

Перевод на английский язык <https://vavilov.elpub.ru/jour>

Влияние транслокации 7DL-7Ae#1L·7Ae#1S на продуктивность и качество зерна яровой мягкой пшеницы

С.Н. Сибикеев¹✉, Е.И. Гультяева², А.Е. Дружин¹, Л.В. Андреева¹

¹ Федеральное аграрное научное учреждение Юго-Востока, Саратов, Россия

² Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений, Пушкин, Санкт-Петербург, Россия

✉ sibikeev_sergey@mail.ru

Аннотация. Транслокация 7DL-7Ae#1L·7Ae#1S с геном *Lr29* от хромосомы 7Ae#1 пырея удлиненного ($2n = 70$) привлекает внимание селекционеров мягкой пшеницы эффективностью против возбудителя листовой ржавчины. Однако ее влияние на хозяйственно полезные показатели изучено недостаточно. В представленной статье исследована агрономическая ценность транслокации 7DL-7Ae#1L·7Ae#1S у аналогов яровой мягкой пшеницы сортов Саратовская 68 и Саратовская 70 в течение 2019–2021 гг. Наличие гена *Lr29* у исследуемого материала было подтверждено с помощью ПЦР-анализа с маркером Lr29F24. Линии с геном *Lr29* характеризовались высокой устойчивостью к *Puccinia triticina* как на фоне естественной эпифитотии, так и в лабораторных условиях. Транслокация 7DL-7Ae#1L·7Ae#1S у аналогов сорта Саратовская 68 снижала продуктивность зерна во все годы исследований. В среднем понижение составило 35 и 42 %, или в абсолютных цифрах 1163 и 1039 против 1802 кг/га у сорта-реципиента. В то же время у линий-аналогов сорта Саратовская 70 отмечено понижение урожайности зерна в 2019 и 2020 гг. и не было отличий в 2021 г. В среднем понижение урожайности было 18 и 32 %, или в абсолютных цифрах 1101 и 912 против 1342 кг/га у сорта-реципиента. У аналогов обоих сортов выявлено значимое понижение массы 1000 зерен, которое колебалось от 14 до 20 % на сорте Саратовская 68 и 17–18 % – на сорте Саратовская 70. Увеличение периода «всходы–колошение» обнаружено только у линий-аналогов сорта Саратовская 68, которое составило в среднем 1.3 суток. У аналога сорта Саратовская 70 различий по этому показателю не было. Транслокация 7DL-7Ae#1L·7Ae#1S не влияла на высоту растений и устойчивость к полеганию у всего набора линий. Исследования качества муки и хлеба у линий с транслокацией 7DL-7Ae#1L·7Ae#1S выявили значимое увеличение содержания зернового белка и клейковины. Однако наблюдались различия между линиями сортов Саратовская 68 и Саратовская 70 по влиянию на показатели альвеографа. Если у линий сорта Саратовская 68 отмечалось понижение упругости, отношения упругости теста к растяжимости, то у линий сорта Саратовская 70 эти показатели повышались. Все линии увеличивали силу муки и объем хлебцев, но если у линий сорта Саратовская 68 была повышенная хлебопекарная оценка, то линии сорта Саратовская 70 не отличались от реципиента.

Ключевые слова: мягкая пшеница; транслокация 7DL-7Ae#1L·7Ae#1S; линии-аналоги; эффективность гена *Lr29*; влияние на продуктивность и качество зерна.

Для цитирования: Сибикеев С.Н., Гультяева Е.И., Дружин А.Е., Андреева Л.В. Влияние транслокации 7DL-7Ae#1L·7Ae#1S на продуктивность и качество зерна яровой мягкой пшеницы. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2022;26(6): 537-543. DOI 10.18699/VJGB-22-65

The effect of the 7DL-7Ae#1L·7Ae#1S translocation on the productivity and quality of spring bread wheat grain

S.N. Sibikeev¹✉, E.I. Gulyaeva², A.E. Druzhin¹, L.V. Andreeva¹

¹ Federal Center of Agriculture Research of the South-East Region, Saratov, Russia

² All-Russian Research Institute of Plant Protection, Pushkin, St. Petersburg, Russia

✉ sibikeev_sergey@mail.ru

Abstract. The 7DL-7Ae#1L·7Ae#1S translocation with the *Lr29* gene attracts the attention of bread wheat breeders by its effectiveness against *Puccinia triticina*. However, its impact on useful agronomic traits has been little studied. In this report, the prebreeding value of 7DL-7Ae#1L·7Ae#1S was studied in analogue lines (ALs) of spring bread wheat cultivars Saratovskaya 68 and Saratovskaya 70 during 2019–2021. The presence of the *Lr29* gene was confirmed by using molecular marker Lr29F24. The ALs with the *Lr29* gene were highly resistant to *P. triticina* against a natural epiphytotic background and in laboratory conditions. 7DL-7Ae#1L·7Ae#1S in Saratovskaya 68 ALs reduced grain productivity in all years of research. On average, the decrease was 35 and 42 %, or in absolute figures 1163 and 1039 against 1802 kg/ha in the cultivar-recipient. In Saratovskaya 70 ALs, there was a decrease in grain yield in 2019 and 2020, and there were no differences in 2021. On average, the decrease was 18 and 32 %, or in absolute figures 1101 and 912 against 1342 kg/ha in the cultivar-recipient. The analogues of both cultivars showed a significant decrease in the weight of 1000 grains, which ranged from 14 to 20 % for Saratovskaya 68 and 17–18 % for Saratovskaya 70. An increase in the period of germination-earring

was noted only in Saratovskaya 68 lines, which averaged 1.3 days. ALs of Saratovskaya 70 had no differences in this trait. 7DL-7Ae#1L-7Ae#1S did not affect plant height and lodging resistance in all ALs. Studies of the bread-making quality in lines with 7DL-7Ae#1L-7Ae#1S revealed a significant increase in grain protein and gluten content. As for the effect on the alveograph indicators, there were differences between ALs of both cultivars. While Saratovskaya 68 ALs had a decrease in elasticity and in the ratio of dough tenacity to the extensibility, Saratovskaya 70 lines had an increase in these indicators. All lines increased the flour strength and the loaves volume, but while Saratovskaya 68 ALs had an increased porosity rating, Saratovskaya 70 ALs had the same rating as the recipient.

