

 pismavavilov.ru

DOI 10.18699/LettersVJ2021-7-15

Оригинальная статья

Влияние опушения листьев и направления скрещиваний на устойчивость яровой мягкой пшеницы к мучнистой росе и бурой ржавчине

А.А. Коновалов^{1✉}, Е.А. Орлова², Б.Ф. Немцев², Е.Я. Кондратенко¹

Аннотация: Гибридизация устойчивых и неустойчивых к грибным болезням образцов является основным методом получения устойчивых сортов культурных растений. При этом имеет значение ряд дополнительных факторов: направление скрещиваний, морфология растений, год и конкретное место оценки устойчивости/восприимчивости. Скрещивали устойчивый к мучнистой росе и бурой ржавчине сорт яровой мягкой пшеницы *Triticum aestivum* L. Новосибирская 61 (селекция СибНИИРС) и три восприимчивых образца: сорт Скала (селекция бывшей Тулунской ГСС), популяция Хакасская (СИММУТ 2167) и образец спелты *T. spelta* к-53660 из Таджикистана. В большинстве вариантов растения F₁ были устойчивы, однако в варианте, в котором популяция Хакасская использована как материнская форма, наблюдались различия: 17 растений из 21 растения F₁ были устойчивы, а 4 растения – неустойчивы. Анализ расщепления в F₂ проводили отдельно по потомствам от устойчивых и неустойчивых растений F₁. Анализ расщеплений показал, что в потомстве от устойчивых растений F₁ доминировала устойчивость. В потомствах от неустойчивых растений F₁ большинство растений было восприимчиво к болезням. Такой результат свидетельствует о том, что сорт Хакасская неоднороден по цитоплазматическим детерминантам. Также оценивали влияние опушения листьев от сортообразца Хакасская на степень поражения грибными болезнями. Опушенные растения в потомствах F₂ сильнее поражались мучнистой росой. На устойчивость к бурой ржавчине опушение не влияло. Расщепление по опушению соответствовало дигенному соотношению 13:3 для доминантного эпистаза. Значимая корреляция между устойчивостью к мучнистой росе и устойчивостью к бурой ржавчине отсутствует. Устойчивость к мучнистой росе и бурой ржавчине у сорта Новосибирская 61 наследуется в большинстве случаев как доминантный признак.

Ключевые слова: яровая мягкая пшеница; мучнистая роса; бурая ржавчина; устойчивость; опушение листьев; направление скрещиваний.

Благодарности: Работа поддержана региональным проектом РФФИ № 19-44-540003р_а и бюджетным проектом ИЦиГ СО РАН № 0259-2021-0012

Для цитирования: Коновалов А.А., Орлова Е.А., Немцев Б.Ф., Кондратенко Е.Я. Влияние опушения листьев и направления скрещиваний на устойчивость яровой мягкой пшеницы к мучнистой росе и бурой ржавчине. *Письма в Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2021;7(3):130-137. DOI 10.18699/LettersVJ2021-7-15

Original article

Effect of leaf pubescence and direction of crossbreeding on spring bread wheat resistance to powdery mildew and brown rust

A.A. Konovalov^{1✉}, E.A. Orlova², B.F. Nemtsev², E.Ya. Kondratenko¹

Abstract: Hybridization of resistant and unstable samples is the main method of producing resistant accession of cultivated plants. At the same time, a number of additional factors are important: the direction of crosses, the morphology of plants, the year and the specific place of assessment of resistance/susceptibility. A cultivar of spring bread wheat *Triticum aestivum* L. Novosibirskaya 61 (breeding SRIPPB), resistant to brown rust and powdery mildew, and three susceptible samples, cultivar Skala, accession Khakasskaya (SIMMYT

¹ Федеральное исследовательское учреждение Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук, Новосибирск, Россия

² Сибирский научно-исследовательский институт растениеводства и селекции – филиал ИЦиГ СО РАН, Новосибирская область, Новосибирский район, р. п. Краснообск, Россия

¹ Institute of Cytology and Genetics, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia

² Siberian Research Institute of Plant Production and Breeding – Branch of the Institute of Cytology and Genetics, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Krasnoobsk, Novosibirsk region, Russia

 konov@bionet.nsc.ru

© О.А. Коновалов, Е.А. Орлова, Б.Ф. Немцев, Е.Я. Кондратенко, 2021

2167) and spelt accession к-53660 from Tajikistan were crossed. In most variant, the F₁ plants were resistant, but in the variant where Khakasskaya was used as the mother form, differences were observed: out of 21 plants, 17 plants were F₁ resistant, 4 plants were susceptible. The analysis of segregation was carried out to F₂ generation separately in progeny from resistant and susceptible plants of F₁. Segregation analysis showed that resistance dominated the offspring from resistant plants of the F₁. In the progeny from susceptible F₁ plants most plants were susceptible to both diseases. The effect of leaf pubescence from the accession Khakasskaya on the degree of damage was also evaluated. This result indicates that the accession Khakasskaya is heterogeneous in cytoplasmic determinants. Pubescent plants in the F₂ generation more affected by powdery mildew. Resistance to brown rust was not affected by leaf pubescence. The pubescence segregation corresponded to a digenic ratio of 13:3 for dominant epistasis. There was no significant correlation between resistant to powdery mildew and resistance brown rust. Resistance to powdery mildew and brown rust in the cultivar Novosibirskaya 61 is inherited in most cases as a dominant character.

