

## НАСЛЕДОВАНИЕ УСТОЙЧИВОСТИ ТРИТИКАЛЕ К БУРОЙ ЛИСТОВОЙ РЖАВЧИНЕ

Ирина Васильевна Ефремова<sup>1</sup>, аспирант кафедры биологии и защиты растений

Василий Григорьевич Дедяев<sup>2</sup>, кандидат биологических наук,

зав. лабораторией иммунитета и защиты растений

Елизавета Айрапетовна Мелькумова<sup>1</sup>, доктор биологических наук, профессор кафедры биологии и защиты растений

<sup>1</sup>Воронежский государственный аграрный университет имени императора Петра I

<sup>2</sup>Научно-исследовательский институт сельского хозяйства Центрально-Черноземной полосы имени В.В. Докучаева

Приводятся результаты исследований, проведенных для установления контроля устойчивости тритикале к бурой листовой ржавчине, для чего использовались как высокоустойчивые: (Привада × Виктор) 14/1у, (Алтайский 4 × 93-389Т-15) 43/1у, (Алтайский 4 × 93-389Т-15) 43/2у, Двуручка 94у, Блик 81у, Л-14у, АДМ-4у, так и сильновосприимчивые образцы: Кентавр × Л-8, Тальва 100, которые изучены на однородность данного признака. Посев тритикале производили ручной сажалкой РС-20. Каждый образец (20 семян в метровом рядке) высевался делянкой не менее 10 рядков, расстояние между которыми 20 см. Для создания искусственного инфекционного фона применялась местная популяция бурой ржавчины пшеницы и тритикале сорта Тальва 100. С использованием метода Линника осуществляли кастрацию колосьев с их последующей изоляцией в пергаментные пакетики. Опыление проводили твел-методом. Оценку соответствия фактического расщепления теоретически ожидаемому выполняли с помощью метода «хи-квадрат» Пирсона. Показано, что наследование устойчивости тритикале к местной популяции бурой листовой ржавчины обусловлено доминантным геном в гомо- и гетерозиготном состоянии. В процессе развития популяции патогена в ее составе появляются вирулентные клоны, способные поражать отдельные, до этого иммунные растения. Такое «поведение» на искусственных инфекционных фонах бурой листовой ржавчины, по-видимому, обусловлено наличием в сортах популяций тритикале множества аллелей гена устойчивости к отдельным расам патогена. Сорта, обладающие аллелями гена устойчивости, целесообразно использовать в отдельных зонах РФ.

**КЛЮЧЕВЫЕ СЛОВА:** тритикале, популяция, бурая листовая ржавчина, гибридные комбинации, анализирующее скрещивание, наследование устойчивости, искусственный инфекционный фон.

The authors present the results of studies conducted to establish control of triticale resistance to brown leaf rust. For this purpose the authors used highly-resistant samples, such as (Privada × Victor) 14/1u, (Altayski 4 × 93-389T-15) 43/1u, (Altayski 4 × 93-389T-15) 43/2u, Dvuruchka 94u, Blick 81u, L-14u and ADM-4u, and highly-susceptible samples, such as Kentavr × L-8 and Talva 100, which were studied to evaluate the uniformity of the feature of interest. Triticale was sown using a hand-dropping RS-20 planter. Each sample (20 seeds per 1 meter row) was sown in plots of at least 10 rows spaced by 20 cm. In order to create an artificial infection background the authors used a local population of brown rust of wheat and Talva 100 triticale variety. Using the Linnik's method the spikes were castrated and subsequently isolated in parchment sachets. Pollination was carried out using recurrent repeated backcrossing method. The actual disjoining was evaluated for correspondence to the theoretically expected one using Pearson's chi-squared test. It was shown that the inheritance of resistance of triticale to the local population of brown leaf rust is determined by the dominant gene in the homo- and heterozygous state. During its development the pathogen population is complemented with virulent clones capable of affecting individual previously resistant plants. Such behavior in artificial infection backgrounds of brown leaf rust is presumably due to the presence of multiple alleles of resistance gene to specific pathogen races in triticale variety populations. Varieties with resistance gene alleles are appropriate for cultivation in some areas of the Russian Federation.