Key words: bread wheat; translocation 7DL-7Ae#1L-7Ae#1S; analogue lines; efficiency of the *Lr29* gene; effect on grain productivity and bread-making quality.

For citation: Sibikeev S.N., Gulyaeva E.I., Druzhin A.E., Andreeva L.V. The effect of the 7DL-7Ae#1L-7Ae#1S translocation on the productivity and quality of spring bread wheat grain. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2022;26(6):537-543. DOI 10.18699/VJGB-22-65

Введение

Нижнее Поволжье Российской Федерации является одним из основных регионов, выращивающих мягкую пшеницу. Большинство посевов сконцентрировано в Саратовской и Волгоградской областях. В 2020 г. общая площадь посевов под мягкой пшеницей (озимой и яровой) в Саратовской области составила 1 380 524 га, (<http://srtv.gks.ru/storage/mediabank/f2raAGzs>), в Волгоградской области – 1 528 000 га (https://volgastat.gks.ru/storage/mediabank/posev_21.pdf). По данным «Государственного реестра селекционных достижений, допущенных к использованию на 2021 г.», в Нижнем Поволжье зарегистрировано 90 сортов озимой и 27 сортов яровой мягкой пшеницы (gossortrf.ru/wp-content/uploads/2021/04/Итоговый-реестр-2021.pdf).

В этом регионе одним из основных грибных заболеваний пшеницы является листовая ржавчина (возбудитель *Puccinia triticina* f. sp. *tritici* Erikss.). Хотя для ряда зерносеющих регионов России в последнее десятилетие отмечается снижение значения этой болезни, потери от нее достаточно велики (Gulyaeva et al., 2021). В Нижнем Поволжье болезнь встречается ежегодно, а сильные эпифитотии наблюдаются раз в три-четыре года (Гуляева и др., 2020). Последняя сильная эпифитотия была в вегетационный сезон 2017 г. (Сибикеев и др., 2020). Несмотря на большое количество зарегистрированных в этом регионе сортов озимой и яровой мягкой пшеницы, значительная часть из них восприимчива к *P. triticina* (Gulyaeva et al., 2021). Так, в левобережной части Саратовской области преобладают сорта яровой мягкой пшеницы Саратовская 42, Саратовская 55 и Альбидум 32, которые не защищены никакими генами устойчивости или неэффективным геном *Lr10* (Гуляева и др., 2020; Gulyaeva et al., 2021).

В целом для каждого региона России имеется свой набор сортов мягкой пшеницы, имеющих гены устойчивости к листовой ржавчине (*Lr*-гены). Однако он не велик и ограничивается генами: *Lr1*, *Lr3*, *Lr9*, *Lr10*, *Lr19*, *Lr20*, *Lr24*, *Lr26*, *Lr34*, *Lr37* и *Lr6Agi1*, *Lr6Agi2*, *LrSp*. Эти гены используются в практической селекции в различных комбинациях, но в основном непреодоленные гены лишь *LrSp*, *Lr6Agi1*, *Lr6Agi2* (Gulyaeva et al., 2021). Причем можно предполагать, что два последних гена аллельны (Sibikeev et al., 2017). В связи с этим в большинстве селекционеров России происходят поиск и перенос в перспективный материал новых неидентифицированных *Lr*-генов от диких сородичей (Давоян и др., 2017; Davoyan et al., 2019, 2021; Гуляева и др., 2020) или привлечение эффективных ра-

нее не использованных *Lr*-генов (Сибикеев и др., 2019). К последним относится ген *Lr29*, высокоэффективный как в России (Gulyaeva et al., 2021), так и за рубежом (Labuschagne et al., 2002; Li et al., 2018; Atia et al., 2021).

Как известно, ген *Lr29* интрогрессирован в мягкую пшеницу сорта Chinese Spring из короткого плеча 7Ae#1 хромосомы *Agropyrum elongatum* (Host) Beauvois = *Thinopyrum ponticum* (Podp.) Backworth and Dewey гомеологической рекомбинацией (Sears, 1973). E.R. Sears (1973) выделил 7D/Ag#11-перенос, который отличался от других устойчивым типом реакции к возбудителю листовой ржавчины. В сравнении с другими генами устойчивости к листовой ржавчине (*Lr24*, *Lr19*), интродуцированными от *Ag. elongatum*, ген *Lr29* не имеет сцепления с генами устойчивости к возбудителю стеблевой ржавчины и желтого цвета муки (McIntosh et al., 1995). В каталоге генных символов пшеницы не указано ни одного коммерческого сорта с этим геном (McIntosh et al., 2013). Однако имеется информация о наличии *Lr29* в египетских сортах (Atia et al., 2021). Исходя из исследований Е.И. Гуляевой, в наборе российских сортов мягкой пшеницы, как озимой, так и яровой, его нет (Gulyaeva et al., 2021). Почему такое ограниченное использование в практической селекции гена *Lr29*, точнее 7DL-7Ae#1L-7Ae#1S-транслокации, неизвестно.

Вопрос, связано ли это с тем, что она не компенсирует отсутствия пшеничного хроматина либо содержит нежелательные сцепления, открыт, так как мало информации о влиянии этой транслокации на хозяйственно полезные признаки. Из доступных источников к настоящему времени известно лишь о двух исследованиях транслокации 7DL-7Ae#1L-7Ae#1S – в Канаде и ЮАР (Dyck, Lukow, 1988; Labuschagne et al., 2002), сконцентрированных в основном на изучении качества муки и хлеба и осуществленных в мелкоделяночных посевах в один-два вегетационных сезона. В России такие исследования не проводили. Для определения влияния транслокации 7DL-7Ae#1L-7Ae#1S с геном *Lr29* на продуктивность зерна и качество муки хлеба в лаборатории генетики и цитологии Федерального аграрного научного центра Юго-Востока были созданы линии-аналоги яровой мягкой пшеницы на сортах Саратовская 68 и Саратовская 70.

