

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

Комплексная устойчивость линий яровой и озимой мягкой пшеницы к биотическим и абиотическим стрессам

И.Ф. Лапочкина¹✉, Н.Р. Гайнуллин¹, О.А. Баранова², Н.М. Коваленко², Л.А. Марченкова¹,
О.В. Павлова¹, О.В. Митрошина¹

¹ Федеральный исследовательский центр «Немчиновка», пос. Новоивановское, Московская область, Россия

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

✉ inna-lapochkina@yandex.ru

Аннотация. Оригинальный исходный материал яровой и озимой мягкой пшеницы с групповой устойчивостью к стеблевой и бурой ржавчинам создан с использованием новых доноров устойчивости к стеблевой ржавчине – озимой мягкой пшеницы GT 96/90 (Болгария) и линии 119/4-06rw с генетическим материалом соответственно видов *Triticum migushovae* и (*Aegilops speltoides* и *Secale cereale*), линии яровой пшеницы 113/00i-4, полученной с привлечением видов *Ae. triuncialis* и *T. kiharae*, а также ярового образца 145/00i с генетическим материалом вида *Ae. speltoides*, устойчивого к бурой ржавчине. Передачу эффективных *Sr*-генов потомству отслеживали с помощью молекулярных маркеров. Новые линии прошли полевую оценку устойчивости к бурой и стеблевой ржавчине при эпифитотийном развитии болезней в Центральном регионе Российской Федерации, а также на Северном Кавказе и в Западной Сибири и показали высокую устойчивость к этим патогенам. Четырнадцать генотипов с групповой устойчивостью к этим болезням и родительские формы, принимавшие участие в происхождении линий, в лабораторных условиях оценили на устойчивость к темно-бурой (*Cochliobolus sativus*) и желтой (*Pyrenophora tritici-repentis*) пятнистостям с применением изолятов из Казахстана и Омска. Выделена высокоустойчивая родительская форма озимой мягкой пшеницы из коллекции «Арсенал», 119/4-06rw (пшенично-эгилопсно-ржаной гибрид $2n = 42$) с групповой устойчивостью к двум пятнистостям и четыре среднеустойчивых генотипа к обоим изолятам желтой пятнистости (из казахстанской и омской популяций патогена), а также генотипы, устойчивые к омскому изоляту *P. tritici-repentis* (родительская форма 113/00i-4 и линии 1-16i, 6-16i, 9-16i). Среди образцов озимой пшеницы выделено четыре с групповой устойчивостью к темно-бурой и желтой пятнистостям. Дополнительно оценена стрессоустойчивость линий в лабораторных условиях на ранних этапах онтогенеза к засолению NaCl и длительному затоплению семян водой. Линии 33-16i, 37-16i, 32-16i и 9-16i проявили высокую способность противостоять избытку влаги. Высокой солеустойчивостью, превышающей средний показатель, 49.7 %, характеризовались линии 33-16i, 37-16i, 32-16i и 3-16i. Среди озимых генотипов выделены образцы с повышенной устойчивостью к гипоксии, 37-19w, 32-19w, 16-19w, 90-19w, и солеустойчивостью – 20-19w, 9-19w, 37-19w, 90-19w, достоверно превышающие стандартный сорт Московская 39. Эти образцы представляют интерес как источники устойчивости к анаэробному и солевому стрессу, а также как доноры устойчивости к группе грибных заболеваний: бурой и стеблевой ржавчинам и желтой пятнистости листьев. Повышенный уровень устойчивости нового исходного материала мы связываем с наличием чужеродных транслокаций у исходных родительских форм, участвовавших в происхождении линий.
Ключевые слова: мягкая пшеница; стеблевая и бурая ржавчины; темно-бурая и желтая пятнистости; солеустойчивость; устойчивость к гипоксии.