Key words: *spring bread wheat; powdery mildew; brown rust; resistance; leaf pubescence; direction of crossbreeding.*

For citation: Konovalov A.A., Orlova E.A., Nemtsev B.F., Kondratenko E.Ya. Effect of leaf pubescence and direction of crossbreeding on spring bread wheat resistance to powdery mildew and brown rust. *Pisma v Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Letters to Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2021;7(3):130-137. DOI 10.18699/LettersVJ2021-7-15 (in Russian)

Введение

Один из способов получения экологически чистой продукции – создание устойчивых к патогенам сортов сельскохозяйственных растений. Это также позволяет снизить пестицидную нагрузку на агроценозы. Создание устойчивых сортов возможно путем передачи в них устойчивости к грибным инфекциям от устойчивых сортообразцов. При проведении гибридизации имеет значение ряд дополнительных факторов, таких как направление скрещиваний, морфология растений, год и место оценки по признаку «устойчивости/восприимчивости».

Несмотря на достижения в селекции на устойчивость к патогенам, в фитокомплексе пшеницы основными значимыми болезнями все еще остаются бурая ржавчина (возбудитель *Puccinia triticina* Erikss.) и мучнистая роса (возбудитель *Erysiphe graminis* DC., синоним: *Blumeria graminis* (DC) Speer.; пшеницу поражает форма f. sp. *tritici*). Вредоносность этих грибов уменьшает ассимиляционную поверхность пораженных растений. В Новосибирской области поражение растений этими возбудителями отмечается ежегодно. С учетом того что восприимчивые сорта в среднем снижают урожайность от бурой ржавчины не менее чем на 0.5 т/га, потери от этого патогена только по Западной Сибири составляют от 1.5 до 2.0 млн т (Шаманин и др., 2012). Использование химических средств защиты растений не всегда экономически оправдано, поэтому создание устойчивых к патогенам сортов сельскохозяйственных растений является актуальной задачей. Основной способ создания таких сортов – передача признака устойчивости путем гибридизации. В данной работе изучали расщепление по устойчивости к мучнистой росе и бурой ржавчине в потомствах F₂ от скрещивания устойчивого сорта Новосибирская 61 с тремя неустойчивыми сортообразцами, а также оценивали влияние опушения листьев на степень проявления признака «устойчивость/восприимчивость».

Материал и методы

В качестве родительских форм были использованы устойчивый к мучнистой росе и бурой ржавчине сорт яровой пшеницы Новосибирская 61 (селекция СибНИИРС) и три восприимчивых образца: сорт Скала (селекция бывшей Тулунской ГСС), популяция Хакасская (СИММУТ 2167, [\[wheatpedigree.net/sort/show/75846\]\(http://wheatpedigree.net/sort/show/75846\)\) и образец спельты *Triticum spelta* L. к-53660 \(коллекция ВИРа\) из Таджикистана.](http://</p></div><div data-bbox=)

Сорт яровой мягкой пшеницы Новосибирская 61 (селекции СибНИИРС) несет эффективные гены устойчивости к грибным болезням от пырея *Thinopyrum intermedium* (Host) Barkworth & D.R. Dewey через сорт Тулайковская 10. Родословная сорта:

Эритросперум 865 × АГИС 1
↓
(Веллозум 1381 × Альбидум 653) × Тулайковская 5
↓
Новосибирская 15 × Тулайковская 10
↓
Новосибирская 61

АГИС 1 – замещенная пшенично-пырейная линия, созданная во Всероссийском научно-исследовательском институте фитопатологии М.Е. Синиговцом (1976, 1987). Сорт Новосибирская 15 получен методом ступенчатой гибридизации [(Безенчукская 98 × Иртышанка 10) × Тулунская 10] × Новосибирская 22. Этот сорт сильно восприимчив к бурой ржавчине и мучнистой росе. Анализируя родословную, мы предположили, что устойчивость к листовым болезням у Новосибирской 61 только от устойчивого сорта Тулайковская 10, который несет гены устойчивости от пырея (*LrAgi*) (<https://samniish.ru/pshenica-myagkaya-yarovaya-sort-tulajkovskaya-10.html>).

Гибриды F₁ были получены зимой в теплице и высеяны на инфекционном поле весной 2018 г., потомства F₂ были высеяны на том же инфекционном поле весной 2019 г. Посев семян гибридов и родительских сортов (по 25–30 зерновок) проводили вручную, рядами длиной 0,5 м. Устойчивость растений к болезням определяли на инфекционном поле СибНИИРС, севооборот пар-пшеница, растения инокулировали местной популяцией возбудителей бурой ржавчины и мучнистой росы. Устойчивость к мучнистой росе оценивали в баллах, к устойчивым относили растения с поражением 0.1 и 2.0 балла (Saari, Prescott, 1975; Лебедева, Зуев, 2018). Оценку устойчивости гибридов бурой ржавчиной оценивали по двум показателям: типу реакции образца (балл по шкале: Mains, Jackson, 1926), где 0 – иммунный; 0; – единичные хлоротичные пятна; 1 – высокоустойчивый; 2 – среднеустойчивый; 3 – средневосприимчивый; 4 – сильно восприимчивый

и интенсивности поражения растений (% по шкале Peterson et al., 1948), где 9 – очень высокая устойчивость, признаки поражения отсутствуют; 8 – очень высокая устойчивость, единичные хлоротичные или некротные пятна, возможно с очень мелкими урединиями, с интенсивностью проявления до 5%; 7 – устойчивость, мелкие или средние урединии в хлорозных или некротных пятнах, поражение до 10%; 6 – устойчивость, мелкие или средние урединии в хлорозных или некротных пятнах, поражение до – 15%; 5 – слабая восприимчивость, поражение до 25%; 4–3 – восприимчивость, поражение до 40–65%; 2–1 – высокая и очень высокая вос-

приимчивость, поражение до 90–100% (Методы..., 2012). Для статистической обработки данные сгруппировали в два класса: 9–6 – устойчивые; 5 и менее – восприимчивые. Достоверность оценивали по критерию Пирсона χ^2 .