Цель наших исследований – по результатам изучения линий-аналогов яровой мягкой пшеницы выявить перспективность транслокации 7DL-7Ae#1L-7Ae#1S с геном *Lr29* для практической селекции как по эффективности против *P. triticina*, так и по влиянию на продуктивность зерна и качество муки и хлеба.

Материалы и методы

Исследованы следующие генотипы: 1) сорта-реципиенты яровой мягкой пшеницы Саратовская 68 (С68) и Саратовская 70 (С70); 2) линии-аналоги яровой мягкой пшеницы Саратовская 68*4//TcLr29; 3) линии-аналоги яровой мягкой пшеницы Саратовская 70*4//TcLr29. Линии-аналоги получены скрещиванием сортов С68 и С70 с почти изогенной линией сорта Thatcher (TcLr29, RL-6080), содержащей транслокацию 7DL-7Ae#1L·7Ae#1S с геном Lr29, с последующим четырехкратным беккроссированием с сортами-реципиентами. Всего получено 20 линий-аналогов от сорта С68 и 11 – от сорта С70. В дальнейшие исследования были взяты по две линии-аналоги от каждого сорта. Так как оба сорта-реципиента восприимчивы к возбудителю листовой ржавчины, то основным критерием при отборах в беккроссах была устойчивость к *P. triticina*.

Два различных сорта-реципиента были взяты в исследование для выявления возможного влияния генотипа реципиента на изучаемые признаки. Сорта С68 и С70 различаются между собой. Первый сорт – остистый, краснозерный, белоколосый, высокорослый, среднеспелый, восприимчив к возбудителю листовой ржавчины, содержит неэффективный ген Lr10 (Гульяева и др., 2020), по качеству муки и хлеба относится к категории ценных пшениц. Второй сорт – безостый, белозерный, белоколосый, высокорослый, скороспелый, восприимчив к возбудителю листовой ржавчины, не содержит никаких Lr-генов (Гульяева и др., 2020), по качеству муки и хлеба относится к категории ценных пшениц.

Исследования включали три этапа. Первый этап – подтверждение наличия чужеродного материала у исследуемых линий-аналогов С68*4//TcLr29 (С68Lr29) и С70*4//TcLr29 (С70Lr29). Для этого была проведена идентификация Lr-генов с использованием молекулярного маркера Lr29 (Lr29F24) (Procunier et al., 1995). ДНК выделяли из листьев 5-дневных проростков микрометодом по методике D.V. Dorokhov и E. Clocke (1997). Из каждой линии брали по три растения. Концентрация ДНК в рабочем растворе составляла 50–100 нг/мкл. Полимеразную цепную реакцию осуществляли в амплификаторе MyCycler Thermal Cycler (Bio-Rad, США) при следующих условиях: 94 °С – 3 мин, 35 циклов (94 °С – 30 с, 60 °С – 30 с, 72 °С – 1 мин). Амплифицированные фрагменты разделяли электрофорезом в 1.5 % агарозном геле в 1×TBE-буфере, гели окрашивали бромистым этидием и фотографировали в ультрафиолетовом свете. В качестве положительного контроля была линия TcLr29.

Второй этап – оценка восприимчивости линий к возбудителю листовой ржавчины на ювенильной стадии и стадии взрослых растений. Восприимчивость растительного материала на стадии взрослых растений (фаза молочно-восковой спелости) – в полевых условиях Федерального аграрного научного центра Юго-Востока при сильной эпифитотии патогена в 2017 г. (Сибикеев и др., 2020).

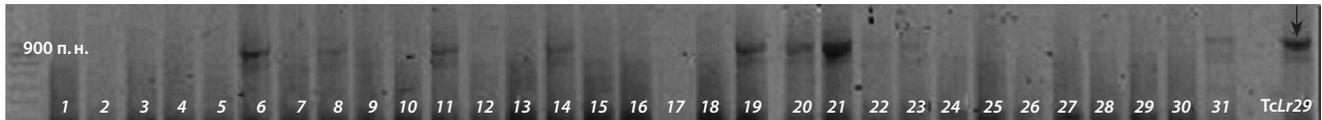
В полевых условиях тип инфекции оценивали по шкале А.Р. Roelfs с коллегами (1992), где R – устойчивость, MR – умеренная устойчивость, MS – умеренная восприимчивость и S – восприимчивость. Степень поражения ржавчиной (%) была определена согласно шкале R.F. Peterson

с коллегами (1948). Оценку линий на ювенильной стадии проводили в лабораторных условиях в фазе первого листа во Всероссийском институте защиты растений в 2018 г. Для лабораторной оценки использовали клоны *P. triticina*, маркированные вирулентностью к генам Lr9 (K9), Lr19 (K19), Lr26 (K26) и сборную саратовскую популяцию патогена. Тест-клон K9 был выделен из уральской популяции, тест-клон K19 – из тамбовской, K26 – из красnodарской популяции. Саратовская популяция собрана на Лысогорском фитопитомнике Саратовской области в 2018 г. Используемые тест-клоны и популяция были авирулентными к линиям Thatcher (TcLr) с генами Lr24, Lr23, Lr28, Lr29, Lr39(= 41), Lr45, Lr47, Lr51, Lr53 и вирулентными – с генами Lr1, Lr2a, Lr2b, Lr2c, Lr3a, Lr3bg, Lr3ka, Lr10, Lr14a, Lr15, Lr16, Lr17, Lr18, Lr20, Lr30.

Клон K9 был вирулентным по отношению к линии TcLr9 и авирулентным – к TcLr19, TcLr26; клон K19 вирулентен к TcLr19 и авирулентен – к TcLr9, TcLr26; клон K26 вирулентен к TcLr26, авирулентен – к TcLr9, TcLr19. Эти тест-клоны *P. triticina* были выбраны для анализа, так как вирулентность к Lr9 распространена в Уральском регионе, к Lr19 – в Среднем и Нижнем Поволжье и к Lr26 – во всех регионах Российской Федерации, где выращивается мягкая пшеница.

