

ГЕНЕТИЧНИЙ КОНТРОЛЬ СТІЙКОСТІ ПШЕНИЦІ М'ЯКОЇ ОЗИМОЇ ДО ФІТОПАТОГЕНІВ В УМОВАХ ПІВДНЯ УКРАЇНИ

А.П.ОРЛЮК – доктор біологічних наук,
професор

Г.Г.БАЗАЛІЙ – кандидат с.-г. наук ст.н.с.

Л.О.УСИК – кандидат с.-г. наук

Н.Д.КОЛЕСНИКОВА

Інститут зрошуваного землеробства НААН

Постановка і стан вивчення проблеми. Серед поширених і шкодочинних хвороб на Півдні України найбільш значними є борошниста роса і бура іржа. В окремі епіфітотійні роки уражені ними посіви знижують урожайність на 25-30% і більше. Бура іржа уражує рослини, в основному, в період зерноутворення, а борошниста роса – на протязі всього вегетаційного періоду. Вивчення особливостей успадковування стійкості рослин пшениці до названих (та інших) захворювань є перманентною задачею селекції, тому кожний рік селекціонер поповнює перелік гібридних комбінацій, які використовуються як вихідний матеріал для доборів, а інформація про ступінь стійкості їх до хвороб слугує не тільки для вирішення поточних задач, але й для прогнозування ефективності селекції у наступні далекосяжні роки [1-4].

Особливо цінною є інформація про донорські властивості окремих сортів, які одноразово, постійно або багаторазово використовуються як батьківські форми гібридів, а також про структуру наявних гібридних популяцій за стійкістю-сприйнятливістю до різних хвороб, у тому числі до борошнистої роси і бурої іржі, що дозволить підвищити ефективність створення резистентних сортів озимої м'якої пшениці [5-7].

Актуальність досліджень. Дослідження особливостей успадковування стійкості до фітопатогенів є теоретичною основою доборів компонентів гібридизації для створення вихідного матеріалу селекції пшениці [8, 9]. Такі дослідження актуальні в аспекті подальшого розвитку генетики пшениці і мають велике практичне значення у контексті підвищення ефективності селекції на поєднання в одному фенотипі стійкості до хвороб та інших бажаних ознак. Останніми роками цей напрям селекції пшениці м'якої озимої вивчено недостатньо, що і обумовило актуальність проведення роботи на відповідну тему.

Метою досліджень було виявлення характеру прояву генетичного контролю та особливостей успадковування стійкості до борошнистої роси і бурої іржі у гібридів пшениці м'якої озимої з метою

Зрошуване землеробство

створення резистентного селекційного матеріалу для селекції сортів інтенсивного типу.

Методика досліджень. Вивчалися гібриди F_1 і F_2 . Схема розташування ділянок: материнська форма – гібридна популяція – батьківська форма. Сівба насіння гібридів F_1 – ручна, площа ділянок 1,5-5,0 м² (залежно від наявності насіння). Сівба насіння F_2 – машинна, площа ділянок 5 м². Попередник – пар; перед сівбою пшениці проведений вологозарядковий полив нормою 600 м³/га; у період кущення пшениці проведено підживлення аміачною селітрою – 1,0 ц/га; у період колосіння пшениці – 18-20 травня проведено вегетаційний полив нормою 500 м³/га. Умови вирощування загальноприйняті для пшениці м'якої озимої у південному регіоні України в умовах зрошення на природному інфекційному фоні [10]. Штучний інфекційний фон створювався при зараженні рослин у фазу виходу в трубку-колосіння нанесенням спор популяції найбільш поширених рас патогена в спеціальному інфекційному розсаднику. Перша оцінка (візуально) проводилася на 10-й день після зараження, наступні дві – через 7-10 днів. Стандартом в інфекційному розсаднику був сорт Одеська напівкарликова – найбільш сприйнятливий сорт з максимальним ураженням хворобою – до 100%. Ступінь ураження рослин борошнистою россою і бурою іржею оцінювалася за шкалами: Кобба, Лоегерінга, Майнса-Дітца, Саарі-Прескота [11], та удосконаленими методиками СГІ-НЦНС. Лабораторні дослідження проводили за загальноприйнятими методиками.