Результаты

В большинстве гибридных комбинаций F_1 наблюдали полное доминирование устойчивости к бурой ржавчине (рис. 1) как в прямых, так и в обратных скрещиваниях ($h_r = 1$). Однако в варианте, в котором Хакасскую использовали как материнскую форму, есть различия: 17 из 21 растения F_1 были

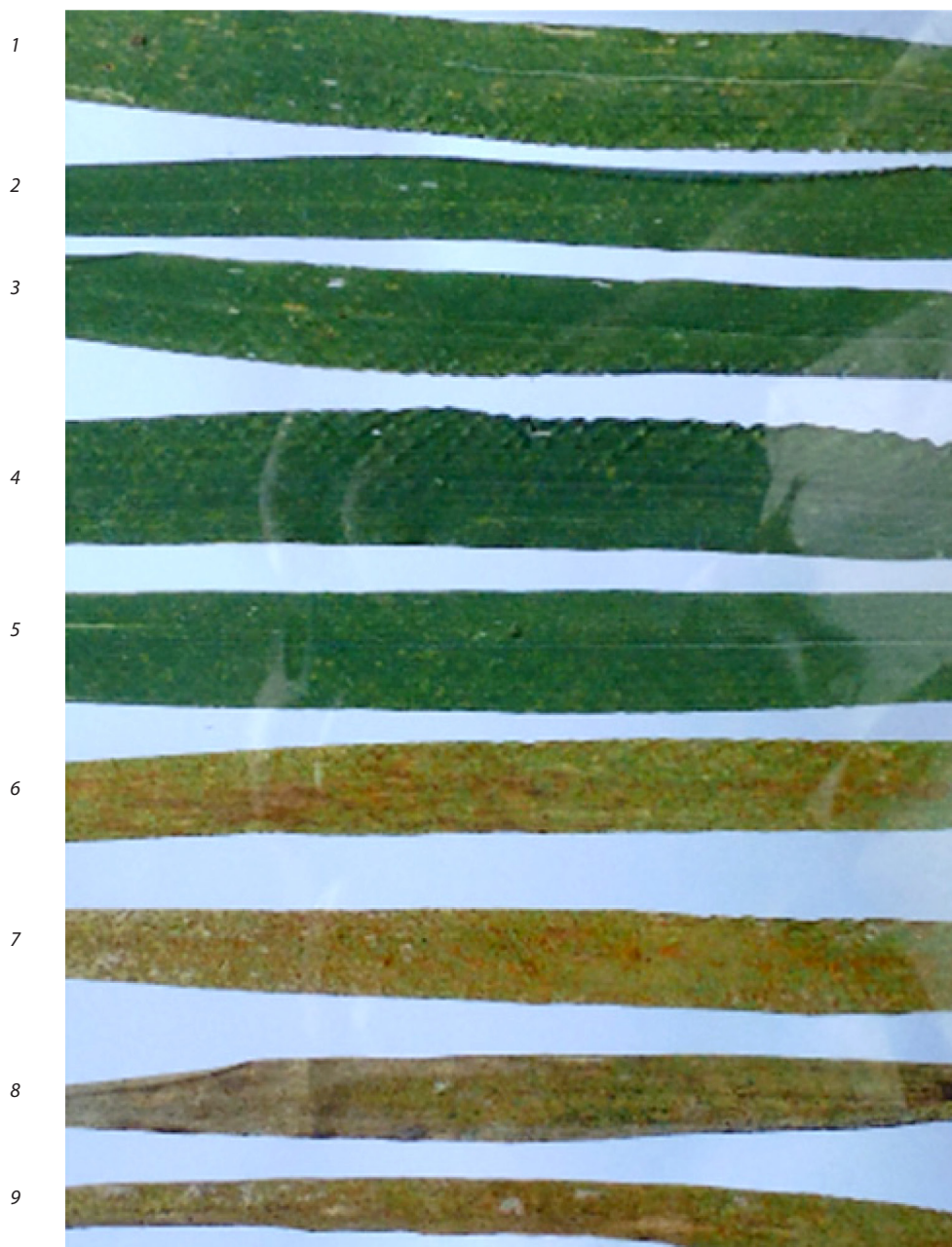


Рис. 1. Фенотипы растений F_1 по устойчивости к бурой ржавчине. Сверху вниз: Новосибирская 61; F_1 (Н61 × Скала); F_1 (Скала × Н61); F_1 (Н61 × Хакасская); F_1 (Хакасская × Н61) устойчивый; F_1 (Хакасская × Н61) восприимчивый; Хакасская; *T. spelta* к-53660; Скала. № 1–5 – устойчивые; № 6–9 – восприимчивые

Таблица 1. Поражение растений в потомствах F₂ мучнистой росой, полевая оценка 2019 и 2020 гг.