Саратовская популяция патогена была представлена смесью двух рас: вирулентные – к линии TcLr19, авирулентные – к TcLr9, TcLr26 и вирулентные – к линии TcLr26, авирулентные – к TcLr9, TcLr19. Для инфицирования использовали 10–12-дневные проростки (фаза первого листа) исследуемых линий-аналогов и сортов-реципиентов, выращенные в сосудах с почвой, их опрыскивали водной суспензией спор каждого тест-клона и популяцией с добавлением детергента Твин 80. После заражения растения помещали в светоустановку с контролируемыми условиями (температура 20 °С, фотопериод 16 ч день/8 ч ночь). Тип реакции пшеницы определяли по шкале Е.В. Mains и Н.С. Jackson (1926), где: 0 – отсутствие симптомов; 0 – некрозы без пустул; 1 – очень мелкие пустулы, окруженные некрозом и хлорозом; 2 – пустулы среднего размера, окруженные некрозом; 3 – пустулы среднего размера без некроза; 4 – крупные пустулы без некроза; X – пустулы на одном и том же листе разных типов; присутствуют хлорозы и некрозы. Растения, поражение которых составляло 0–2 балла, относили к устойчивым (R), а 3, 4 и X (S) – к восприимчивым (Mains, Jackson, 1926).

Третий этап – оценка показателей продуктивности зерна, физических и хлебопекарных свойств теста и хлеба у линий-аналогов С68Lr29 и С70Lr29 в сравнении с сортами-реципиентами С68 и С70. Исследования проводили в 2019–2021 гг. Гидротермический коэффициент за период вегетации мягкой пшеницы в 2019 г. составил 0.6 (очень засушливые условия), в 2020 г. – 0.8 (засушливые условия) и 2021 г. – 0.9 (засушливые условия). Основными отличиями погодных условий 2019 и 2021 гг. были высокие температуры в период цветения (выше средней многолетней на 4.2 и 8.0 °С соответственно) при пониженном количестве осадков (ниже среднего многолетнего на 13 мм), что резко снизило продуктивность зерна. В то же время в 2020 г. в период цветения наблюдалась пониженная температура (ниже средней многолетней на 1 °С) при повышенном



Электрофореграмма, иллюстрирующая амплификацию фрагментов в присутствии маркера Lr29F24/Lr29R24.

M – маркер длины 1000/100–500 (Диаэм). Стрелкой указан диагностический фрагмент длиной 900 п.н. Дорожки: 1–20 – линии-аналоги C68Lr29; 21–31 – C70Lr29.

количестве осадков (выше средней многолетней на 48 мм), что повысило урожайность зерна.

Экспериментальный материал рендомизированно высевали в 7 м² делянки в 3-кратной повторности. Норма высева – 400 зерен на 1 м². Качество муки и хлеба оценивали по содержанию сырой клейковины, крепость которой определяли на приборе ИДК-3, а также по показателям альвеографа Шопена с выпечкой опытных образцов хлебцев. Содержание белка в зерне урожая 2020 и 2021 гг. выявляли на анализаторе зерна Infratec™ 1241. Полученные данные по каждому набору линий-аналогов и соответствующему сорту-реципиенту подвергали однофакторному дисперсионному анализу со множественными сравнениями по Дункану с помощью пакета селекционно-генетических программ Agros-2.10.

Результаты

Идентификация генов устойчивости

Для подтверждения наличия транслокации 7DL-7Ae#1L-7Ae#1S и, соответственно, гена *Lr29* у линий-аналогов C68Lr29 и C70Lr29 осуществлен ПЦР-анализ с маркером Lr29F24 (Procunier et al., 1995).

Всего проанализирован 31 образец, продукт амплификации размером 900 п. н. определен у линий № 6, 8, 11, 14, 19, 20 (C68Lr29), № 21 и 31 (C70Lr29) (см. рисунок). На основании проведенного молекулярного анализа с использованием маркера, разработанного для выявления транслокации 7DL-7Ae#1L-7Ae#1S с геном *Lr29*, сделано предположение, что данные линии-аналоги несут транслокацию, а следовательно, ген *Lr29*. Для определения влияния транслокации 7DL-7Ae#1L-7Ae#1S на хозяйственно ценные признаки были взяты линии № 6 и 8 C68Lr29 и № 21, 31 – C70Lr29.

Фитопатологический анализ устойчивости к возбудителю листовой ржавчины

В условиях инфекционного фона 2017 г. все линии с геном *Lr29* показали устойчивый тип реакции (R) (пораженность 0 %, тип реакции – IT = 1), в то время как сорта-реципиенты C68 и C70 проявили восприимчивость к патогену (S) (пораженность 40 и 60 %, тип реакции IT = 3). Сходные результаты получены при инокуляции линий в фазе проростков (табл. 1).

Таким образом, фитопатологический анализ устойчивости к возбудителю листовой ржавчины у линий-аналогов C68Lr29 и C70Lr29 в полевых и лабораторных условиях показал высокий уровень их устойчивости и эффективность гена *Lr29* по сравнению с исходными сортами-реципиентами.