Результати досліджень та їх обговорення. У процесі селекційно-генетичних досліджень протягом 2006-2010 років вивчено понад 300 гібридних популяцій з різними генетичними системами стійкості до бурої іржі і борошнистої роси. До гібридизації залучалися сорти не тільки з домінантною стійкістю, але й з напівдомінантною, що дало можливість створити генетичне середовище для широкого формоутворення.

У результаті досліджень було встановлено, що в умовах зрошення на штучному інфекційному фоні стійкість до бурої іржі і борошнистої роси може успадковуватись як домінантна, напівдомінантна і рецесивна ознака залежно від генетичного контролю її у вихідних батьківських форм. При цьому встановлено, що у гібридів від схрещування одного і того ж сорта-тестера (Дріада 1, Херсонська 99, Херсонська безоста) з різними за стійкістю сортами характер ураження хворобами може бути різним (табл. 1).

У більшості досліджуваних комбінацій при схрещуванні з толерантним сортом Дріада 1 олігогенна стійкість до борошнистої роси і бурої іржі більшою мірою контролювалася домінантними генами, або блоком домінантних алелей. Це характерно для гібридів Василина / Дріада 1, Донской маяк / Дріада 1, Донской сюрприз / Дріада 1, Донская 93 / Дріада 1 та інші. Але у деяких гібридних популяціях (Фора / Дріада 1, Ніконія / Дріада 1, Херсонська 99 / Дріада 1, Луганчанка / Дріада 1, Юна / Дріада 1) спостерігався рецесивний контроль стійкості, що, очевидно,

пов'язано з модифікуючими чинниками генотипового та зовнішнього середовища.

Таблиця 1 – Характер успадковування стійкості до борошнистої роси та бурої іржі гібридами F₂ пшениці м'якої озимої (інтенсивність ураження в %) 2006-2010 рр.

№ п/п	Походження ♀ / ♂	Борошниста роса			Бура іржа		
		\bar{x}	R:S	χ^2_{05}	\bar{x}	R:S	χ^2_{05}
	Василина / Дріада 1	15,8	3:1	3,200	15,2	3:1	0,480
	Донской маяк / Дріада 1	14,7	3:1	0,000	15,5	15:1	0,596
	Донской сюрприз / Дріада 1	14,2	3:1	0,053	15,5	3:1	0,000
	Донская 93 / Дріада 1	14,3	3:1	0,000	14,3	13:3	0,260
	Фора / Дріада 1	29,2	1:3	1,920	14,4	13:3	0,260
	Ніконія / Дріада 1	17,5	1:3	0,533	15,8	3:1	0,133
	Українка 5 / Дріада 1	16,7	9:7	1,014	20,7	9:7	0,000
	Победа / Дріада 1	17,6	9:7	1,989	23,8	7:9	1,461
	Саратниця / Дріада 1	17,8	9:7	0,162	8,9	15:1	1,596
	Вікторія одеська / Дріада 1	24,2	7:9	0,366	17,1	9:7	0,366
	Одеська 132 / Дріада 1	14,2	13:3	0,260	20,0	9:7	0,366
	Ніконія / Дріада 1	11,7	15:1	0,178	11,0	13:3	0,585
	Одеська 265 / Херсонська 99	13,1	15:1	0,360	10,4	15:1	0,000
	Станична / Херсонська 99	17,0	9:7	0,000	11,5	15:1	0,000
	Победа 50 / Херсонська 99	18,5	9:7	0,409	11,3	15:1	0,360
	Кірія / Херсонська 99	18,2	9:7	1,989	18,4	9:7	1,014
	Красуня одеська / Херсонська 99	22,8	7:9	0,650	30,8	3:13	0,065
	Дея / Херсонська 99	35,4	3:13	0,625	15,6	3:1	0,000
	Ареал / Херсонська 99	10,4	15:1	1,596	11,1	15:1	0,710
	Донской сюрприз / Херсонська безоста	15,0	3:1	1,920	12,5	15:1	3,433
	Кірія / Херсонська безоста	17,2	3:1	3,320	12,0	15:1	3,383
	Сирена одеська / Херсонська безоста	30,2	1:3	3,413	17,2	9:7	2,598
	Донщина / Херсонська безоста	16,9	9:7	0,162	7,2	15:1	0,000
	Донская 93 / Херсонська безоста	18,2	9:7	1,014	9,4	15:1	0,710
	Донской маяк / Херсонська безоста	13,1	13:3	0,065	8,5	15:1	0,596
	Крошка / Херсонська безоста	33,3	3:13	0,000	7,4	R	0,000
	Донская 93 / Херсонська безоста	11,9	15:1	3,383	9,4	15:1	2,837
	Фора / Херсонська безоста	32,9	1:15	3,433	15,1	3:1	0,213
	Ніка Кубані / Херсонська безоста	42,8	1:15	0,000	8,9	15:1	0,710