Потомство	Поражение, балл					Всего растений	χ ²
	0	1	2	3	4		
2019 г.							
F ₁ устойчивый	52	33	0	9	0	94	15:1
F ₂ (Н61 × Скала)							1.77
F ₁ устойчивый	58	30	0	2	0	90	15:1
F ₂ (Скала × Н61)							2.49
F ₁ устойчивый	58	9	0	23	0	90	3:1
F ₂ (Н61 × Хакас)							0.01
F ₁ устойчивый	46	6	1	22	1	76	3:1
F ₂ (Хакас × Н61)							1.12
F ₁ восприимчивый	2	7	1	24	44	78	–
F ₂ (Хакас × Н61)							
F ₁ без оценки	24	9	0	5	9	47	3:1
F ₃ (Н61 × спельта)							0.57
2020 г.							
F ₁ устойчивый							3:1
F ₂ (Хакас × Н61)	23		1	1	16	41	5.93
							9:7
							0.09
F ₁ восприимчивый			1		24	25	–
F ₂ (Хакас × Н61)							

Примечание. Здесь и в табл. 2–5: Н61 – Новосибирская 61, Хакас – Хакасская

устойчивы, 4 растения неустойчивы. Поэтому анализ расщепления в F₂ проводили отдельно в потомствах от устойчивых и неустойчивых растений F₁. Потомства F₂ были высеяны на том же инфекционном поле весной 2019 г., в июне того же года проведена оценка степени поражения растений мучнистой росой (табл. 1).

Анализ расщеплений показал, что в потомстве от устойчивых растений F₁ доминировала устойчивость. В варианте со Скалой соотношение соответствовало дигенному 15:1, в варианте с Хакасской и спельтой – моногенному 3:1. В потомстве от восприимчивых растений преобладали восприимчивые растения. Такой результат свидетельствует о том, что популяция Хакасская неоднородна по цитоплазматическим детерминантам. Данные 2020 г., полученные на том же поле в тех же потомствах F₂, в основном подтвердили данные 2019 г. Наблюдаемые различия вызваны, по-видимому, разницей погоды и инфекционного фона. Явно выраженный хиатус (разрыв) между группами устойчивых и восприимчивых растений свидетельствует о качественном наследовании. При количественном наследовании наблюдается, как правило, непрерывное нормальное или лог-нормальное распределение фенотипов по степени поражения.

В 2020 г. отмечен избыток восприимчивых растений. Интересно, что соотношение классов расщепления соответствует дигенному соотношению 9:7 (χ² = 0.09), в противоположность тому, что в 2019 г. получено точное соотношение 3:1. В этой связи можно упомянуть известную теорию В.А. Драгавцева о перераспределении генетической формулы признака в разных условиях (Генетика..., 1984; Драгавцев,

Драгавцева, 2011). Однако малая выборка не позволяет сделать обоснованный вывод. В потомстве F₂ от восприимчивого растения F₁ также видим большее число пораженных растений по сравнению с предыдущим годом. Эти результаты указывают, что инфекционный фон в разные годы существенно влияет на соотношение классов расщепления. К характерной особенности Хакасской относится сильное опушение листьев (рис. 2).

Растения F₁ были опушенными, в F₂ происходило расщепление в соотношении 13:3, что соответствует дигенному наследованию для доминантного эпистаза (χ² для 13:3 = 0.38). Отмечены различия по степени поражения растений мучнистой росой у опушенных и неопушенных потомков (табл. 2). Сделано предположение, что имеет место проявление пассивного иммунитета, неопушенные растения поражались в меньшей степени, однако с увеличением интенсивности развития болезни разница в поражении растений уменьшалась (см. табл. 2).

При поражении растений бурой ржавчиной численность классов соответствовала моногенному (в варианте со Скалой) и дигенному (в вариантах с Хакасской и спельтой) соотношениям (табл. 3). Отмечали ту же закономерность, что при поражении мучнистой росой (см. табл. 1): в потомствах от устойчивых растений F₁ преобладали устойчивые формы, от неустойчивых растений F₁ – восприимчивые. Влияние опушения листьев на устойчивость к бурой ржавчине не обнаружено (табл. 4). При сопоставлении данных табл. 1 и 3 видно, что тип наследования к двум болезням не совпадает. Это подтверждается отсутствием значимых корреляций