Для цитирования: Лапочкина И.Ф., Гайнуллин Н.Р., Баранова О.А., Коваленко Н.М., Марченкова Л.А., Павлова О.В., Митрошина О.В. Комплексная устойчивость линий яровой и озимой мягкой пшеницы к биотическим и абиотическим стрессам. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2021;25(7):723-731. DOI 10.18699/VJ21.082

Complex resistance of spring and winter bread wheat lines to biotic and abiotic stresses

I.F. Lapochkina¹✉, N.R. Gainullin¹, O.A. Baranova², N.M. Kovalenko², L.A. Marchenkova¹, O.V. Pavlova¹, O.V. Mitroshina¹

¹ Federal Research Center "Nemchinovka", Novoivanovskoe, Moscow region, Russia

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

✉ inna-lapochkina@yandex.ru

Abstract. An original initial material of spring and winter bread wheat with group resistance to stem and leaf rust was developed using new donors of resistance to stem rust: winter soft wheat GT 96/90 (Bulgaria) and accession 119/4-06rw with genetic material of the species *Triticum migushovae* and (*Aegilops speltoides* and *Secale cereale*), respectively, a line of spring wheat 113/00i-4 obtained using the species *Ae. triuncialis* and *T. kiharae*, as well as spring accession 145/00i with genetic material of the species *Ae. speltoides* resistant to leaf rust. The transfer of effective *Sr*-genes to progeny was

monitored using molecular markers. New lines underwent a field assessment of resistance to leaf and stem rust in the epiphytotic development of diseases in the Central Region of the Russian Federation, as well as in the North Caucasus and Western Siberia, and showed high resistance to these pathogens. Fourteen genotypes of spring wheat with group resistance to these diseases and parental forms that participated in the origin of the lines were evaluated for resistance to spot blotch (*Cochliobolus sativus*) and tan spot (*Pyrenophora tritici-repentis*) using isolates from Kazakhstan and Omsk in laboratory conditions. A highly resistant parental form of winter soft wheat from "Arsenal" collection 119/4-06rw (wheat-*Ae. speltooides*-rye hybrid $2n = 42$) with group resistance to two spots, four medium-resistant genotypes to both isolates of tan spot from Kazakhstan and Omsk populations of the pathogen, as well as genotypes resistant to the Omsk isolate of *P. tritici-repentis* (parental form 113/00i-4 and lines 1-16i, 6-16i, 9-16i) were isolated. Among the lines of winter wheat, four were identified with group resistance to spot blotch and tan spot. Additionally, the stress resistance of the lines to NaCl salinization and prolonged flooding of seeds with water was evaluated at the early stages of ontogenesis in laboratory conditions. Lines 33-16i, 37-16i, 32-16i and 9-16i showed a high ability to withstand excess moisture. Lines 33-16i, 37-16i, 32-16i and 3-16i were characterized by high salt tolerance, exceeding the average of 49.7%. Among the winter genotypes, lines were identified with increased resistance to hypoxia (37-19w, 32-19w, 16-19w, 90-19w) and with increased salt tolerance (20-19w, 9-19w, 37-19w, 90-19w), significantly exceeding the standard cv. Moskovskaya 39. The listed lines are of interest as sources of resistance to anaerobic and salt stress, as well as donors of resistance to a group of fungal diseases: leaf and stem rust and tan spot. We attribute the increased level of resistance of the new initial material to the presence of alien translocations in the original parental forms involved in the origin of the lines.

Key words: common wheat; stem and leaf rust; spot blotch and tan spot; salt resistance; resistance to hypoxia.

For citation: Lapochkina I.F., Gainullin N.R., Baranova O.A., Kovalenko N.M., Marchenkova L.A., Pavlova O.V., Mitroshina O.V. Complex resistance of spring and winter bread wheat lines to biotic and abiotic stresses. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selekcii* = *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2021;25(7):723-731. DOI 10.18699/VJ21.082

Введение

Нечерноземье относится к зоне рискованного земледелия, которая всегда изобиловала стрессовыми факторами абиотического и биотического порядка. Преобладающие грибные заболевания – мучнистая роса, бурая ржавчина, а с 2010 г. на поля вернулась стеблевая ржавчина, которой не было 27 лет. В последние годы в связи с потеплением посевы пшеницы периодически поражаются листовыми пятнистостями (темно-бурой и желтой), септориозом. Вредоносность этих заболеваний высокая, и потери урожая могут достигать 40–50% (Афанасенко и др., 2011; Михайлова и др., 2012; Ким, Волкова, 2020).

Из абиотических стрессов, с одной стороны, наблюдаются частые майские засухи, обуславливающие изреживание посевов, а с другой, возможны избыток влаги, затопление посевов во время снеготаяния, поражение снежной плесенью. Во время вегетации часты ливневые осадки, приводящие к полеганию зерновых. Несмотря на значительные успехи селекционеров в создании высокопродуктивных сортов яровой и озимой пшеницы для этой зоны, получение устойчивых сортов к биотическим и абиотическим факторам среды остается актуальным, особенно в последние десятилетия, когда мы сталкиваемся с реальными фактами изменения климата на планете, которые влияют на видовой спектр фитопатогенных грибов и их расовый состав (Lekomtseva et al., 2007, 2008; Zeleneva et al., 2021).

