела
<i>Lr9</i>	SCS5F SCS5R	tgcgcccttcaaaggaag tgcgcccttctgaactgtat	550	12
<i>Lr10</i>	F1.2245 Lr10–6/r2	gaagcccttctgtcatctg ttgattcattgcagatgagatcacg	282	13
<i>Lr14a</i>	Xgwm344F Xgwm344R	caaggaaataggcgtaact attgagtctgaagtttgca	110	14
<i>Lr19</i>	Xwmc221F Xwmc221R	acgataatgcagcggggaat gctgggatcaagggatcaat	200	15
<i>Lr20</i>	C320–1 C320–2	ccggcatagatcgagaatag ccggcatagaactttaagcg	420	16
<i>Lr21</i>	Xgdm33F Xgdm33R	cgctcaaattcaaccgttctt tacgttctggtggctgctc	130	17
<i>Lr22a</i>	Xgwm296F Xgwm296R	aattcaacctaccaatctctg gcctaataaactgaaaacgag	121	18
<i>Lr24</i>	Sr24/Lr24.1 Sr24/Lr24.2	caccctgtgacatgctcgta aacaggaaatgagcaacgatgt	500	19
<i>Lr26</i>	Xscm9F Xscm9R	tgacaaccccccttccctcgt tcatcgacgctaaggaggaccc	212	20
<i>Lr28</i>	Lr 28–01 Lr 28–02	cccggcataagtctatgggt caatgaatgagatacgtgaa	400	21
<i>Lr34</i>	csLV34F csLV34R	gttggtaagactggtgatgg tgcttgctattgctgaatagt	150	22
<i>Lr36</i>	36F 36R	gctgcatgagctctgcaat tctgtgaggcattgacagaa	282	23
<i>Lr37</i>	Ventriup LN2	aggggctactgaccaaggct tgcagctacagcagtatgtaca- caaaa	259	24

Статистична обробка результатів — за загальноприйнятими методиками [25].

Оцінки стійкості сорту Тетчер (Tc) та 13 його ізогенних ліній до бурої іржі у 2013–2016 рр. були схожі у порівнянні з контролем чутливості — сорт Thatcher (табл. 4). Досліджені ізогенні лінії поділені на групи за ступенем стійкості та чутливості до збудника бурої іржі: 1) високостійкі (носії генів *Lr9*, *Lr19*, *Lr24*); 2) стійкі (носії генів *Lr26*, *Lr28*, *Lr36*, *Lr37*); 3) слабчутливі (носії генів *Lr20*, *Lr21*, *Lr34*); 4) чутливі (носії генів *Lr10*, *Lr14a*, *Lr22a*, *Lr22b*). Залежність дії генів, які не забезпечують високої стійкості в умовах Півдня України, від температури вивчали в період з початку травня (вихід у трубку) до середини червня (цвітіння) в 2014, 2015 рр.

Середньодобові значення температури в м. Одеса у роки дослідження суттєво не варіювали (рис., а). Криві розвитку бурої іржі на сорти Thatcher і його ізогенних ліній з генами стійкості в 2014 та 2015 рр. були подібні (рис., б–в). Серед вивчених ізогенних ліній тільки у лінії *TcLr34* ви-

явлено уповільнення розвитку захворювання у період, коли температура повітря не перевищувала 20 °С. При підвищенні температури ураження бурюю іржею різко збільшувалось — з 5 до 50–65 % (рис., б–в). Це свідчить про залежність дії гена *Lr34* від температури та зниження його ефективності при високій температурі, що відповідає даним літератури [26; 27]. Гени *Lr20*, *Lr21*, *Lr26*, *Lr28*, *Lr36*, *Lr37* забезпечують стійкість до іржі незалежно від умов довкілля.

Таблиця 3

Ідентифікація *Lr* генів у наборі ізогенних ліній та сорту Thatcher за молекулярними маркерами

Лінія	Гени												
	<i>Lr9</i>	<i>Lr10</i>	<i>Lr14a</i>	<i>Lr19</i>	<i>Lr20</i>	<i>Lr21</i>	<i>Lr22a</i>	<i>Lr24</i>	<i>Lr26</i>	<i>Lr28</i>	<i>Lr34</i>	<i>Lr36</i>	<i>Lr37</i>
Thatcher (<i>Lr22b</i>)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>TcLr9</i>	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>TcLr10</i>	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>TcLr14a</i>	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>TcLr19</i>	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>TcLr20</i>	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>TcLr21</i>	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>TcLr22a</i>	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>TcLr24</i>	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>TcLr26</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>TcLr28</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>TcLr34</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-
<i>NpLr36</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>TcLr37</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+

Примітка: «+» — присутність маркерного фрагмента ампліфікації, «-» — відсутність маркерного фрагмента ампліфікації.