Примітка: R – стійкі, S – нестійкі. Теоретичне значення $\chi^2_{05}=3,9$

За штучного зараження патогенами відмічено як просте успадковування, яке укладалося в прості менделевські схеми, так і полігенне розщеплення. При цьому спостерігався значний прояв комплементарної і епістатичної взаємодії генів стійкості. Привертають увагу комбінації: Саратниця / Дріада 1, Одеська 265 / Дріада 1, Зарниця / Дріада 1, Победа / Херсонська 99, Ареал / Херсонська 99, Донщина / Херсонська 99, Донская 93 / Херсонська безоста, які виділялися високою стійкістю до бурої іржі. Резистентність детермінувалася комплементарно діючими (9:7) або адитивними домінантними генами (15:1). У гібридних комбінаціях

Зрошуване землеробство

Українка 5 / Дріада 1, Х. 01-366 / Дріада 1, Станична / Херсонська 99, Одеська 132 / Дріада 1, Кірія / Херсонська 99, Донская 93 / Херсонська безоста теж спостерігалось дигенне розщеплення з комплементарною взаємодією генів високої стійкості (9:7); ймовірно, що комплементація великих і малих генів цих компонентів схрещування створюють в даних популяціях нові ефективні блоки генів стійкості.

Епістатична взаємодія генів стійкості до бурої іржі (13:3) характерна для комбінацій, створених з участю форм і сортів 01-579, Херсонська безоста, Х. 00-667, Донская 93, Фора, Ерітроспермум 2393-90, Ніконія.

Залучення в гібридизацію нестійкого сорту Красуня одеська в деяких випадках зумовило домінування підвищеного ураження рослин бурою іржею (3:13), що відповідає наявності гіпостатичного епістазу, а у ряду комбінацій виявлено повне домінування нестійких адитивних генів (1:15).

Гібридні популяції, створені з участю тестера Дріада 1, Васирина, Донской маяк, Донской сюрприз, Донская 93 мали моногенно-домінантний характер успадковування стійкості до борошнистої роси. Цей тип взаємодії генів у цілому характерний для більшості простих гібридних комбінацій.

Для практичної селекції більш цінними є комбінації з домінантним моно- та олігогенним контролем стійкості до патогенів. У процесі розщеплення гібридів у них з'являється значна частка стійких форм, і на такому фоні більш висока ймовірність ідентифікації рослин, які характеризуються не тільки стійкістю до хвороб, але й поєднують у своєму фенотипі інші корисні ознаки і властивості. У подальшій селекційній роботі їх можна зафіксувати цілеспрямованими доборами.

У гібридних комбінаціях Херсонська 99 / Херсонська 98-212, Херсонська 01-21 / Дріада 1, Господиня / Херсонська безоста, Васирина / Херсонська 99, Істок / Херсонська безоста та інших (2008 рік) спостерігалось дигенне розщеплення з комплементарною взаємодією генів високої стійкості (9:7; $\chi^2_{05}=0,082-0,739$). Ймовірно, що комплементація великих і малих генів цих компонентів схрещування створюють в популяціях нові ефективні блоки генів резистентності до бурої іржі (13:3; $\chi^2_{05}=0,135-1,220$). Це характерно для комбінацій, створених з участю сортів: Херсонська 99, Кохана, Зразкова, Астет, Сирена одеська, Перлина лісостепу, Муза та інші.