Основная цель наших исследований состояла в создании продуктивных конкурентоспособных линий яровой и озимой пшеницы с устойчивостью к стеблевой ржавчине *Puccinia graminis* f. sp. *tritici* (*Pgt*) и другим опасным патогенам (*P. triticina*, *Blumeria graminis*, *Pyrenophora tritici-repentis*, *Cochliobolus sativus*) и выявлении других хозяйственно ценных свойств и признаков созданного материала. Стратегия и тактика получения такого исходного материала базировались на ранее созданной коллекции мягкой пшеницы «Арсенал» (Лапочкина, 2005), представленной генотипами с дополненными хромосомами *Aegi-*

lops speltooides и чужеродными транслокациями *Ae. speltooides*, *Ae. triuncialis*, *Triticum kiharae* и *Secale cereale*, а также на поиске новых источников устойчивости к расе Ug99 стеблевой ржавчины.

Материалы и методы

Предыстория создания линий пшеницы с повышенной устойчивостью к ржавчинным грибам началась в 2010 г., когда часть коллекции «Арсенал» (90 образцов), а также образцы из Всероссийского института генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова (ВИР) (129 образцов) были оценены в Университете штата Миннесота (США) на устойчивость к стеблевой ржавчине, расе Ug99, на стадии проростков. Было отобрано семь генотипов мягкой пшеницы с $2n = 42$ и $2n = 44$ из коллекции «Арсенал», а также несколько генотипов из коллекции ВИР, проявивших устойчивость к этому опасному патогену (тип реакции на проникновение гриба: 0, 1, 2). Для дальнейшего изучения и гибридизации были оставлены гексаплоидные образцы с известным происхождением и наличием чужеродного материала: озимая пшенично-эгилопсно-ржаная линия 119/4-06rw (*Ae. speltooides*, *S. cereale*), линия из Болгарии GT 96/90 с генетическим материалом вида *T. migushchovae*, сорт озимой пшеницы Донская полукарликовая (*Ae. squarrosa*) и образец яровой пшеницы 113/00i-4 с генетическим материалом видов *Ae. triuncialis* и *T. kiharae*.

Оценка хозяйственно ценных признаков в полевых условиях Московской области на инфекционном фоне бурой ржавчины показала высокую устойчивость к популяции бурой ржавчины (0–5% поражения) у всех образцов. Образцы 113/00i-4 (далее в таблицах – 113) и 119/4-06rw (далее – 119) были высокоустойчивы к мучнистой росе, а образцы из ВИР (сорт Донская полукарликовая и линия GT 96/90) (далее – Д/п и 96) – восприимчивы к этому заболеванию. Но они обладали другими хозяйственно ценными признаками – скороспелостью (раннее выколашивание) и короткостебельностью. Все образцы были

достаточно продуктивны для того, чтобы не опасаться снижения продуктивности при гибридизации.

У образцов была проведена идентификация *Sr*-генов с помощью молекулярных маркеров, рекомендованных для маркер-ориентированной селекции (MAS). Использовали молекулярные маркеры к 11 *Sr*-генам: Xgwm533 – *Sr2* (Hayden et al., 2004); STS638 – *Sr15* (Neu et al., 2002); Wpt5343 – *Sr17* (Cossa et al., 2007); Xbarc121, Xcfa2123, Xcfa2019 – *Sr22* (Khan et al., 2005; Yu et al., 2010); Sr24#12, Sr24#50 – *Sr24/Lr24* (Mago et al., 2005); Scm9 – *Sr31* (Weng et al., 2007); Xbarc55, Xstm773 – *Sr32* (Somers et al., 2004; Dundas et al., 2007; Yu et al., 2009); Xwmc477, Xstm773-2 – *Sr36* (Tsilo et al., 2008); Sr39#22 – *Sr39* (Mago et al., 2009); Xgwm344 – *Sr40* (Wu et al., 2009); Xgwm501 – *Sr47* (Faris et al., 2008).

Условия ПЦР приведены в оригинальных работах, но для каждого маркера подбирали наиболее оптимальные условия. Были идентифицированы гены, как эффективные, так и не эффективные к расе Ug99 стеблевой ржавчины, но проявляющие устойчивость в Нечерноземной зоне и на Северном Кавказе (Baranova et al., 2015). Так как в нашем распоряжении было три озимых генотипа и только один яровой, то была продумана стратегия получения гибридных популяций с яровым и озимым образом жизни с использованием различных фонов выращивания растений.