Викликає інтерес вивчення ефектів взаємодії гена *Lr34* з іншими генами стійкості до бурюї іржі в залежності від температури. При дослідженні гібридів F_1 , одержаних від схрещування *TcLr34* x *TcLr10*, *TcLr34* x *TcLr20*, *TcLr34* x *TcLr21*, *TcLr34* x *TcLr26* та *TcLr34* x *TcLr28*, виявлено, що ген *Lr34* уповільнює ураження іржею при низьких температурах, а у випадку в комбінації з геном *Lr26* посилює стійкість у порівнянні з лінією *TcLr26* (рис., г). У міжлінійних гібридів F_1 *TcLr34* x *TcLr36* та *TcLr34* x *TcLr37* не виявлено посилення стійкості, а у гібридів F_1 *TcLr34* x *TcLr14a* спостерігалась супресія дії гена *Lr34* геном *Lr14a*. Супресуючий вплив гена *Lr14a* слід враховувати селекціонерам, оскільки цей ген поширений серед сортів української селекції [8]. Ген *Lr34* широко використовується в селекції на тривалу стійкість у присутності головних генів, а також якщо в одному генотипі об'єднують 4 або більше малих генів, як було показано в CIMMYT. Близько 55 % європейських сортів пшениці мали вікову стійкість, зумовлену кількісними генами (QTLs) і (або) *Lr34* [28].