Включення в гібридизацію нестійких до бурої іржі сортів (інтенсивність ураження 40-60% – S) – 02-323, Повага, Любава одеська, Харус, ВЕІ JN.G-411, ЗН 93.51736 зумовило в більшості випадків домінування сприйнятливості рослин (13:3; $\chi^2=0,135-1,220$), що відповідає наявності гіпостатичного епістазу, і в деяких випадках призвело до повного домінування „нестійких” адитивних генів (1:15).

При зворотних схрещуваннях позитивний ефект реципрокної різниці спостерігався лише в тому випадку, коли донором високої стійкості

була материнська форма. У деяких комбінаціях при цьому вищеплювались стійкі гомозиготні біотици з типом реакції 0-5 (R). Можна припустити, що гени цих джерел (Херсонська безоста, Кохана, Ніконія, Овідій, Х. 05-155) більш ефективні при взаємодії з цитоплазмою материнської форми.

По відношенню до іншого шкодочинного патогена – збудника борошністої роси також виявлено різний генетичний контроль стійкості. Так, гібридні комбінації, створені з участю сортів Херсонська 99, Господиня, Зміна, Любава одеська, Росинка, Мирополь, Кохана носили моногенний характер успадковування, а з сортами Порада, Ніконія, Х. 05-155, Овідій, Косовиця, Сирена, Форa – комплементарний тип успадковування. Цей тип взаємодії генів у цілому був характерний для більшості простих гібридних популяцій. Особливу селекційну цінність мають комбінації: Кохана / Господиня, Землячка / Херсонська 99, Муза / Херсонська 99, Білоцерківська інтенсивна / Херсонська 99, Астет / Херсонська 99, в яких стійкість до борошністої роси характеризувалась адитивним характером успадковування ($15:1$; $\chi^2=0,235-2,269$).

Встановлено, що у гібридних популяціях з домінуванням польової стійкості до патогенів (бура іржа, борошніста роса) добір позитивних константних варіантів в F_2 практично неможливий тому, що нащадки з високою стійкістю значною мірою гетерозиготні і виділення гомозиготних, стійких біотипів можливе у більш старших поколіннях (в F_3-F_4).

У схрещуваннях з участю сортів з доміантним і напівдоміантним контролем стійкості до бурої іржі в розщеплюваних поколіннях спостерігалось виділення біотипів з високою стійкістю, генетичною основою яких була кумулятивна і комплементарна взаємодія відповідних олігогенів з малими генами резистентності.

У таблиці 2 подані узагальнені результати оцінок за стійкістю – сприйнятливістю до борошністої роси і бурої іржі гібридних популяцій, які вивчалися. Найбільш цінними виявилися комбінації з доміантним генетичним контролем стійкості ($R:S = 3:1$; $9:7$; $15:1$; $13:3$). Частка таких комбінацій у загальній кількості складала: по борошністій росі в 2008 р. – 66,7%, в 2009 р. – 54,9, по бурій іржі відповідно 67,2 і 83,9%. Це найбільш перспективні популяції, які в 2009 і 2010 роках слугували вихідним матеріалом для селекції на поєднання в одному фенотипі високої продуктивності та стійкості до борошністої роси і бурої іржі. В числі комбінацій з рецесивним генетичним контролем стійкості до збудників названих хвороб більш перспективними є варіанти з комплементарною взаємодією рецесивних генів ($7:9$), де частка стійких форм сягає 40-45%, і добір на поєднання стійкості, продуктивності та інших бажаних ознак у даному варіанті вихідного матеріалу може забезпечити значний позитивний результат.

За даними досліджень 2009 р. встановлено, що фенотипова доміантність за стійкістю до борошністої роси детермінована різною дією і взаємодією генів, а саме: моногенним контролем – $R:S=3:1$ (Херсон-

Зрошуване землеробство

ська 99 / Херсонська безоста, Писанка / Херсонська 99, Господиня / Х. 98-347, Х. 00-528 / Х. 05-792, Селянка / Х. 01-367 та інші); комплементарною взаємодією двох домінантних генів – R:S=9:7 (Херсонська 99 / Писанка, Х. 00-528 / Балківська, Богатирська / Х. 00-528, Х. 06-452 / Х. 01-367); адитивною дією двох домінантних генів – R:S=15:1 (Херсонська 99 / Кохана, Писанка / Х. 98-347, Х. 01-367 / Куяльник, Х. 06-456 / Х. 01-367, Bul 6687.12 / Х. 01-367, Delabrad / Х. 01-367, Svilena / Х. 01-367, ХК-2 / ХК-1, Х. 00-528 / Господиня); епістатичною взаємодією двох домінантних генів – R:S=13:3 (Землячка одеська / Х. 98-347, Еритроспермум 1936 / Х. 01-367, MV Palotas / Х. 01-367 та інші).