Таблица 1. Характеристика восприимчивости линий с транслокацией 7DL-7Ae#1L-7Ae#1S и родительских сортов к патогену *P. triticina* в фазе проростков

| Сорт, линия | Тип реакции (IT), балл | | | Саратовская популяция <i>P. triticina</i> |
|-------------|------------------------|-----|-----|---|
| | Тест-клоны K9 | K19 | K26 | |
| C68 | 3 | 3 | 3 | 3 |
| C68Lr29-6 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| C68Lr29-8 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| C70 | 3 | 3 | 3 | 3 |
| C70Lr29-21 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| C70Lr29-31 | 0 | 0 | 0 | 0 |

Влияние транслокации 7DL-7Ae#1L-7Ae#1S на продуктивность зерна и качество муки и хлеба

Результаты изучения продуктивности зерна у линий с транслокацией 7Ae#1L-7Ae#1S (ген *Lr29*) продемонстрировали, что в среднем за период с 2019 по 2021 г. нет значимых различий по урожайности у линий по сравнению с сортами-реципиентами C68 и C70 (табл. 2), что ожидаемо, так как показатели по продуктивности в 2020 г. в три-пять раз превышают урожайность 2019 и 2021 гг. Схожие результаты были получены при определении влияния *Sr22+Sr25* и *Sr22+Sr35*-комбинаций генов на линиях яровой мягкой пшеницы по сравнению с сортами Л503 и Фаворит. Урожайность зерна у этих сортов и линий была в 2.3–2.7 раза выше в 2020 г. по сравнению с 2019 г. (Sibikeev et al., 2021). Тем не менее анализ продуктивности зерна отдельно по годам выявил, что у линий-аналогов C68Lr29 по всем трем годам изучения урожайность была существенно ниже, чем у сорта-реципиента C68. Схожие выводы были при сравнении продуктивности зерна у линий C70Lr29 по двум годам изучения (2019 и 2020) и лишь в вегетационный сезон 2021 г. урожайность зерна линий была на уровне сорта-реципиента C70.

Как упоминалось выше, сезоны 2019–2021 гг. характеризовались засухой, но при этом сезон 2020 г. выделялся распределением осадков в течение вегетационного периода. В этот год наблюдался избыток влаги от всходов до цветения, а затем отмечалась засуха с высокими температурами до полного созревания. Основным положительным моментом вегетационного периода 2020 г. было повышенное количество осадков в третьей декаде июня (фаза «цветение яровой мягкой пшеницы»). При этом превышение многолетних показателей составило 80 % при пониженной температуре воздуха, что в дальнейшем способствовало более высокой урожайности зерна.

Таблица 2. Показатели продуктивности зерна у линий яровой мягкой пшеницы с транслокацией 7DL-7Ae#1L-7Ae#1S (ген *Lr29*) в 2019–2021 гг.

| Сорт, линия | Всходы–колошение, сут, среднее за 2019–2021 гг. | Урожайность зерна, кг/га | | | | Масса 1000 зерен, г, среднее за 2019–2021 гг. | Белок, %, среднее за 2020–2021 гг. |
|--------------------|---|--------------------------|---------|---------|---------|---|------------------------------------|
| | | 2019 г. | 2020 г. | 2021 г. | Среднее | | |
| C68 | 41.0 | 684 | 3650 | 1073 | 1802 | 30.9 | 16.6 |
| C68 <i>Lr29-6</i> | 42.3 | 562 | 2578 | 348 | 1163 | 26.6 | 18.9 |
| C68 <i>Lr29-8</i> | 42.3 | 462 | 2344 | 340 | 1049 | 24.6 | 18.5 |
| HCP ₀₅ | 1.0 | 110 | 238 | 121 | NS | 2.7 | 0.5 |
| C70 | 40.0 | 562 | 3164 | 299 | 1342 | 36.0 | 16.7 |
| C70 <i>Lr29-21</i> | 40.7 | 352 | 2574 | 378 | 1101 | 29.4 | 17.5 |
| C70 <i>Lr29-31</i> | 40.0 | 307 | 2112 | 318 | 912 | 29.7 | 17.5 |
| HCP ₀₅ | NS | 152 | 250 | 115 | NS | 5.2 | 0.5 |

В среднем за 2019–2021 гг. анализ массы 1000 зерен как одного из важных элементов продуктивности зерна показал значимое понижение у обеих линий *C68Lr29* – 26.6 и 24.6 г, по сравнению с сортом-реципиентом – 30.9 г. Схожие результаты получили у линий-аналогов *C70Lr29* – 29.4 и 29.7 г против 36.0 г у *C70* (см. табл. 2).

Влияние транслокации 7DL-7Ae#1L-7Ae#1S на продолжительность периода «всходы–колошение» в среднем за 2019–2021 гг. было неоднозначным. Если наблюдались значимые различия между обеими линиями *C68Lr29* (42.3 сут) и сортом-реципиентом *C68* (41 сут), то у линий *C70Lr29* (40.7 и 40.0 сут) и сорта *C70* (40.0 сут) достоверных различий не было. Таким образом, установлено неодинаковое влияние транслокации 7DL-7Ae#1L-7Ae#1S в разных генотипах сортов-реципиентов: у линий, созданных на среднеспелом сорте *C68*, период «всходы–колошение» удлинился, а на скороспелом *C70* он остался на уровне реципиента. По высоте растений и устойчивости к полеганию различий между исследуемыми линиями и сортами-реципиентами не было (данные не представлены).

К сожалению, для большого числа интрогрессивных линий мягкой пшеницы вовлечение чужеродной генетической изменчивости ухудшает ряд показателей качества муки и хлеба. Поэтому при изучении влияния интрогрессии фрагментов хромосом от родственных видов в мягкую пшеницу важным этапом является определение качества конечной продукции – муки и хлеба. В среднем за 2020–2021 гг. было обнаружено, что линии с транслокацией 7DL-7Ae#1L-7Ae#1S значимо превысили по содержанию белка в зерне сорта-реципиенты (см. табл. 2). Причем на линиях-аналогах *C68Lr29* это превышение достигало 2 %, а на *C70Lr29* – 0.8 %.

По показателям клейковины получены следующие результаты: линии *C68Lr29* существенно превысили по содержанию клейковины сорт-реципиент *C68*, а именно: 41.7 и 41.4 против 31.4 % у реципиента, при HCP₀₅ = 2.5. По крепости клейковины у линий *C68Lr29* значимых различий с сортом-реципиентом не было. Но следует отметить, что по показателям ИДК-3 у линий *C68Lr29* клейковина была более слабая – 76 и 80 е. п., против 72 у сорта *C68*. У линий *C70Lr29* отмечалось значительное превышение по содержанию клейковины сорта-реципиента *C70*, а именно: 37.0 и 38.5 против 35.0 % у реципиента, при HCP₀₅ = 1.5. По крепости клейковины у линий больших

различий с сортом-реципиентом не было. Кроме того, по показателям ИДК-3 у линий *C70Lr29* клейковина первой группы – 71 и 75 е. п., как и у *C70* – 69 е. п.