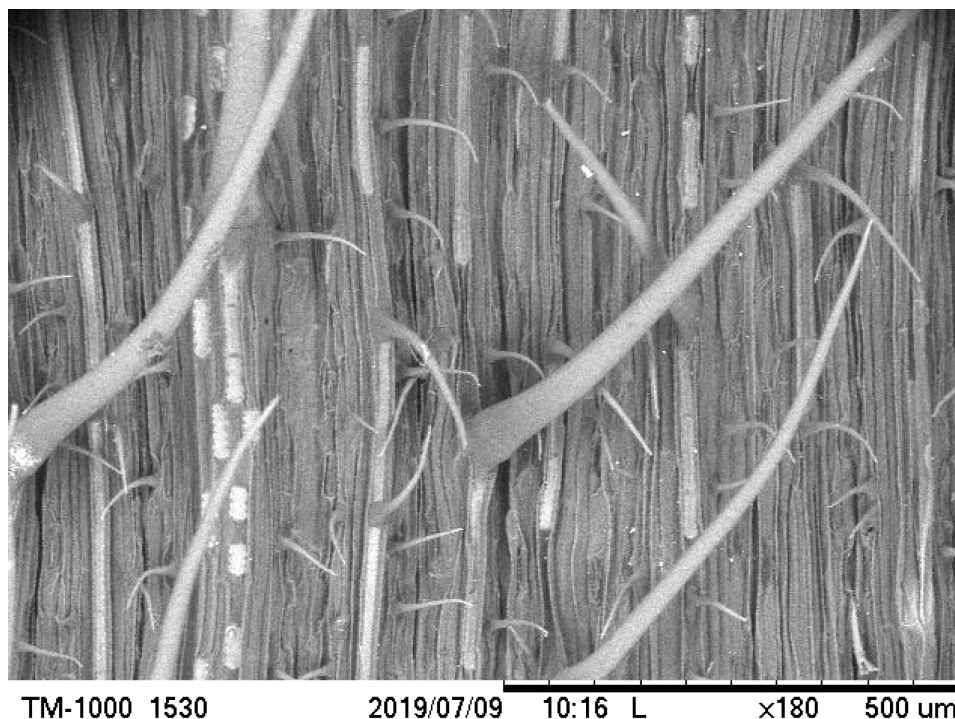


Рис. 2. Опушение пластинки листа образца Хакасская

Таблица 2. Влияние опушения листа на устойчивость к мучнистой росе

Фенотип растения F ₁ , потомство F ₂	Всего растений	Опушенные (+)		Неопушенные (-)	
		число растений	среднее по степени поражения, %	число растений	среднее по степени поражения, %
F ₁ устойчивый F ₂ (Н61 × Хакас)	90	76	7.96 ± 1.24	14	3.93 ± 3.0
F ₁ устойчивый F ₂ (Хакас × Н61)	76	62	9.34 ± 1.53	14	6.07 ± 3.23
F ₁ неустойчивый F ₂ (Хакас × Н61)	78	64	35.08 ± 1.70	14	29.29 ± 3.66
Всего по шести потомствам	244	202	16.98	42	13.10
Ожидаемое для 13:3	–	198.25	–	45.75	–
$\chi^2 = 0.38$					

(табл. 5), которое может быть вызвано тем, что на листьях, сильно пораженных мучнистой росой, оставалось мало места для развития бурой ржавчины.

Обсуждение

В сводке К. Персона и Г. Сидху (1974) в 862 (95%) из 912 рассмотренных работ устойчивость к грибным болезням доминировала над восприимчивостью. Отмечено также, что устойчивость к различным патогенам чаще определяется главными, чем «малыми» генами. В нашей работе устойчивость к мучнистой росе доминировала, но в варианте, в котором восприимчивый образец Хакасская (СМММТ 2167)

использован как материнская форма, 17 растений F₁ были устойчивы, 4 – неустойчивы (см. рис. 1). Поэтому анализ расщепления в F₂ в потомствах от устойчивых и неустойчивых растений F₁ проводился отдельно. Исходя из полученных результатов сделано заключение, что фенотип растения F₁ существенно влияет на расщепление в F₂, особенно на устойчивость к мучнистой росе (см. табл. 1). В потомствах от неустойчивых растений F₁ большая часть растений в потомствах F₂ поражена на 40% и более площади листа. По бурой ржавчине различия меньше, однако также наблюдается тенденция к сдвигу в сторону менее устойчивых растений (см. табл. 3). Вероятно, популяция Хакасская неоднородна

Таблица 3. Поражение растений в потомствах F₂ бурой ржавчиной, полевая оценка 2019 и 2020 гг.

Фенотип F ₁ , потомство F ₂	Поражение, балл*					Всего	χ ²
	9–8	7	6	5	4–3		
2019 г.							
F ₁ устойчивый F ₂ (Н61 × Скала)	61	4	0	15	6	86	3:1 0.02
F ₁ устойчивый F ₂ (Скала × Н61)	67	6	0	12	3	88	3:1 2.97
F ₁ устойчивый F ₂ (Н61 × Хакас)	70	12	1	3	0	86	15:1 1.12
F ₁ устойчивый F ₂ (Хакас × Н61)	54	5	0	9	1	69	15:1 8.0
F ₁ восприимчивый F ₂ (Хакас × Н61)	15	50	1	6	1	73	15:1 1.39
F ₁ без оценки F ₃ (Н61 × спельта)	33	3	0	3	0	39	15:1
2020 г.							
F ₁ устойчивый F ₂ (Хакас × Н61)	21		4	14		39	– 3:1 2.47
F ₁ восприимчивый F ₂ (Хакас × Н61)			2	21		23	–

* Численность выборок в табл. 3 меньше, чем в табл. 1, поскольку со времени оценки мучнистой росы (30.06.2020) до времени оценки бурой ржавчины (14.07.2020) некоторые растения погибли

Таблица 4. Влияние опушения листа на устойчивость к бурой ржавчине

Фенотип растения F ₁ , потомство F ₂	Всего растений	Опушенные (+)		Неопушенные (–)	
		Число растений	Среднее по устойчивости	Число растений	Среднее по устойчивости
F ₁ устойчивый F ₂ (Н61 × Хакас)	86	72	2.1 ± 0.66	14	2.2 ± 1.56
F ₁ устойчивый F ₂ (Хакас × Н61)	69	56	4.6 ± 1.29	13	4.8 ± 2.75
F ₁ неустойчивый F ₂ (Хакас × Н61)	73	59	8.0 ± 1.03	14	7.9 ± 2.09

Таблица 5. Корреляция между устойчивостью к мучнистой росе и устойчивостью к бурой ржавчине

Фенотип растения F ₁ , потомство F ₂	Коэффициент корреляции	Всего растений
F ₁ устойчивый, F ₂ (Н61 × Скала)	0.30	86
F ₁ устойчивый, F ₂ (Скала × Н61)	0.34	88
F ₁ устойчивый, F ₂ (Н61 × Хакас)	0.34	86
F ₁ устойчивый, F ₂ (Хакас × Н61)	0.22	69
F ₁ неустойчивый, F ₂ (Хакас × Н61)	–0.17	73
F ₁ без оценки, F ₃ (Н61 × спельта)	–0.05	39

по цитоплазматическим детерминантам, то есть в этой популяции есть по крайней мере два типа цитоплазмы, один из которых способствует устойчивости, другой – восприимчивости. Ряд исследований свидетельствует, что функциональное состояние митохондрий заметно влияет на устойчивость растений к патогенам (Рубин и др., 1975).