Таблиця 2 – Структура гібридних популяцій F₂ озимої пшениці м'якої за генетичним контролем стійкості рослин до фітопатогенів (2008-2009 рр.).

Показник	Борошниста роса				Бура іржа			
	2008 р.		2009 р.		2008 р.		2009 р.	
	шт.	%	шт.	%	шт.	%	шт.	%
Вивчено комбінацій, всього:	144	100	69	100	143	100	69	100
У тому числі із співвідношенням: R:S								
9:7	39	27,1	7	10,1	9	6,3	1	1,5
15:1	13	9,0	11	15,9	37	25,9	48	69,4
13:3	23	16,0	5	7,2	16	11,2	5	7,2
3:1	21	14,6	15	21,7	34	23,8	4	5,8
R	5	3,5	12	17,5	30	21,0	8	11,6
1:3	15	10,4	6	8,7	4	2,8	1	1,5
7:9	13	9,0	6	8,7	8	5,6	–	–
1:15	1	0,6	2	2,9	3	2,1	1	1,5
3:13	6	4,2	4	5,8	2	1,3	–	–
1:1	8	5,6	1	1,5	–	–	1	1,5

Примітка: розходження у статистичних показниках структури гібридних популяцій у різні роки пояснюється різним генетичним походженням комбінацій і неоднозначним інфекційним навантаженням.

У перерахованих гібридних популяціях середні значення ураження борошнистою росою коливалися у межах 8,1-28,5%, а частка високо- і середньостійких рослин дорівнювала 56-94%. Разом з тим, у деяких популяціях (Ніконія / Херсонська 99, Астет / Х. 01-367, Причорноморська / Х. 01-367, Karena / Овідій, Батько / Х. 05-612, Васирина / Писанка) всі рослини віднесені до категорії високостійких (тип R), а частина із них зовсім не уражувалася патогеном, тобто була імунною.

Отримані дані свідчать, що у значної частини (33,3 і 45,1%) гібридних популяцій стійкість до борошнистої детермінована рецесивними алелями із співвідношенням R:S 1:3, 7:9, 1:15 і 3:13. Тобто, кількість стійких і середньостійких рослин за такого генетичного контролю залежно від схеми розщеплення знаходилася у межах 6-43%. Найбільша

частка за комплементарної взаємодії генів ($R:S=7:9$), найменша – за адитивної дії двох рецесивних генів ($R:S=1:15$).

За стійкістю до бурої іржі структура гібридних популяцій була іншою у порівнянні з характером розщеплення за резистентністю до борошнистої роси: 11,6% популяцій зовсім не уражувалося патогеном. Крім того, у 69,6% гібридів стійкість детермінована адитивною дією 2-х домінантних генів. У числі високостійких комбінацій Херсонська 99 / Писанка, Херсонська 99 / Херсонська безоста, Кохана / Херсонська 99, Землячка / Х. 98-347, Х. 00-528 / Балківська, Х. 00-528 / Х. 05-616, Богатирська / Х. 00-528, Х. 01-367 / Ліона, Х. 01-367 / Куяльник та інші.

Важливо відмітити, що гібридні популяції з домінантним контролем до збудника бурої іржі ($R:S=15:1$, $9:7$, $3:1$) були створені з участю сортів Херсонська 99, Х. 98-347, Х. 00-528, Х. 01-367, Овідій, ХК-1. Ураження рослин у названих гібридів не перевищувало 12,5%, значна кількість морфобіотипів уражувалася у межах 5-7%.

У гібридних популяціях Ніконія / Херсонська 99, Х. 00-528 / Овідій всі проаналізовані рослини виявилися абсолютно резистентними – середній ступінь ураження склав 7,3-9,5%.