**KEY WORDS:** triticale, population, brown leaf rust, hybrid combinations, test cross, inheritance of resistance, artificial infection background.

**В** 1975 году в научно-исследовательском институте сельского хозяйства Центрально-Черноземной полосы имени В.В. Докучаева разработана и начата реализация программы по селекции тритикале. Изучены образцы мировой и отечественной коллекции ВИРа на базе перспективного селекционного материала озимой пшеницы и

ржи, создан местный исходный материал. В результате упорной селекционной и семеноводческой работы к 2010 году получено 12 сортов озимого и ярового тритикале, 8 из них занесены в Госреестр селекционных достижений и высеваются в 4, 5, 6, 7 и 9-м регионах РФ [1]. С появлением в производственных посевах эпифитотий бурой листовой ржавчины на искусственном, естественном и провокационном фонах начаты исследования по изучению вредоносности патогена в условиях региона и поиск решений проблемы устойчивости [2, 3]. При этом необходимо иметь сведения о наследовании устойчивости тритикале к местной популяции бурой листовой ржавчины, а также знать особенности развития эпифитотий болезни.

Материалом для исследований служили не поражающиеся бурой листовой ржавчиной образцы: (Привада × Виктор) 14/1у, (Алтайский 4 × 93-389Т-15) 43/1у, (Алтайский 4 × 93-389Т-15) 43/2у, Двуручка 94у, Блик 81у, Л-14у, АДМ-4у и сильно-поражающиеся: Кентавр × Л-8, Тальва 100. Данные образцы изучены на однородность признака (табл. 1). Растения первых трех образцов на искусственном инфекционном фоне не поражались патогеном в течение трех лет, а образец (Кентавр × Л-8) оказался сильновосприимчивым. Растения последующих четырех образцов оставались иммунными на протяжении 7 лет, а сорт Тальва 100 сильно поражался.

**Таблица 1. Результаты изучения на искусственных инфекционных фонах бурой ржавчины чистоты альтернативных признаков (устойчивость/восприимчивость) у образцов тритикале, взятых в моногибридные скрещивания (2012 г.)**

Образец	Степень поражения, %								
	2006 г. 12.07	2007 г. 6.07	2008 г. 12.07	2009 г. 23.06	2010 г. 2.07	2011 г. 3.07	2012 г. 22.06	2013 г. 27.06	2014 г. 8.07
Тальва 100, восприимчивый	59	76	92	100	97	70	95	70	90
(Кентавр × Л-8), восприимчивый	-	-	-	-	50	70	100	40	85
Двуручка 94у	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Блик 81у	0	0	0	0	0	0	0	0	0
АДМ – 4у	0	0	0	0	0	0	0	0	Ед.
Л – 14у	0	0	0	0	0	0	0	0	Ед.
(Привада × Виктор) 14/1у	0	0	0	0	0	0	Ед.	0	Ед.
(Алтайский 4 × 93-389Т-15) 43/1у	0	0	0	0	0	0	Ед.	0	Ед.
(Алтайский 4 × 93-389Т-15) 43/2у	0	0	0	0	0	0	Ед.	0	Ед.

Примечание: Ед. – единичные урединии на отдельных растениях

Посев тритикале на инфекционном питомнике проводили ручной сажалкой РС-20, при этом каждый образец высевался делянкой не менее десяти рядков. Расстояние между рядками 20 см. В метровый рядок высевалось по 20 семян. Инфекционный фон создавался согласно методическим рекомендациям по оценке сортов зерновых культур на устойчивость к ржавчине с применением искусственного заражения [5]. При создании искусственного инфекционного фона использовалась местная популяция бурой ржавчины пшеницы и тритикале, ежегодно собираемая с кустикающихся растений весеннего посева озимого тритикале сорта Тальва 100. Скрещивание непоражающихся образцов с восприимчивыми осуществили в 2012 году. До фазы цветения в материнских образцах по методу Линника кастрировалось по 30 колосьев, их изолировали с помощью пергаментных пакетов.

Опыление осуществляли твел-методом в утренние часы до начала цветения с подогревом колосьев ладонью. Через два дня опыление повторили. Оценку соответствия фактического расщепления теоретически ожидаемому проводили согласно критерию  $\chi^2$  (метод «хи-квадрат» Пирсона) [5].