В литературных источниках встречаются противоречивые сведения о влиянии опушения листьев на устойчивость растений к патогенам. Различная степень опушенности листа у 19 видов костреца (*Bromus*) не влияла на поражение растений бурой ржавчиной (Ward, 1902) так же, как и в нашем исследовании. Н.И. Вавилов (1986) приводит несколько примеров, когда опушение повышало устойчивость, но это было получено на двудольных растениях. Исследователь обнаружил, что иммунитет персидской пшеницы (*T. persicum* Vav. = syn. *T. carthlicum* Nevski) к мучнистой росе и ржавчине не связан с опушением колоса, листьев и другими морфологическими признаками (Вавилов, 1962). Отсутствие взаимосвязи между опушением листа и восприимчивостью к бурой ржавчине, септориозу и мучнистой росе было обнаружено еще в ряде работ (Webster, 1977; Roberts et al., 1979).

В работе Т.С. Маркеловой (1983) выявлена положительная корреляционная зависимость между слабым опушением листьев у ряда сортов яровой пшеницы и интенсивностью их поражения бурой ржавчиной в сочетании с меньшим, по сравнению с восприимчивыми сортами, числом устьиц на единице площади листа, их замедленным раскрытием в утренние часы, а также фитонцидностью клеточного сока и инфекционных капель.

В исследованиях Л.Т. Бабаянца установлено, что на опушенном сорте мягкой яровой пшеницы Одесская 13 оседало в 2–3 раза больше телиоспор (летняя спора) стеблевой ржавчины, чем на неопушенных сортах (Бабаянц, 1970; Гешеле, Бабаянц, 1970). Это может способствовать повышенному поражению опушенных растений. В работе Н.П. Бехтольд и ее коллег (2020) изогенные линии сорта Саратовской 29 с редким коротким опушением и без него поражались слабее возбудителем мучнистой росы, чем сам опушенный сорт Саратовская 29 и ее изогенная линия, имеющие более плотное опушение листьев.

Аналогично в нашей работе обнаружено, что неопушенные растения меньше поражались мучнистой росой, причем различия между опушенными и неопушенными растениями зависели от степени поражения: чем выше средний уровень поражения в данных потомствах, тем меньше различия. Повидимому, влияние опушения листьев на степень поражения мучнистой росой и бурой ржавчиной в значительной мере зависит от внешних условий и общего инфекционного фона и в разные годы может проявляться по-разному или вообще не оказывать влияния. Причиной различий может быть большее количество спор, оседающих на опушенных пластинках листа, а также то, что с неопушенных растений споры легче смываются дождем и/или росой. В то же время известно, что сильно опушенные сорта пшеницы более устойчивы к поражению насекомыми (жуком-листоедом, шведской мухой) (Пшеница..., 1970), но это совсем другие признаки.

Расщепление по опушению листа соответствует дигенному соотношению для доминантного эпистаза 13:3 (см.

табл. 2). У диплоидной пшеницы *T. boeoticum* Boiss. признак наследуется моногенно (Sharma, Waines, 1994). При анализе наследования опушения листа у тетраплоидных пшениц (Цапайкин, Крупнов, 1988) расщепление в F_2 соответствовало соотношениям 15:1 и 63:1, однако в одном варианте получено соотношение 149:24, что так же, как и в нашей работе, соответствует соотношению 13:3 ($\chi^2 = 2.70$). Можно предположить, что у образца Хакасская признак определяется двумя неаллельными генами, взаимодействующими по принципу доминантного эпистаза: отсутствие опушения проявляется у рецессивных гомозигот по одному локусу, но только при наличии доминантного гена (в гомо- или гетерозиготном состоянии) в другом локусе.

У разных сортообразцов полиплоидных пшениц признак может определяться несколькими генами, локализованными, по данным разных авторов, в хромосомах 4A, 4B, 5A, 7B, 7D (Пшеница..., 1970; Майстренко, 1976; Гончаров, 2012; Дорошкова и др., 2014).

Таким образом, в исследованном нами материале на устойчивость/восприимчивость к грибным инфекциям влияют три фактора: а) расщепление по одному или двум главным генам, с доминантными аллелями устойчивости и рецессивными аллелями восприимчивости; б) два типа цитоплазмы популяции Хакасская, один из которых способствует устойчивости, другой восприимчивости растений F_1 , вызывают различия в расщеплении потомств F_2 ; в) опушение листа, увеличивающее степень поражения опушенных растений.