Таким чином, ідентифіковані генетичні джерела високої стійкості до борошнистої роси і бурої іржі у подальшому необхідно використовувати як компоненти гібридизації з метою поєднання в одному фенотипі хворобостійкості, продуктивності та якості зерна. Кожний ідентифікований за фенотипом стійкий зразок (чи сорт, лінія) необхідно вивчити у схрещуваннях з високопродуктивними компонентами для визначення їх комбінаційної та селекційної здатності.

Висновки. Отримані результати свідчать, що стійкість до борошнистої роси і бурої іржі успадковується як домінантна, напівдомінантна і рецесивна ознака. Експресивність генів стійкості до патогенів може змінюватися під впливом факторів генотипового і зовнішнього середовища.

За результатами аналізу структури гібридних популяцій виявлено моно- і дигенний контроль стійкості з варіантами адитивної дії, комплементарної та епістатичної взаємодії спадкових факторів. Найбільшу селекційну цінність мають гібридні комбінації з домінантним моногенним контролем стійкості, а також з комплементарною та епістатичною взаємодіями домінантних генів.

СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ:

1. Лісовий М.П. Генетика стійкості рослин до збудників хвороб і аспекти історичного розвитку та перспективи досліджень / М.П. Лісовий // Генетика і селекція в Україні на межі тисячоліть. – К.: Логос, 2001. – Т. 2. – С. 263-279.
2. Бабаянц Л.Т. Результаты исследований по иммунитету и селекции пшеницы на устойчивость пшеницы к болезням / Л.Т. Бабаянц // VII Всесоюзное совещание по иммунитету и селекции пшеницы на

Зрошуване землеробство

- устойчивость к болезням и вредителям: тезисы докладов (Омск, 4-7 августа 1981). – Новосибирск. – 1981. – С. 76-77.
3. Бабаянц Л.Т. Стійкість озимої м'якої пшениці до бурої іржі / Л.Т. Бабаянц, М.А. Литвиненко, В.А. Трасковецька // Реалізація потенційних можливостей сортів і гібридів Селекційно-генетичного інституту в умовах України: зб. наук. праць. – Одеса. – 1996. – С. 133-144.
 4. Бабаянц Л.Т. Генетика устойчивости пшеницы к основным болезням / Л.Т. Бабаянц // Проблемы повышения устойчивости зерновых культур и подсолнечника к болезням и вредителям. Сб. научных трудов ВСГИ. – 1990. – С. 5-15.
 5. Воронкова А. А. Селекция пшеницы на устойчивость к ржавчине / А.А. Воронкова, Ю.М. Пучков. – Краснодар. – 1977. – 55 с.
 6. Лісовий М.П. Селекційна цінність генів стійкості пшениці проти борошнистої роси / М.П. Лісовий, М.І. Кольнибрицький // Вісник с.-г. науки. – 1980. – № 1. – С. 20-22.
 7. Орлюк А.П. Структура гібридних популяцій озимої пшениці за стійкістю до хвороб / А.П. Орлюк, Г.Г. Базалій, І.М. Малярчук // Таврійський науковий вісник. – Херсон. – 1997. – Випуск 4. – С. 3-6.
 8. Орлюк А.П. Особливості успадковування стійкості до фітопатогенів гібридами озимої пшениці при зрошенні / А.П. Орлюк, Г.Г. Базалій, І.М. Біляєва, В.Л. Сергієнко // Зрошуване землеробство: міжвід. темат. науковий збірник. – Херсон: Айлант, 2007. – Вип. 47. – С. 134-139.
 9. Драгавцев В.А. Методы генетического анализа неаллельных взаимодействий и их применение для анализа устойчивости растений / В.А. Драгавцев // Генетические основы устойчивости растений к болезням. – Л.: Колос. – 1977. – С. 167-174.
 10. Орлюк А.П. Адаптивний і продуктивний потенціал пшениці / А.П. Орлюк, К.В. Гончарова. – Херсон: Айлант, 2002. – 274 с.
 11. Методы селекции и оценки устойчивости пшеницы и ячменя к болезням в странах – членах СЭВ. – Прага. – 1988. – 321 с.