В 2012 году в скрещивания взято 15 непоражающихся образцов. Во многих кастрированных колосьях перед опылением обнаружены неудаленные пыльники, из-за чего четыре комбинации выпали из опыта. Наименьшее количество семян (75 шт.) получено с трех растений гибридной комбинации Л-14у × (Кентавр × Л-8), наибольшее – 340 шт. с 10 растений Двуручка 94у × (Кентавр × Л-8) (табл. 2).

**Таблица 2. Результаты моногибридных скрещиваний образцов тритикале с альтернативными признаками (устойчивость/восприимчивость), 2012 г.**

Материнская форма ♀	Отцовская форма ♂	Количество, шт.		
		растений	колосьев	зёрен
(Привада × Виктор) 14/1у	Тальва 100, восприимчивый	12	14	227
(Привада × Виктор) 14/1у	(Кентавр × Л-8), восприимчивый	10	12	213
(Алтайский 4 × 93-389Т-15) 43/1у	(Кентавр × Л-8), восприимчивый	10	11	158
(Алтайский 4 × 93-389Т-15) 43/2у	(Кентавр × Л-8), восприимчивый	10	12	221
Двуручка 94у	(Кентавр × Л-8), восприимчивый	10	14	340
(Кентавр × Л-8), восприимчивый	Двуручка 94у	4	4	94
Блик 81у	(Кентавр × Л-8), восприимчивый	8	8	86
(Кентавр × Л-8), восприимчивый	Блик 81у	9	9	77
АДМ-4у	(Кентавр × Л-8), восприимчивый	10	14	286
(Кентавр × Л-8), восприимчивый	АДМ-4у	9	9	95
Л-14у	(Кентавр × Л-8), восприимчивый	3	3	75

В 2013 году в каждой гибридной комбинации F<sub>1</sub> заизолировано до цветения по 50 колосьев и проведены повторные насыщающие скрещивания с восприимчивыми образцами: Тальва 100 и Кентавр × Л-8. Гибридные семена и семена, полученные с изолированных колосьев, высеяны осенью под урожай 2014 года.

В 2014 году инокуляцию растений проводили в начале фазы выхода в трубку 6 мая, где первые симптомы болезни проявились 27 мая. Следует отметить, что с 24 мая по 16 июня отмечался засушливый период, средняя температура воздуха составила 22,6°С, что на 4,3°С выше среднемноголетних показателей. В таких условиях отмечалась депрессия развития болезни. С 16 по 31 июня выпало 129,7 мм осадков (28% от годовой нормы, а температура составила 15,6°С (ниже среднемноголетней на 2,7°С), что привело к появлению обильных рос и способствовало эпифитотийному развитию бурой ржавчины на искусственном инфекционном фоне. 28 июня Тальва 100 поразились на 60,2%, Кентавр × Л-8 – на 53,8%. В это время в каждой гибридной комбинации удалили пораженные растения (табл. 3 и 4).

Наблюдаемое в 2013 году единообразие иммунных растений в гибридных потомствах F<sub>1</sub> свидетельствует о доминировании признака устойчивости. Критерий  $\chi^2$  применен для определения степени соответствия полученного расщепления в гибридных комбинациях F<sub>2</sub> и потомствах от анализируемых скрещиваний теоретически ожидаемому: в первом случае 3 : 1, во втором – 1 : 1.

## СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫЕ НАУКИ

**Таблица 3. Характер расщепления тритикале по признаку устойчивости к бурой листовой ржавчине в гибридных потомствах F<sub>2</sub>, 2014 г.**