Заключение

Устойчивость к мучнистой росе и бурой ржавчине у сорта Новосибирская 61 наследуется в большинстве случаев как доминантный признак. Некоторые гибриды этого сорта на цитоплазме Хакасской оказались восприимчивы к мучнистой росе и бурой ржавчине, а устойчивость наследовалась, скорее, как рецессивный признак. Это свидетельствует о неоднородности популяции Хакасская и о влиянии цитоплазматических детерминантов на проявление признака «устойчивость/восприимчивость». Признак «опушение листьев» от популяции Хакасская наследовался как дигенный, по типу доминантного эпистаза. Неопушенные растения в потомствах F_2 менее поражены мучнистой росой, степень различий зависела от общего уровня поражения. Влияние опушения листа на устойчивость растений к бурой ржавчине статистически недостоверно. Тип наследования к двум болезням не совпадает, устойчивость может контролироваться одним или двумя доминантными генами, причем не только от устойчивого, но и от восприимчивого родителя. Возможно, это – результат комплементарного взаимодействия генов. Для изучения этого явления необходимы дополнительные исследования.

Список литературы / References

- Бабаянц Л.Т. Природа полевой устойчивости пшеницы к стеблевой ржавчине *Puccinia graminis* f. sp. *tritici* Pers. и методы ее выявления в селекционной практике: автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Одесса, 1970.
[Babayants L.T. The nature of the field resistance of wheat to stem rust *Puccinia graminis* f. sp. *tritici* Pers. and methods of its detection in