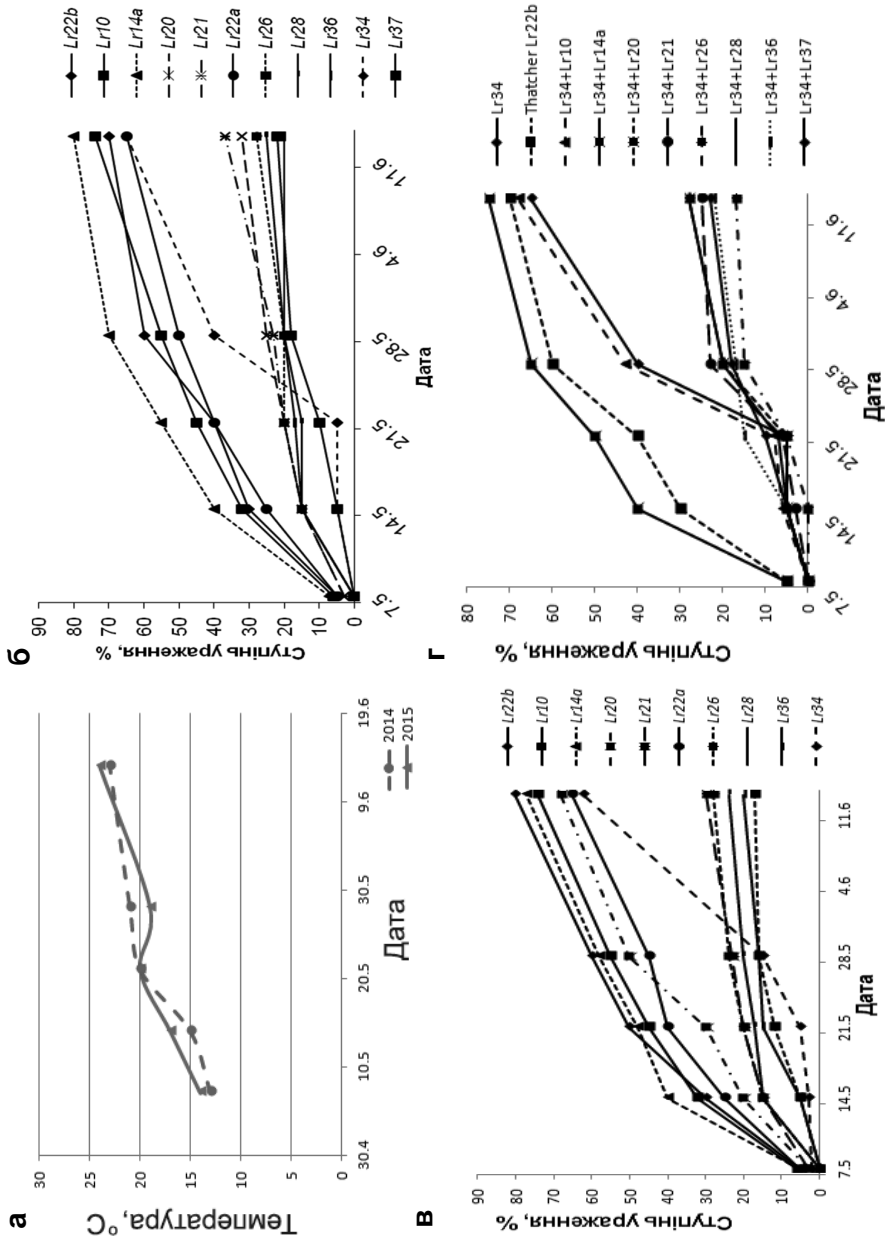


Рис. Криві з розвитку бурі іржі на сорти Thatcher і його ізогенних лініях та міжлінійних гібридах F₁ у 2014, 2015 рр.; а — середньодобова температура повітря; б — розвиток захворювання у 2014 р.; в — розвиток захворювання у 2015 р.; г — розвиток захворювання у 2014 р. на міжлінійних гібридах F₁

Результати ПЛР-аналізу гібридних популяцій F_2 за дібраними молекулярними маркерами наведено в таблиці 5. Співвідношення класів розщеплення у 24 популяцій F_2 за молекулярними маркерами відповідає очікуваному, окрім п'яти комбінацій, в яких одним із батьків була використана ізогенна лінія *TcLr26*. Це явище можна пояснити відомим фактом зниження частоти передачі через пилкові зерна транслокації 1BL/1RS [29; 30].

Таблиця 4

Стійкість ізогенних ліній на природному фоні місцевих популяцій збудника бурої іржі у різні роки, бал, по роках

Лінія	2013	2014	2015	2016
Thatcher (<i>Lr22b</i>)	2	4	3	4
<i>TcLr9</i>	8	9	9	9
<i>TcLr10</i>	2	4	4	4
<i>TcLr14a</i>	2	3	4	3
<i>TcLr19</i>	9	9	9	9
<i>TcLr20</i>	2	6	4	6
<i>TcLr21</i>	5	4	6	6
<i>TcLr22a</i>	6	4	4	4
<i>TcLr24</i>	8	8	8	9
<i>TcLr26</i>	4	6	6	6
<i>TcLr28</i>	5	6	6	7
<i>TcLr34</i>	5	4	4	5
<i>NpLr36</i>	6	6	7	7
<i>TcLr37</i>	5	6	6	6

При порівнянні даних генотипування гібридів F_{1-2} і фенотипового прояву стійкості до бурої листової іржі визначили, що головні *Lr* гени в різних комбінаціях можуть як посилювати, так і пригнічувати стійкість (табл. 5). Так, наявність генів *Lr36* та *Lr37* призводила до суттєвого зменшення стійкості рослин при їхньому комбінуванні з генами *Lr9*, *Lr19*, *Lr24*, *Lr26*. У рослин гібридів *TcLr20xTcLr10* та *TcLr20xTcLr21* також спостерігалось посилення стійкості до бурої листової іржі. Комбінації генів *Lr9*, *Lr19*, *Lr24*, *Lr26*, *Lr34* між собою не призводили до зниження стійкості, тому зазначені гени можуть бути об'єднані в генотипах за допомогою MAS-технологій для забезпечення гарантованої довготривалої стійкості. Отриману інформацію про взаємодію *Lr* генів у різних комбінаціях потрібно враховувати селекціонерам при створенні сортів з тривалою стійкістю до бурої іржі.

Унаслідок дослідження в F_2 популяціях від схрещування ліній-носіїв різних *Lr* генів за молекулярно-генетичними маркерами відібрано 29 гомозиготних ізогенних ліній з різними комбінаціями двох генів стійкості до бурої листової іржі.