При изучении показателей альвеографа выявлено, что линии *C68Lr29* отличались не только от сорта-реципиента, но и между собой. По упругости теста и отношению упругости теста к растяжимости (*P/L*) отмечено понижение, но у одной из линий *C68Lr29* понижение упругости (*P*) было незначимое. Линии *C68Lr29* продемонстрировали неоднозначное влияние транслокации 7DL-7Ae#1L-7Ae#1S на силу муки – одна линия незначимо снизила, а вторая значимо повысила этот показатель. По пористости мякиша и объему хлеба у линий *C68Lr29* по отношению к сорту-реципиенту *C68* наблюдалось повышение, но у одной из линий повышение объема хлеба было несущественным. В то же время у линий *C70Lr29* влияние транслокации 7DL-7Ae#1L-7Ae#1S на показатели альвеографа было однозначным: повышение упругости теста, равное отношению *P/L*, повышение силы муки, объема хлеба, по пористости хлеба высокая оценка на уровне сорта-реципиента *C70* (табл. 3).

Обсуждение

Как уже отмечалось выше, ген *Lr29* в составе транслокации 7DL-7Ae#1L-7Ae#1S высокоэффективен против популяций возбудителя листовой ржавчины во многих странах мира. Известно только о двух патотипах *P. triticina* из Турции и одном из Пакистана, вирулентных к этому гену (Huerta-Espino, 1992, по McIntosh et al., 1995). В наших исследованиях эффективность гена *Lr29* была подтверждена как во время сильной эпифитотии листовой ржавчины в Саратовской области (*R*-тип устойчивости и тип реакции на патоген IT = 1), так и в лабораторных исследованиях. Линии с геном *Lr29* характеризовались устойчивостью при инокуляции изолятами *P. triticina*, вирулентными к *Lr9*, *Lr19*, *Lr26* (IT = 0;). Так как в полевых условиях оценивали взрослые растения в стадии начала налива зерна, а при лабораторных исследованиях – проростки в фазе одного листа, то можно утверждать об экспрессии защитного действия *Lr29* в течение всего вегетационного сезона.

При анализе влияния транслокации 7DL-7Ae#1L-7Ae#1S (ген *Lr29*) необходимо отметить размер самой транслокации. Как видно из ее обозначения, она включает в себя

Таблица 3. Показатели качества муки и хлеба у линий яровой мягкой пшеницы с транслокацией 7DL-7Ae#1L-7Ae#1S (ген *Lr29*) в среднем за 2020 г.

| Сорт, линия | Альвеограф* | | Хлеб** | | | |
|--------------------|---------------|------------|-------------------|----------------------------|------------------|-------------|
| | <i>P</i> , мм | <i>P/L</i> | <i>W</i> , ед. а. | <i>V</i> , см ³ | Пористость, балл | Цвет мякиша |
| C68 | 97 | 1.5 | 281 | 710 | 4.2 | Белый |
| C68 <i>Lr29-6</i> | 79 | 1.0 | 268 | 820 | 4.9 | Белый |
| C68 <i>Lr29-8</i> | 88 | 1.0 | 314 | 750 | 5.0 | Белый |
| HCP ₀₅ | 9 | 0.3 | 20 | 40 | 0.3 | |
| C70 | 91 | 1.5 | 222 | 820 | 4.9 | Белый |
| C70 <i>Lr29-21</i> | 103 | 1.6 | 327 | 875 | 4.8 | Белый |
| C70 <i>Lr29-31</i> | 110 | 1.8 | 280 | 870 | 5.0 | Белый |
| HCP ₀₅ | 9 | NS | 30 | 40 | NS | |

* Показатели альвеографа: *P* – упругость теста; *P/L* – отношение упругости теста к растяжимости; *W* – сила муки.

** Показатели оценки хлеба: *V* – объем хлеба, пористость.

часть длинного плеча и все короткое плечо хромосомы 7Ae#1 пырея удлиненного и часть длинного плеча хромосомы 7D мягкой пшеницы. Точка разрыва указывается в дистальной части 7DL-7Ae#1L плеч (Friebe et al., 1996). Таким образом, есть основания ожидать большого влияния на агрономические показатели, в первую очередь на продуктивность зерна и качество муки и хлеба.

К сожалению, мало исследований по изучению влияния транслокации 7DL-7Ae#1L-7Ae#1S (ген *Lr29*) на хозяйственно ценные признаки (пребридинговое изучение) (Dyck, Lukow, 1988; Labuschagne et al., 2002). Эти исследования проводили на почти изогенных линиях сорта Thatcher (Dyck, Lukow, 1988) и сортов Thatcher и Karee (Labuschagne et al., 2002). В основном они были сконцентрированы на определении влияния транслокации 7DL-7Ae#1L-7Ae#1S на показатели качества муки и хлеба. Осуществлено одногодичное исследование на продуктивность зерна, которое показало нейтральное влияние на урожайность зерна (Dyck, Lukow, 1988).