- breeding practice: Synopsis of Cand. Agricul. Sci. Diss. Odessa, 1970. (in Russian)]
- Бехтольд Н.П., Орлова Е.А., Пшеничникова Т.А., Афонников Д.А., Зубаирова У.С. Изучение основных параметров устойчивости яровой пшеницы к мучнистой росе. В: Генофонд и селекция растений. V международная конференция. 11–13 ноября 2020 г. Доклады и сообщения. Новосибирск: ИЦиГ СО РАН, 2020;54-59. [Bechtold N.P., Orlova E.A., Pshenichnikova T.A., Afonnikov D.A., Zubairova U.S. Study of the main parameters of spring wheat resistance to powdery mildew. In: Gene pool and plant selection. V international conference. November 11–13, 2020. Reports and communications. Novosibirsk: ICG SB RAS, 2020;54-59. (in Russian)]
- Вавилов Н.И. Избранные труды. М.; Л.: Наука, 1962. Т. 3. [Vavilov N.I. Selected works. Moscow; Leningrad: Science, 1962. V. 3. (in Russian)]
- Вавилов Н.И. Иммуниет растений к инфекционным заболеваниям. М.: Наука, 1986. [Vavilov N.I. Immunity of plants to infectious diseases. Moscow: Science, 1986. (in Russian)]
- Генетика признаков продуктивности яровых пшениц в Западной Сибири: монография / В.А. Драгавцев, Р.А. Цильке, Б.Г. Рейтер, В.А. Воробьев, А.Г. Дубровская, Н.И. Коробейников, В.В. Новохатин, В.П. Максименко, А.Г. Бабакишиев, В.Г. Илющенко, Н.А. Калашник, Ю.П. Зуйков, А.М. Федотов. Отв. ред. Д.К. Беляев. Новосибирск: Наука, 1984. [Genetics of signs of productivity of spring wheat in Western Siberia / V.A. Dragavtsev, R.A. Tsilke, B.G. Reuters, V.A. Vorobiev, A.G. Dubrovskaya, N.I. Korobeynikov, V.V. Novokhatin, V.P. Maksimenko, A.G. Babakishiev, V.G. Ilyushchenko, N.A. Kalashnik, Y.P. Zuikov, A.M. Fedotov. Ed. D.K. Belyaev. Novosibirsk: Science, 1984. (in Russian)]
- Гешеле Э.Э., Бабаянц Л.Т. Анатомические особенности строения стебля пшеницы, ограничивающие развитие стеблевой ржавчины. С.-х. биология. 1970;5(3):373-376. [Geshele E.E., Babayants L.T. Anatomical features of the structure of the wheat stem, limiting the development of stem rust. *Agricultural Biol.* 1970;5(3):373-376. (in Russian)]
- Гончаров Н.П. Сравнительная генетика пшениц и их сородичей. Изд. 2-е, испр. и доп. Новосибирск: Академическое изд-во «Гео», 2012. [Goncharov N.P. Comparative genetics of wheat and their relatives. Edn. 2nd, rev. and add. Novosibirsk: Geo Academic Publishing House, 2012. (in Russian)]
- Дорошков А.В., Афонников Д.А., Пшеничникова Т.А. Генетический анализ опушения листа у изогенных линий мягкой пшеницы сорта Новосибирская 67. *Генетика*. 2014;50(2):172-180. DOI 10.7868/S0016675813120023. [Doroshkov A.V., Afonnikov D.A., Pshenichnikova T.A. Genetic analysis of leaf pubescence in isogenic lines of bread wheat Novosibirskaya 67. *Russ. J. Genet.* 2014;50(2):153-160. DOI 10.1134/S1022795413120028]
- Драгавцев В.А., Драгавцева Е.В. Механизмы сдвигов доминирования количественных признаков яровой пшеницы в разных географических точках. *Генетика*. 2011;47(5):691-696. [Dragavtsev V.A., Dragavtseva E.V. Mechanisms sustaining displacements of quantitative trait dominance in spring wheat of various geographical regions. *Russ. J. Genet.* 2011;47(5):691-696. DOI: 10.1134/S1022795411050036]
- Лебедева Т.В., Зуев Е.В. Наследование устойчивости к мучнистой росе у некоторых образцов яровой мягкой пшеницы из коллекции ВИР. *VAVILOVIA*. 2018;1(1):18-24. DOI 10.30901/2658-3860-2018-1-18-24. [Lebedeva T.V., Zuev E.V. Inheritance of resistance to powdery dew in some samples of spring soft wheat from the VIR collection. *VAVILOVIA*. 2018;1(1):18-24. DOI 10.30901/2658-3860-2018-1-18-24. (in Russian)]
- Майстренко О.И. Идентификация и локализация генов, контролирующих опушение листа молодых растений мягкой пшеницы. *Генетика*. 1976;12(5):5-15. [Maistrenko O.I. Identification and localization of genes controlling the pubescence of the leaf of young soft wheat plants. *Genetika*. 1976;12(5):5-15. (in Russian)]
- Маркелова Т.С. Изучение некоторых защитных особенностей у сортов яровой пшеницы против бурой ржавчины на первых этапах инфекционного процесса и наследование их при гибридизации: автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1983. [Markelova T.S. Studying some protective features in varieties of spring wheat against brown rust at the first stages of the infectious process and inheriting them during hybridization: Synopsis of Cand. Agricul. Sci. Diss. Moscow, 1983. (in Russian)]
- Методы оценки и отбора исходного материала при создании сортов пшеницы устойчивых к бурой ржавчине: монография. Под ред. С.С. Санина. М.: ООО «РС дизайн», 2012. [Methods for evaluating and selecting the starting material when creating wheat varieties resistant to brown rust. Ed. S.S. Sanin. Moscow: LLC RS Design, 2012. (in Russian)]
- Персон К., Сидху Г. Генетика взаимоотношений в системе паразит-хозяин. В: Использование мутаций в селекции растений на устойчивость к болезням. Л.: ВИР, 1974;15-27. [Person K., Sidhu G. Genetics of relationships in the parasite-host system. In: Use of mutations in plant breeding for disease resistance. Leningrad: VIR Publishing House, 1974;15-27. (in Russian)]
- Пшеница и ее улучшение: монография; пер. с англ. Под ред. М.М. Якубцинера. М.: Колос, 1970. [Wheat and wheat improvement. Madison, Wisconsin, USA: Amer. Soc. Agronomy, 1967.]
- Рубин Б.А., Арциховская Е.В., Аксенова В.А. Биохимия и физиология иммунитета растений. М.: Высшая школа, 1975. [Rubin B.A., Artsikhovskaya E.V., Aksenova V.A. Biochemistry and physiology of plant immunity. Moscow: Higher School, 1975. (in Russian)]
- Синиговец М.Е. Перенесение устойчивости к ржавчине от пырея в пшеницу путем добавления и замещения хромосом. *Генетика*. 1976;12(9):13-20. [Sinigovets M.E. Transfer of rust resistance from couch grass to wheat by addition and substitution of chromosomes. *Genetika*. 1976;12(9):13-20. (in Russian)]
- Синиговец М.Е. Использование генетической информации пырея в селекции пшеницы. *Селекция и семеноводство*. 1987;3:8-10. Sinigovets M.E. Use of couch grass genetic information in wheat selection. *Breeding Seed Production*. 1987;3:8-10. (in Russian)]
- Цапайкин А.П., Крупнов В.А. Генетический контроль опушения листа у яровой твердой пшеницы. *Цитология и генетика*. 1988;22(2):32-36. [Tsapaykin A.P., Krupnov V.A. Genetic control of leaf desiccation in spring hard wheat. *Cytol. Gen.* 1988;22(2):32-36.]
- Шаманин В.П., Моргунов А.И., Манес Я., Зеленский Ю.И., Чурсин А.С., Левшунов М.А., Потоцкая И.В., Лихенко И.Е., Манько Т.А., Каракоз И.И., Табаченко А.В., Петуховский С.Л. Селекционно-генетическая оценка популяций яровой мягкой пшеницы сибирского питомника челночной селекции СИММИТ. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2012;16(1):21-32. [Shamanin V.P., Morgunov A.I., Manes J., Zelenskiy Y.I., Chursin A.S., Levshunov M.A., Pototskaya I.V., Likhenko I.E., Manko T.A., Karakoz I.I., Tabachenko A.V., Petukhovskiy S.L. Breeding and genetic estimation of spring bread wheat populations of the siberian shuttle breeding nursery of CIMMYT. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2012;16(1):21-32. (in Russian)]
- Mains E.B., Jackson H.S. Physiological specialization in the leaf rust of wheat, *Puccinia triticina* Erikss. *Phytopathol.* 1926;16:89-120.
- Peterson R.F., Champbell A.B., Hannah A.E. A diagrammatic scale for estimating rust intensity of leaves and stem of cereals. *Can. J. Res.* 1948;26(5):496-500.
- Roberts J.J., Gallun R.L., Patterson F.L., Foster J.E. Effects of wheat leaf pubescence on the Hessian fly. *J. Econom. Entomol.* 1979;72(2):211-214.
- Saari E.E., Prescott L.M. A scale for appraising the foliar intensity of wheat diseases. *Plant Dis. Rep.* 1975;59:377-380.
- Sharma H.C., Waines J.G. Inheritance of leaf pubescence in diploid wheat. *J. Heredity*. 1994;85(4):286-288.
- Ward M. On the relations between host and parasite in the Bromes their brown rust *Puccinia dispersa* Eriks. *Ann. Bot.* 1902;16(62):233-315.
- Webster J.A. The cereal leaf beetle in North America: breeding for resistance in small grains. *Ann. NY Acad. Sci.* 1977;287:230-237.

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Поступила в редакцию 14.06.2021. После доработки 19.07.2021. Принята к публикации 03.08.2021.