Таблиця 5

Розщеплення 29 гібридних популяцій F₂ за Lr генами і за ступенем стійкості та чутливості до збудника бурого іржі

№	Гібридна ком- бінація	Кількість рослин F ₂	Розщеплення за Lr генами		Оцінка стійкості F ₂	Розщеплення за ступенем стійкості та чутли- вості		Х ²
			Фактично одержане	Теоретично очікуване		Фактично одержане, кількість рослин (бал)	Теоретично очікуване	
1	TcLr9 x TcLr19	50	30 (Lr9+Lr19) : 9 (Lr9) : 8 (Lr19) : 3 (lr9+lr19)	9 : 3 : 3 : 1	9	47 (9) : 3 (3)	15 : 1	0
2	TcLr9 x TcLr24	48	30 (Lr9+Lr24) : 8 (Lr9) : 8 (Lr24) : 2 (lr9+lr24)	9 : 3 : 3 : 1	9	46 (9) : 2 (3)	15 : 1	0,35
3	TcLr9 x TcLr26	50	20 (Lr9+Lr26) : 14 (Lr9) : 5 (Lr26) : 11 (lr9+lr26)	9 : 3 : 3 : 1	8	34 (8) : 5 (6) : 11 (3)	12 : 3 : 1	23,5
4	TcLr9 x TcLr36	50	23 (Lr9+Lr36) : 9 (Lr9) : 12 (Lr36) : 6 (lr9+lr36)	9 : 3 : 3 : 1	8	38 (6) : 9 (9) : 3 (3)	12 : 3 : 1	0
5	TcLr9 x TcLr37	50	29 (Lr9+Lr37) : 8 (Lr9) : 9 (Lr37) : 4 (lr9+lr37)	9 : 3 : 3 : 1	6	38 (6) : 8 (9) : 4 (3)	12 : 3 : 1	1,4
6	TcLr19 x TcLr24	50	29 (Lr19+Lr24) : 10 (Lr19) : 7 (Lr24) : 4 (lr19+lr24)	9 : 3 : 3 : 1	9	46 (9) : 4 (3)	15 : 1	0,3
7	TcLr19 x TcLr26	50	21 (Lr19+Lr26) : 13 (Lr19) : 6 (Lr26) : 10 (lr19+lr26)	9 : 3 : 3 : 1	8	34 (8) : 6 (6) : 10 (3)	12 : 3 : 1	17,7
8	TcLr19 x TcLr36	50	24 (Lr19+Lr36) : 9 (Lr19) : 12 (Lr36) : 5 (lr19+lr36)	9 : 3 : 3 : 1	8	38 (6) : 9 (9) : 3 (3)	12 : 3 : 1	0
9	TcLr19 x TcLr37	47	26 (Lr19+Lr37) : 9 (Lr19) : 8 (Lr37) : 4 (lr19+lr37)	9 : 3 : 3 : 1	8	35 (6) : 9 (9) : 3 (3)	12 : 3 : 1	0,03