Материнская форма ♀	Отцовская форма ♂	Растений, шт.	Соотношение				
			Первая браковка			Вторая браковка	
			Эмпирическое	Теоретическое	$\chi^2$	Эмпирическое	$\chi^2$
Привада × Виктор 14/1у	Тальва 100	431	324:107	3:1	0,0070	306:125	3,3010
Привада × Виктор 14/1у	Кентавр × Л-8	381	283:98	3:1	0,1059	271:110	3,0455
(Алтайский 4 × 93-389Т-15) 43/1у	Кентавр × Л-8	335	249:86	3:1	0,0806	234:101	4,7373
(Алтайский 4 × 93-389Т-15) 43/2у	Кентавр × Л-8	291	220:71	3:1	0,0561	191:100	13,3620
Двуручка 94у	Кентавр × Л-8	378	281:97	3:1	0,0882	276:102	0,7937
Кентавр × Л-8	Двуручка 94у	379	283:96	3:1	0,0220	275:104	1,2040
Блик 81у	Кентавр × Л-8	413	312:101	3:1	0,0654	300:113	1,2276
Кентавр × Л-8	Блик 81у	427	317:110	3:1	0,1319	304:123	3,2982
АДМ-4у	Кентавр × Л-8	446	316:130	3:1	4,0927	296:150	17,7250
Кентавр × Л-8	АДМ-4у	396	281:115	3:1	3,4478	264:132	14,6667
Л-14у	Кентавр × Л-8	353	257:96	3:1	0,9075	245:108	5,8961

**Таблица 4. Характер расщепления тритикале по признаку устойчивости к бурой листовой ржавчине в гибридных потомствах от анализирующих скрещиваний, 2014 г.**

Материнская форма ♀	Отцовская форма ♂	Растений, шт.	Соотношение				
			Первая браковка			Вторая браковка	
			Эмпирическое	Теоретическое	$\chi^2$	Эмпирическое	$\chi^2$
(Привада × Виктор) 14/1у × Тальва 100	Тальва-100	153	80:73	1:1	0,3202	77:76	0,0065
(Алтайский 4 × 93-389Т-15)43/1у × (Кентавр×Л-8)	Кентавр × Л-8	17	7:10	1:1	0,2353	7:10	0,5294
(Алтайский 4 × 93-389Т-15)43/2у × (Кентавр × Л-8)	Кентавр × Л-8	64	27:37	1:1	1,5625	25:39	3,0625
(Двуручка 94у × (Кентавр × Л-8)	Кентавр × Л-8	126	58:68	1:1	0,7937	56:70	1,5556
(Кентавр × Л-8) × Двуручка 94у	Кентавр × Л-8	150	72:78	1:1	0,2400	69:81	0,9600
Блик 81у × (Кентавр × Л-8)	Кентавр × Л-8	95	48:47	1:1	0,0105	46:49	0,0947
(Кентавр × Л-8) × Блик-81у	Кентавр × Л-8	262	136:126	1:1	0,3817	129:137	0,0611

В статистике установлено, что явление случайно, если оно встречается реже чем один раз на 20 выборок. Поэтому при значении вероятности (P) больше 0,05 следует предположить, что совпадение с ожидаемым не случайно [5]. В данном случае имеют место два альтернативных признака: наличие и отсутствие поражения, что определяется числом степеней свободы, для определения  $\chi^2$ , равно 1. При P = 0,05 по таблице: «Стандартные значения  $\chi^2$  при разных степенях свободы» находим  $\chi^2 = 3,841$  [5]. Если значение  $\chi^2 = 3,841$  и менее, то это свидетельствует об определенном совпадении полученных результатов расщепления с теоретически ожидаемым 3 : 1 (табл. 1) и 1 : 1 (табл. 2), указывающим на моноген-

ный контроль признака устойчивости растений к местной популяции бурой листовой ржавчины. Чем ближе значение  $\chi^2$  к нулю, тем выше вероятность совпадения.

При первой браковке (28 июня) фактическое расщепление в гибридных потомствах  $F_2$  и от анализирующих скрещиваний по значениям  $\chi^2$  совпадает с теоретическим расщеплением 3 : 1 и 1 : 1, за исключением расщепления в гибридной комбинации АДМ-4у × (Кентавр × Л-8) (табл. 1). В конце вегетации (8 июня) при повторной браковке (в начале отмирания листьев) число пораженных растений увеличилось в каждом расщепляющемся потомстве. Степень поражения восприимчивых родительских форм возросла до 85% у гибридной комбинации Кентавр × Л-8 и до 90% – у Тальва 100. При этом в комбинациях (Алтайский 4 × 93-389Т-15) 43/1у × (Кентавр × Л-8), (Алтайский 4 × 93-389Т-15) 43/2у × (Кентавр × Л-8), АДМ-4у × (Кентавр × Л-8), (Кентавр × Л-8) × АДМ-4у и Л-14у × (Кентавр × Л-8) значения  $\chi^2$  превысили 3,841, что указывает на иной характер расщепления.