Первоначально провели скрещивания родительских форм с учетом их альтернативных признаков. Высокорослый источник скрещивали с короткостебельным, позднеспелый – с рановыколашивающимся; устойчивый к мучнистой росе генотип скрещивали с восприимчивым к этой болезни. В первый год провели прямые и обратные скрещивания трех образцов: GT 96/90, 119/4-06rw и 113/00i-4. Сорт Донская полукарликовая выколашивался настолько рано, что не удалось провести с ним гибридизацию. Семена F₂ делили пополам и выращивали на различных фонах.

Для получения яровых генотипов посев осуществляли весной в поле, а выколосившиеся растения опыляли рекуррентной родительской формой – линией 113/00i-4 или привлекали для опыления образец 145/05i, устойчивый к мучнистой росе и бурой ржавчине, но восприимчивый к стеблевой ржавчине.

Вторую половину семян высевали в грунт с подогревом в феврале. Когда появлялись всходы, подогрев отключали. Растения проходили яровизацию и выколашивались в естественных условиях. Затем их, в зависимости от габитуса, опыляли либо сортом Донская полукарликовая, либо линией GT96/90 или озимой линией 119/4-06rw. Использование подогретого фона, обычного посева и посевов в сосуды в теплице позволило ускорить процесс создания беккроссного потомства различной степени насыщенности.

После самоопыления из этого потомства на инфекционном фоне бурой ржавчины отбирали индивидуальные растения по признакам устойчивости к бурой ржавчине и мучнистой росе, а также с другими ценными признаками. У этих растений идентифицировали гены устойчивости к стеблевой ржавчине с применением молекулярных маркеров, перечисленных выше, и выделяли растения с не-

сколькими генами устойчивости в гомозиготном состоянии с комплексом хозяйственно ценных признаков для полевых испытаний устойчивости в Московской области, Краснодарском крае и Западной Сибири (г. Омск).

Иммунологическую оценку линий на устойчивость к стеблевой ржавчине в Центральном и Западно-Сибирском регионах проводили в полевых условиях к природной популяции гриба, а в Краснодарском крае – на искусственном инфекционном фоне развития стеблевой и бурой ржавчин. В последнем случае в качестве инфекционного материала использовали северокавказские популяции *Puccinia* spp. Учет пораженности растений выполняли в период максимального развития заболеваний. Критериями оценки служили тип реакции и степень поражения растений по шкале, рекомендуемой СИММИТ (Roelfs, Singh, 1992).

У родительских форм скрещивания и линий с комплексом хозяйственно ценных признаков осуществляли определение устойчивости к темно-бурой (*Cochliobolus sativus*) и желтой пятнистостям (*P. tritici-repentis*). Для последней использовали два изолята, выделенные из популяций *P. tritici-repentis*, распространенных в Западной Сибири: (омский изолят) из умеренной климатической зоны с континентальным климатом лесостепи и (казахстанский изолят) из резко континентальной зоны Северного Казахстана. Изоляты различаются по вирулентности. Оценка выполняли в лабораторных условиях на отрезках листьев, помещенных в раствор бензимидазола (0.004 %), по методике (Михайлова и др., 2012).

Стрессоустойчивость линий яровой и озимой пшеницы к абиотическим стрессам, а именно к затоплению водой (гипоксии) и засолению NaCl, оценивали в лабораторных условиях на ранних этапах онтогенеза по общепринятым методикам (Белецкая, 1976; Семушкина и др., 1976). Опыты закладывали в двух повторностях.

Статистические показатели и достоверность их различий определяли в сравнении со стандартными сортами с применением статистического анализа (Мартынов, 1999).

Результаты и обсуждение

В ходе идентификации *Sr*-генов с использованием молекулярных маркеров, рекомендованных для MAS, были идентифицированы гены – как эффективные, так и неэффективные к расе Ug99 (Баранова и др., 2015) (табл. 1), но проявляющие устойчивость в Нечерноземной зоне.