10	TcLr20x TcLr10	50	28 (Lr20+Lr10) : 10 (Lr20) : 8 (Lr10) : 4 (Ir20+Ir10)	9 : 3 : 3 : 1	0,5	8	28 (6) : 22 (3-4)	9 : 7	0
11	TcLr20x TcLr21	50	30 (Lr20+Lr21) : 9 (Lr20) : 8 (Lr21) : 3 (Ir20+Ir21)	9 : 3 : 3 : 1	0,13	8	26 (8) : 21 (6) : 3 (3)	9 : 6 : 1	0,5
12	TcLr20x TcLr22a	50	27 (Lr20+Lr22a) : 9 (Lr20) : 10 (Lr22a) : 4 (Ir20+Ir22a)	9 : 3 : 3 : 1	0,5	4	29 (3-4) : 21 (5)	9 : 7	0
13	TcLr20x TcLr26	50	21 (Lr20+Lr26) : 12 (Lr20) : 6 (Lr26) : 11 (Ir20+Ir26)	9 : 3 : 3 : 1	25,2	4	27 (6) : 23 (3-4)	12 : 4	13,2
14	TcLr20x TcLr36	50	25 (Lr20+Lr36) : 9 (Lr20) : 9 (Lr36) : 7 (Ir20+Ir36)	9 : 3 : 3 : 1	5,9	6	27 (6) : 9 (8) : 14 (3-4)	9 : 3 : 4	0,5
15	TcLr24x TcLr21	49	27 (Lr24+Lr21) : 8 (Lr24) : 10 (Lr21) : 4 (Ir24+Ir21)	9 : 3 : 3 : 1	0,5	8	35 (8) : 10 (6) : 4 (3)	12 : 3 : 1	0,7
16	TcLr24x TcLr26	46	20 (Lr24+Lr26) : 9 (Lr24) : 6 (Lr26) : 11 (Ir24+Ir26)	9 : 3 : 3 : 1	24,3	8	29 (8) : 6 (6) : 11 (3)	12 : 3 : 1	23,0
17	TcLr24x TcLr36	50	28 (Lr24+Lr36) : 8 (Lr24) : 8 (Lr36) : 6 (Ir24+Ir36)	9 : 3 : 3 : 1	3,2	8	38 (6) : 8 (8) : 3 (3)	12 : 3 : 1	0,1
18	TcLr24x TcLr37	47	26 (Lr24+Lr37) : 9 (Lr24) : 7 (Lr37) : 5 (Ir24+Ir37)	9 : 3 : 3 : 1	1,6	6	33 (6) : 9 (8) : 5 (3)	12 : 3 : 1	2,0
19	TcLr34x TcLr9	50	28 (Lr34+Lr9) : 9 (Lr34) : 9 (Lr9) : 4 (Ir34+Ir9)	9 : 3 : 3 : 1	1,3	9	37 (9) : 13 (3-4)	12 : 4	0,1
20	TcLr34x TcLr10	50	27 (Lr34+Lr10) : 11 (Lr34) : 8 (Lr10) : 4 (Ir34+Ir10)	9 : 3 : 3 : 1	1,5	5	27 (5) : 23 (3-4)	9 : 7	0,3
21	TcLr34x TcLr14a	50	24 (Lr34+Lr14a) : 11 (Lr34) : 10 (Lr14a) : 5 (Ir34+Ir14a)	9 : 3 : 3 : 1	2,7	3	39 (3) : 11 (4)	13 : 3	0,5

Закінчення табл. 5

№	Гбридна ком- бінація	Клібікста Рослин П ^с	Розщеплення за Lr генами			Оцінка стійкості Гбридів П ^с	Розщеплення за ступенем стійкості та чутли- вості		Х ²
			Фактично одержане	Теоретично очікуване	Х ²		Фактично одержане, кількість рослин (бал)	Теоретично очікуване	
22	TcLr34 x TcLr19	50	25 (Lr34+Lr19) : 10 (Lr34) : 10 (Lr19) : 5 (lr34+lr19)	9 : 3 : 3 : 1	2,0	9	35 (9) : 15 (3-4)	12 : 4	1,0
23	TcLr34 x TcLr20	50	31 (Lr34+Lr20) : 8 (Lr34) : 9 (Lr20) : 2 (lr34+lr20)	9 : 3 : 3 : 1	0,5	5	31 (3-4) : 19 (5)	10 : 6	0,07
24	TcLr34 x TcLr21	50	28 (Lr34+Lr21) : 11 (Lr34) : 8 (Lr21) : 3 (lr34+lr21)	9 : 3 : 3 : 1	0,5	6	38 (6) : 12 (3-4)	12 : 4	0
25	TcLr34 x TcLr24	48	28 (Lr34+Lr24) : 10 (Lr34) : 8 (Lr24) : 4 (lr34+lr24)	9 : 3 : 3 : 1	1,5	8	36 (8) : 14 (3-4)	12 : 4	0,5
26	TcLr34 x TcLr26	50	22 (Lr34+Lr26) : 12 (Lr34) : 6 (Lr26) : 10 (lr34+lr26)	9 : 3 : 3 : 1	20,0	6	28 (6) : 22 (3-4)	12 : 4	11,0
27	TcLr34 x TcLr28	50	30 (Lr34+Lr28) : 9 (Lr34) : 7 (Lr28) : 4 (lr34+lr28)	9 : 3 : 3 : 1	0,8	6	37 (6) : 13 (3-4)	12 : 4	0,1
28	TcLr34 x TcLr36	50	22 (Lr34+Lr36) : 12 (Lr34) : 8 (Lr36) : 8 (lr34+lr36)	9 : 3 : 3 : 1	11,1	6	33 (6) : 17 (3-4)	12 : 4	2,7
29	TcLr34 x TcLr37	50	30 (Lr34+Lr37) : 9 (Lr34) : 8 (Lr37) : 3 (lr24+lr37)	9 : 3 : 3 : 1	0,13	6	38 (6) : 12 (3-4)	12 : 4	0

Висновки.