В нашей работе, по результатам трехлетних полевых испытаний в условиях дефицита влаги (засухи разной степени), на линиях C68*Lr29* установлено значимое снижение продуктивности зерна все три сезона. Схожее влияние обнаружено на линиях C70*Lr29*, у которых два сезона из трех было существенное снижение урожайности зерна. P.L. Dyck и O.M. Lukow (1988) и M.T. Labuschagne с коллегами (2002) выявили положительное влияние на содержание белка в зерне. Наши результаты согласуются с этим выводом. Повышение содержания белка в зерне линий-аналогов, по сравнению с сортами-реципиентами, составило от 0.8 до 2.0 %. Наблюдалось также совпадение выводов о положительном влиянии на объем экспериментальных хлебцев. По результатам наших исследований, превышение составило от 40 до 110 см³. По отношению упругости теста к растяжимости (*P/L*) так же, как и в работе M.T. Labuschagne с коллегами (2002), нами был определен эффект сорта-реципиента. Так, на линиях C68*Lr29* отмечалось понижение на показатель *P/L*, а на линиях C70*Lr29* – нейтральный эффект. В работе P.L. Dyck и O.M. Lukow (1988) установлено положительное или нейтральное влияние на массу 1000 зерен. По нашим данным, присутствие транслокации 7DL-7Ae#1L-7Ae#1S пони-

жает этот показатель, причем у двух наборов линий-аналогов – по трем годам изучения. Понижение составило от 4.3 до 6.6 г.

По остальному набору изучаемых признаков наши данные дополняют результаты P.L. Dyck и O.M. Lukow (1988) и M.T. Labuschagne с коллегами (2002). Так, в исследованиях (Dyck, Lukow, 1988) и (Labuschagne et al., 2002) показаны положительное или нейтральное влияние на водопоглотительную способность и выход муки и отрицательный эффект на время образования теста. Нами установлено положительное влияние на содержание клейковины и незначимое снижение ее крепости. Выявлен эффект сорта-реципиента на упругости теста. Так, у линий C68*Lr29* транслокация 7DL-7Ae#1L-7Ae#1S понижает этот показатель, а у C70*Lr29* значительно повышает. По влиянию на силу муки у линий C70*Lr29* отмечено значимое повышение, в то время как у линий C68*Lr29* одна линия незначимо понизила, а вторая значимо повысила этот показатель. Возможно, что у набора линий C68*Lr29*, кроме эффекта транслокации 7DL-7Ae#1L-7Ae#1S, оказал влияние отбор при создании линий. M.T. Labuschagne с коллегами (2002) также наблюдали эффекты отборов внутри набора почти изогенных линий сорта Karee с геном *Lr29*, которые имели неоднозначные показатели качества муки.

В наших исследованиях все линии-аналоги либо повышали оценку пористости хлеба (линии C68*Lr29*), либо имели высокую оценку на уровне сорта-реципиента (линии C70*Lr29*). Кроме того, выявлено различное влияние (в зависимости от сорта-реципиента) на длительность периода «всходы–колошение». Установлены значимые различия между линиями C68*Lr29* (42.3 сут) и сортом-реципиентом C68 (41 сут), а у линий C70*Lr29* (40.7 и 40.0 сут) и сортом C70 (40.0 сут) различий не было. Не обнаружено влияния транслокации 7DL-7Ae#1L-7Ae#1S на высоту растений и устойчивость к полеганию.

Заключение

Подтверждена высокая эффективность гена *Lr29* к саратовской популяции возбудителя листовой ржавчины, а также патотипам, вирулентным к *Lr9*, *Lr19*, *Lr26*. По всему изучаемому комплексу хозяйственно ценных признаков

линии-аналоги с транслокацией 7DL-7Ae#1L-7Ae#1S (ген *Lr29*) были более перспективны по показателям качества муки и хлеба, чем сорта-реципиенты, но уступали им по продуктивности зерна. Снижение урожайности зерна, по всей видимости, связано с понижением засухоустойчивости по сравнению с сортами-реципиентами Саратовская 68 и Саратовская 70. Для дальнейшего использования транслокации 7DL-7Ae#1L-7Ae#1S (ген *Lr29*) в селекционных программах необходимо проведение дополнительных исследований по снижению отрицательного влияния на ряд агрономически важных признаков.