Весной 2011 года на инфекционном фоне в питомнике высеяно неярковизированными семенами 9 образцов, не подверженных поражению в течение 5 лет бурой листовой ржавчиной. Во второй декаде августа, через 2 недели после уборки питомника, на листьях кустящихся растений стали появляться урединии 1-4 типов расоспецифической реакции, при этом степень поражения растений в образцах оказалась различной: от единичных урединий 1-го типа до 90-100% – 3-го и 4-го типов. Тальва 100 и озимая пшеница Тарасовская 29 поразились на 90%. К 6 сентября, перед вспашкой питомника, на площади 150 м<sup>2</sup> погибло от болезни около 30% растений. Образцы, взятые для скрещивания, имели (каждый) на площади 30 м<sup>2</sup> непораженных растений: Л-14у – 4,9 %, АДМ-4у – 18,9%, Блик 81у – 96,8%, Двуручка 94у – 91,7% [6]. Популяция бурой листовой ржавчины представляет собой динамическую структуру, где со временем в ней возникают вирулентные расы, способные поражать отдельные, до этого иммунные растения.

Исходя из полученных результатов изучения устойчивых к бурой листовой ржавчине сортообразцов тритикале при весеннем посеве неярковизированными семенами и фактических данных, представленных в таблицах 1 и 2, можно предположить, что наследование устойчивости к местной популяции патогена у данных образцов обусловлено доминантным геном как в гомозиготном, так и в гетерозиготном состоянии.

Селекционный материал и сорта, обладающие аллелями гена устойчивости в ЦЧР, в меньшей степени подвержены поражению бурой листовой ржавчиной на искусственных инфекционных фонах, так как болезнь на них появляется позже и распространяется медленнее. В связи с тем что в отдельные годы вредоносность патогена практически отсутствует даже на искусственных инфекционных фонах [2], такую устойчивость целесообразно использовать при создании высокопродуктивных сортов для данного региона.

### Список литературы

1. Селекция в Каменной Степи. К столетию организации селекционных работ. – Вып. 1 / сост. А.И. Пашенко. – Воронеж : Истоки, 2011. – 323 с.
2. Ефремова И.В. Особенности развития бурой листовой ржавчины при выращивании тритикале на инфекционных фонах в условиях юго-востока ЦЧР России / И.В. Ефремова, В.Г. Дедаев, Е.А. Мелькумова // Вестник Воронежского гос. аграр. ун-та. – 2013. – № 2 (37). – С. 69-73.
3. Ефремова И.В. Использование искусственных инфекционных фонов при создании высокоустойчивого селекционного материала озимого тритикале к бурой ржавчине / И.В. Ефремова, Е.А. Мелькумова, В.Г. Дедаев, В.Н. Горбунов // Агротехнологии XXI века : матер. междунар. конф., 17-18 апреля 2014. – Воронеж, 2014. – С. 246-250.
4. Методика оценки сортов зерновых культур на устойчивость к ржавчине с применением искусственного заражения / К.М. Степанов, В.Ф. Рашевская, Н.Е. Коновалова (ВНИИФ), А.Б. Чумаков (ВИЗР), М.З. Ампилогов (ВИР), С.Е. Кузнецова (Госкомиссия по испытанию с.-х. культур). – Москва : Рот. Бюро МСХ СССР, 1997. – 48 с.
5. Дубинин Н.П. Генетика / Н.П. Дубинин. – Кишинев: Штиинца, 1985. – 536 с.
6. Дедаев В.Г. Весенний посев озимых зерновых культур в селекции на устойчивость к болезням / В.Г. Дедаев, И.В. Ефремова, О.А. Иванникова // Докучаевское наследие: итоги и перспективы развития научного земледелия в России : сб. науч. докл. междунар. науч.-практ. конф. Каменная Степь, 26-27 июня 2012. – Воронеж : Истоки, 2012. – С. 294-298.