1. Показано, що в умовах Півдня України гени *Lr9*, *Lr19*, *Lr24* були ефективними, *Lr20*, *Lr21*, *Lr26*, *Lr28*, *Lr36*, *Lr37* — середноефективними, *Lr10*, *Lr14a*, *Lr22a*, *Lr22b* — неефективними. Ген *Lr34* є температурозалежним і ефективним, коли середньодобова температура повітря не перевищує 20 °С.

2. Головні *Lr* гени в різних комбінаціях можуть як посилювати, так і пригнічувати стійкість. Присутність генів *Lr36* та *Lr37* призводила до суттєвого зменшення стійкості рослин при їх комбінації з генами *Lr9*, *Lr19*, *Lr24*, *Lr20*. У рослин гібридів F_1 *TcLr20xTcLr10* та *TcLr20xTcLr21* спостерігалось посилення стійкості до бурої листової іржі. Присутність гена *Lr34* в комбінаціях з генами *Lr10*, *Lr20*, *Lr26*, *Lr28* підвищувала стійкість рослин при температурі 13–20 °С. У комбінації *Lr34+Lr14a* дія гена *Lr34* супресується геном *Lr14a*. Комбінації генів *Lr9*, *Lr19*, *Lr24*, *Lr26*, *Lr34* між собою не призводили до зменшення стійкості, тому зазначені гени можуть бути об'єднані в генотипах за допомогою MAS-технологій для забезпечення гарантованої довготривалої стійкості.

3. За молекулярними маркерами відібрано 29 гомозиготних ізогенних ліній з різними комбінаціями двох генів стійкості до бурої листової іржі.

СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. Kolmer J. A. Genetics of resistance to wheat leaf rust / J. A. Kolmer // Annu. Rev. Phytopathol. — 1996. — 34. — P. 435–455.
2. Волуевич Е. А. Генетические подходы в селекции мягкой пшеницы на устойчивость к бурой ржавчине / Е. А. Волуевич // Молекулярная и прикладная генетика. — 2013. — Т. 14. — С. 36–45.
3. Плотникова Л. Я. Эффективность генов возрастной устойчивости пшеницы к бурой ржавчине *Lr22b*, *Lr34*, *Lr37* в Западной Сибири и цитофизиологическая основа их действия / Л. Я. Плотникова, Т. Ю. Штубей // Вавиловский журнал генетики и селекции. — 2012. — Т. 16, № 1. — С. 123–131.
4. Singh R. P. Achieving nearimmunity to leaf and stripe rusts in wheat by combining slow rusting resistance genes / R. P. Singh, J. Huerta-Espino, S. Rajaram // Acta phytopathologica et entomologica hungarica. — 2000. — Vol. 35. — P. 133–139.
5. Lillemo M. Multiple rust resistance and gene additivity in wheat: lessons from multi-location case studies in the cultivars Parula and Saar / M. Lillemo, R. P. Singh, M. William, E. S. Lagudah // Global Rust Initiative Meeting, St. Paul. — 2011. — P. 111–120.
6. McIntosh R. A. Catalogue of gene symbols for wheat: 2011 supplement / R. A. McIntosh, J. Dubcovsky, W. J. Rogers [et al.]. — <http://www.shigen.nig.ac.jp/wheat/komugi/genes/macgene/supplement2011.pdf>
7. Бабаянц Л. Т. Расовый состав *Puccinia recondita* Rob. ex Desm. f. sp. *tritici* в Степи Украины и сортоустойчивость пшеницы / Л. Т. Бабаянц, О. В. Бабаянц, А. А. Васильев, В. А. Трасковецкая // Збірник наукових праць СГІ. — 2004. — Вип. 6 (46). — С. 279–288.