Список литературы / References

- Гультяева Е.И., Сибикеев С.Н., Дружин А.Е., Шайдаюк Е.Л. Расширение генетического разнообразия сортов яровой мягкой пшеницы по устойчивости к бурой ржавчине (*Puccinia triticina* Eriks.) в Нижнем Поволжье. *С.-х. биология*. 2020;55(1):27-44. DOI 10.15389/agrobiology.2020.1.27rus.
- [Gulyaeva E.I., Sibikeev S.N., Druzhin A.E., Shaydayuk E.L. Enlargement of genetic diversity of spring bread wheat resistance to leaf rust (*Puccinia triticina* Eriks.) in Lower Volga region. *Selskhozaystvennaya Biologiya = Agricultural Biology*. 2020;55(1):27-44. DOI 10.15389/agrobiology.2020.1.27rus. (in Russian)]
- Давоян Р.О., Бебякина И.В., Давоян Э.Р., Миков Д.С., Бадаева Е.Д., Адонина И.Г., Салина Е.А., Зинченко А.С., Зубанова Ю.С. Использование синтетической формы Авродес для передачи устойчивости к листовой ржавчине от *Aegilops speltoides* мягкой пшенице. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2017;21(6):663-670. DOI 10.18699/VJ17.284.
- [Davoyan R.O., Bebyakina I.V., Davoyan E.R., Mikov D.S., Badaeva E.D., Adonina I.G., Salina E.A., Zinchenko A.N., Zubanova Y.S. Use of a synthetic form Avrodes for transfer of leaf rust resistance from *Aegilops speltoides* to common wheat. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2017;21(6):663-670. DOI 10.18699/VJ17.284. (in Russian)]
- Сибикеев С.Н., Дружин А.Е., Гультяева Е.И., Андреева Л.В. Анализ влияния 4AS.4AL-7S#2S транслокации на продуктивность и качество зерна яровой мягкой пшеницы. *Усп. соврем. естествознания*. 2019;8:34-38. DOI 10.17513/use.37179.
- [Sibikeev S.N., Druzhin A.E., Gulyaeva E.I., Andreeva L.V. Analysing effects of 4AS.4AL-7S#2S translocation upon yields and grain quality of spring milling wheat. *Uspekhi Sovremennogo Estestvoznaniya = Advances in Current Natural Sciences*. 2019;8:34-38. DOI 10.17513/use.37179. (in Russian)]
- Сибикеев С.Н., Конькова Э.А., Салмова М.Ф. Характеристика вирулентности возбудителя бурой ржавчины мягкой пшеницы в условиях Саратовской области. *Аграр. науч. журнал*. 2020;9:40-44. DOI 10.28983/asj.y2020pp40-44.
- [Sibikeev S.N., Konkova E.A., Salmova M.F. Characteristic of the bread wheat leaf rust pathogen virulence in the Saratov region conditions. *Agrarnyy Nauchnyy Zhurnal = Agrarian Scientific Journal*. 2020;9:40-44. DOI 10.28983/asj.y2020pp40-44. (in Russian)]
- Atia M.A.M., El-Khateeb E.A., Abd El-Maksoud R.M., Abou-Zeid M.A., Salah A., Abdel-Hamid A.M.E. Mining of leaf rust resistance genes content in Egyptian bread wheat collection. *Plants*. 2021;10:1378. DOI 10.3390/plants10071378.
- Davoyan R.O., Bebyakina I.V., Davoyan E.R., Mikov D.S., Zubanova Y.S., Boldakov D.M., Badaeva E.D., Adonina I.G., Salina E.A., Zinchenko A.N. The development and study of common wheat introgression lines derived from the synthetic form RS7. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2019;23(7):827-835. DOI 10.18699/VJ19.556.
- Davoyan R.O., Bebyakina I.V., Davoyan E.R., Zubanova Y.S., Boldakov D.M., Mikov D.S., Bibishev V.A., Zinchenko A.N., Badaeva E.D. Using the synthetic form RS5 to obtain new introgressive lines of common wheat. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2021;25(7):770-777. DOI 10.18699/VJ21.088.
- Dorokhov D.B., Clocke E. A rapid and economic technique for RAPD analysis of plant genomes. *Russ. J. Genet.* 1997;33(4):358-365.
- Dyck P.L., Lukow O.M. The genetic analysis of two interspecific sources of leaf rust resistance and their effect on the quality of common wheat. *Can. J. Plant Sci.* 1988;68:633-639. DOI 10.4141/CJPS88-076.
- Friebe B., Jiang J., Raupp W.J., McIntosh R.A., Gill B.S. Characterization of wheat-alien translocations conferring resistance to diseases and pests current status. *Euphytica*. 1996;91:59-87. DOI 10.1007/BF00035277.
- Gulyaeva E.I., Shaydayuk E.L., Gannibal P.B. Leaf rust resistance genes in wheat cultivars registered in Russia and their influence on adaptation processes in pathogen populations. *Agriculture*. 2021;11:319. DOI 10.3390/agriculture11040319.
- Labuschagne M.T., Pretorius Z.A., Grobbelaar B. The influence of leaf rust resistance genes *Lr29*, *Lr34*, *Lr35* and *Lr37* on bread making quality in wheat. *Euphytica*. 2002;124:65-70. DOI 10.1023/A:1015683216948.
- Li J., Shi L., Wang X., Zhang N., Wei X., Zhang L., Yang W., Liu D. Leaf rust resistance of 35 wheat cultivars (lines). *J. Plant Pathol. Microbiol.* 2018;9:429. DOI 10.4172/2157-7471.1000429.
- Mains E.B., Jackson H.S. Physiological specialization in the leaf rust of wheat *Puccinia triticina* Eriks. *Phytopathology*. 1926;16:89-120.
- McIntosh R.A., Wellings C.R., Park R.F. Wheat Rusts. An Atlas of Resistance Genes. Melbourne: CSIRO, 1995.
- McIntosh R.A., Yamazaki Y., Dubcovsky J., Rogers W.J., Morris C., Appels R., Xia X.C. Catalogue of gene symbols for wheat. In: 12th Int. Wheat Genet. Symp., 8-13 September. 2013. Yokohama, Japan. 2013;29-30.
- Peterson R.F., Campbell A.B., Hannah A.E. A diagrammatic scale for estimating rust intensity on leaves and stems of cereals. *Can. J. Res.* 1948;26(5):496-500. DOI 10.1139/cjr48c-033.
- Procunier J.D., Townley-Smith T.F., Fox S., Prashar S., Gray M., Kim W.K., Czarnecki E., Dyck P.L. PCR-based RAPD/DGGE markers linked to leaf rust resistance genes *Lr29* and *Lr25* in wheat (*Triticum aestivum* L.). *J. Genet. Breed.* 1995;49:87-92.
- Roelfs A.P., Singh R.P., Saaru E.E. Rust Diseases of Wheat: Concepts and Methods of Disease Management. Mexico, D.F.: CIMMYT, 1992.
- Sibikeev S.N., Baranova O.A., Druzhin A.E. A prebreeding study of introgression spring bread wheat lines carrying combinations of stem rust resistance genes, *Sr22+Sr25* and *Sr35+Sr25*. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2021;25(7):713-722. DOI 10.18699/VJ21.081.
- Sibikeev S.N., Druzhin A.E., Badaeva E.D., Shishkina A.A., Dragovich A.Y., Gulyaeva E.I., Kroupin P.Y., Karlov G.I., Khuat T.M., Divashuk M.G. Comparative analysis of *Agropyron intermedium* (Host) Beauv 6Agⁱ and 6Agⁱ² chromosomes in bread wheat cultivars and lines with wheat-wheatgrass substitutions. *Russ. J. Genet.* 2017;53(3):314-324. DOI 10.1134/S1022795417030115.
- Sears E.R. Agropyron-wheat transfers induced by homoeologous pairing. In: Proceeding of the 4th International Wheat Genetic Symposium. Columbia. Missouri. USA, 1973:191-199.

ORCID ID

S.N. Sibikeev orcid.org/0000-0001-8324-9765
E.I. Gulyaeva orcid.org/0000-0001-7948-0307

A.E. Druzhin orcid.org/0000-0002-3968-2470
L.V. Andreeva orcid.org/0000-0002-3631-1084

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Поступила в редакцию 07.02.2022. После доработки 23.05.2022. Принята к публикации 23.05.2022.