8. Бабаянц О. В. Основы селекции и методология оценок устойчивости пшеницы к возбудителям болезней / О. В. Бабаянц, Л. Т. Бабаянц; СГИ–НЦСС. — Одесса: ВМВ, 2014. — 401 с.
9. Использование ПЦР-анализа в генетико-селекционных исследованиях: науч.-метод. руководство. — К.: Аграр. наука, 1998. — 156 с.
10. Gorash A. Leaf rust resistance of bread wheat (*Triticum aestivum* L.) lines derived from interspecific crosses / A. Gorash, A. Galaev, O. Babayants, L. Babayants // *Zemdirbyste-Agriculture*. — 2014. — V. 101, No. 3. — P. 295–302.
11. Галаев О. В. Характеристика сортів пшениці м'якої української і російської селекції за алелями локусу *csLV34*, зчепленого з геном мультипатогенної стійкості *Lr34/Yr18/Pm38* / О. В. Галаев, Ю. М. Сиволап // *Цитология и генетика*. — 2015. — Т. 49, № 1. — С. 18–25.
12. Gupta S. K. Development and validation of molecular markers linked to *Aegilops umbellulata* derived leaf rust resistance gene, *Lr9*, for marker-assisted selection in bread wheat / S. K. Gupta, A. Charpe, S. Koul [et al.] // *Genome*. — 2005. — V. 48(5). — P. 823–830.
13. Schachermayr G. Molecular markers for the detection of the wheat leaf rust resistance gene *Lr10* in diverse genetic backgrounds / G. Schachermayr, C. Feuillet, B. Keller // *Molecular Breeding*. — Volume 3, Issue 1. — P. 65–74.
14. Zhang P. An AFLP marker linked to the leaf rust resistance gene *LrBi16* and test of allelism with *Lr14a* on chromosome arm 7BL / P. Zhang, H. Zhou, C. Lan [et al.] // *Crop Journal*. — Volume 3, Issue 2. — P. 152–156.
15. Gupta P. K. Identification and validation of molecular markers linked to the leaf rust resistance gene *Lr19* in wheat / P. K. Gupta, A. Charpe, K. V. Prabhu, J. P. Hardouin // *Theoretical and Applied Genetics*. — 2006. — V. 113. — P. 1027–1036.
16. Neu C. Genetic mapping of the *Lr20-Pm1* resistance locus reveals suppressed recombination on chromosome arm 7AL in hexaploid wheat / C. Neu, N. Stein, B. Keller // *Genome*. — 2006. — V. 45. — P. 737–744.
17. Spielmeier W. NBS-LRR sequence family is associated with leaf and stripe rust resistance on the end of homoeologous chromosome group 1S of wheat / W. Spielmeier, L. Huang, H. Bariana [et al.] // *Theoretical and Applied Genetics*. — 2000. — Vol. 101. — P. 1139–1144.
18. Hiebert C. W. Microsatellite mapping of adult-plant leaf rust resistance gene *Lr22a* in wheat / C. W. Hiebert, J. B. Thomas, D. J. Somers [et al.] // *Theoretical and Applied Genetics*. — 2007. — Vol. 115. — P. 877–884.
19. Mago R. Development of PCR markers for the selection of wheat stem rust resistance genes *Sr24* and *Sr26* in diverse wheat germplasm / R. Mago, H. S. Bariana, E. I. S. Dundas, W. Spielmeier [et al.] // *Theoretical and Applied Genetics*. — 2005. — Vol. 111. — P. 496–504.
20. Weng Y. PCR-based markers for detection of different sources 1AL. 1RS and 1BL. 1RS wheat-rye translocations in wheat background / Y. Weng, P. Azhaguvel, R. N. Devkota, J. C. Rudd // *Plant Breeding*. — 2007. — V. 126. — P. 482–486.
21. Naik S. Identification of a STS marker linked to the *Aegilops speltoides*-derived leaf rust resistance gene *Lr28* in wheat / S. Naik, V. S. Gill, V. S. P. Rao, V. S. Gupta [et al.] // *Theoretical and Applied Genetics*. — 1998. — V. 97. — P. 535–540.
22. Lagudah E. S. Molecular genetic characterization of the *Lr34/Yr18* slow rusting resistance gene region in wheat / E. S. Lagudah, H. McFadden, R. P. Singh,

- J. Huerta-Espino [et al.] // Theoretical and Applied Genetics. — 2006. — Vol. 114. — P. 21–30.
23. Dadkhodaie N. A. Mapping genes *Lr53* and *Yr35* on the short arm of chromosome 6B of common wheat with microsatellite markers and studies of their association with *Lr36* / N. A. Dadkhodaie, H. Karaoglou, C. R. Wellings, R. F. Park // Theoretical and Applied Genetics. — 2011. — V. 122(3). — P. 479–487.
24. Bulos M. Occurrence of the rust resistance gene *Lr37* from *Aegilops ventricosa* in Argentine cultivars of wheat / M. Bulos, M. Echarte, G. Sala // Electronic Journal of Biotechnology. — 2005. — Vol. 9, No. 5. — P. 580–586.
25. Рокицкий П. Ф. Биологическая статистика / П. Ф. Рокицкий — М.: Колос, 1973. — 327 с.
26. Штубей Т. Ю. Цитофизиологические аспекты возрастной устойчивости мягкой пшеницы к возбудителю бурой ржавчины *Puccinia triticina* Erikss: автореф. дис. ... к. б. н. — Москва, 2009. — 24 с.
27. Marshall D. Virulence of *Puccinia recondita* in Texas from 1988 to 1990 / D. Marshall // Plant Disease. — 1992. — 76. — P. 296–299.
28. Winzeler M. Resistance of European winter wheat germplasm to leaf rust / M. Winzeler, A. Mesterhбzy, R. F. Park [et al.] // Agronomie. — 2000. — Vol. 20. — P. 783–792.
29. Rayburn A. L. Inheritance of a 1BL/1RS wheat-rye translocated chromosome in wheat / A. L. Rayburn, D. W. Mornhinweg // Crop Sci. — 1988. — V. 28, № 4. — P. 709–711.
30. Козуб Н. А. Особенность расщепления по аллелям глиаданкодирующего локуса Gli-B1 у гибридов озимой мягкой пшеницы / Н. А. Козуб, И. А. Созинов // Цитология и генетика. — 2000. — 34, № 2. — С. 69–76.

Надійшла 22.12.2016

UDC 575.22:631.523.11:633.111.1:632.4

Galaev A. V. Plant Breeding and Genetics Institute — National Center of Seed and Cultivar Investigations

EFFECTIVENESS OF DIFFERENT RESISTANCE GENES TO LEAF RUST AND THEIR COMBINATIONS IN INTERLINE HYBRIDS OF SPRING BREAD WHEAT (*TRITICUM AESTIVUM* L.) IN SOUTH UKRAINE

The effect of genes for resistance to leaf rust has been explored in South Ukraine by the examples of common wheat cv. Thatcher (Tc) and its near-isogenic lines TcLr9, TcLr10, TcLr14a, TcLr19, TcLr20, TcLr21, TcLr22a, TcLr24, TcLr26, TcLr28, TcLr34, TcLr36, TcLr37 in the period from 2013 to 2016. Genes Lr9, Lr19, Lr24 are effective, Lr20, Lr21, Lr26, Lr28, Lr36, Lr37 — moderately effective, Lr10, Lr14a, Lr22a, Lr22b — ineffective. Gene Lr34 is temperature dependent and effective only at a mean daily temperature not above 20 °C. The main Lr genes in different combinations can both enhance and suppress resistance. 29 homozygous isogenic line with different combinations of two genes for resistance to leaf rust selected by molecular markers.

УДК 575.22:631.523.11:633.111.1:632.4

Галаев А. В. Селекционно-генетический институт — Национальный центр семеноведения и сортоизучения

ЭФФЕКТИВНОСТЬ РАЗНЫХ ГЕНОВ УСТОЙЧИВОСТИ К БУРОЙ РЖАВЧИНЕ И ИХ КОМБИНАЦИЙ В МЕЖЛИНЕЙНЫХ ГИБРИДАХ ПШЕНИЦЫ ЯРОВОЙ (*TRITICUM AESTIVUM* L.) В УСЛОВИЯХ ЮГА УКРАИНЫ

Эффективность генов устойчивости пшеницы к бурой ржавчине изучали в условиях Юга Украины с использованием сорта *Thatcher* (*Tc*) и его 13 почти изогенных линий *TcLr9*, *TcLr10*, *TcLr14a*, *TcLr19*, *TcLr20*, *TcLr21*, *TcLr22a*, *TcLr24*, *TcLr26*, *TcLr28*, *TcLr34*, *TcLr36*, *TcLr37* в период с 2013 по 2016 гг. Гены *Lr9*, *Lr19*, *Lr24* были эффективными, *Lr20*, *Lr21*, *Lr26*, *Lr28*, *Lr36*, *Lr37* — среднеэффективными, *Lr10*, *Lr14a*, *Lr22a*, *Lr22b* — неэффективными. Ген *Lr34* является температурнозависимым и эффективным только при среднесуточной температуре воздуха не выше 20 °С. Главные *Lr* гены в различных комбинациях могут как усиливать, так и подавлять устойчивость. С помощью молекулярных маркеров отобрано 29 гомозиготных изогенных линий с различными комбинациями двух генов устойчивости к бурой ржавчине.