Таблица 1. Идентифицированные *Sr*-гены у источников устойчивости к стеблевой ржавчине, расе Ug99

Источник устойчивости	Гены устойчивости к стеблевой ржавчине	
	эффективные	неэффективные
119/4-06rw	<i>Sr22, Sr32</i>	<i>Sr9a, Sr17, Sr19</i>
GT 96/90	<i>Sr24, Sr36, Sr40, Sr47</i>	<i>Sr15, Sr17, Sr31</i>
Донская полукарликовая	<i>Sr32</i>	<i>Sr9a, Sr17, Sr19</i>
113/00i-4	<i>Sr2, Sr36, Sr39, Sr40, Sr47</i>	<i>Sr15</i>

Таблица 2. Оценка линий яровой и озимой пшеницы к ржавчинным грибам и мучнистой росе в различных регионах РФ

Патоген	Частота устойчивых генотипов, %		
	Краснодар	Омск	Москва
Яровая пшеница (198 линий), 2015 г.			
<i>P. graminis</i> f. sp. <i>tritici</i>	81.0	66.5	–
<i>P. triticina</i>	82.0	98.0	–
<i>B. graminis</i>	–	–	36.0
Озимая пшеница (367 линий), 2016 г.			
	Краснодар	Москва	
<i>P. graminis</i> f. sp. <i>tritici</i>	46.0	96.0	
<i>P. triticina</i>	97.0	98.7	
<i>B. graminis</i>	–	40.0	

У полученного беккроссного потомства после самоопыления зафиксировано от 2 до 4 эффективных генов устойчивости. Генетическое разнообразие по *Sr*-генам среди растений яровой и озимой пшеницы различалось. У яровых растений выявлено 9 основных сочетаний генов: *Sr2+Sr36*; *Sr2+39*; *Sr2+Sr32*; *Sr2+22*; *Sr2+Sr36+Sr40*; *Sr2+Sr32+Sr40*; *Sr2+Sr22+Sr40*; *Sr2+Sr32+Sr39*; *Sr2+Sr22+Sr32+Sr40*. У озимых оно вдвое выше, но частота встречаемости гена устойчивости взрослого растения *Sr2* отмечена только у 35 % индивидуальных растений, отобранных для идентификации генов. И в половине случаев ген *Sr2* находился в гетерозиготном состоянии. Для растений озимой пшеницы было характерно уникальное сочетание генов устойчивости, редко используемых в селекционном процессе: *Sr22+Sr32*; *Sr22+Sr47*; *Sr32+Sr47*; *Sr2+Sr22+Sr32*; *Sr22+Sr32+Sr40*; *Sr36+Sr39+Sr47*. Обнаружено растение с четырьмя генами устойчивости: *Sr2+Sr22+Sr32+Sr40*.

Потомство 198 яровых линий мягкой пшеницы и 367 линий озимой пшеницы с двумя-тремя генами устойчивости *Sr* оценено в разных географических точках РФ к бурой и стеблевой ржавчинам, различающимся спектром генов вирулентности (Лапочкина и др., 2016, 2018). По результатам отобраны устойчивые линии с групповой устойчивостью к обоим патогенам (табл. 2). Среди линий яровой пшеницы отмечена высокая частота устойчивых генотипов к северокавказской популяции стеблевой и бурой ржавчины (81–82 %).

Частота встречаемости устойчивых генотипов к западносибирской популяции стеблевой ржавчины была ниже (66.5 %). Эти данные обуславливал поздний посев яровых, который использовали преднамеренно как фактор, стимулирующий поражение патогеном. Из-за засухи в 2015 г. из 198 линий выжило 167, из них 111 линий были устойчивы к стеблевой ржавчине, и почти весь материал был устойчив к бурой ржавчине. Следует также отметить, что Западная Сибирь характеризуется наличием агрессивной популяции возбудителя стеблевой ржавчины.

Об этом свидетельствуют результаты оценки коллекции изогенных линий и сортообразцов с известными генами устойчивости к стеблевой ржавчине, которые проявили дифференциацию только при первой оценке поражения, а в дальнейшем результаты нивелировались из-за сильного развития болезни (Лапочкина и др., 2016), а также данные исследований расового состава западносибирских популяций этого патогена (Сколотнева и др., 2020).

В Московской области в 2015 г. развития ржавчинных грибов не наблюдали, а попытка создать искусственный фон по бурой ржавчине не удалась из-за высоких температур и низкой влажности воздуха и почвы. Однако в этом году (2015 г.) выделена 71 линия (36 %) с устойчивостью к мучнистой росе.

Оценку устойчивости 367 линий озимой пшеницы осуществляли в Краснодаре и Москве в 2016 г. в условиях эпифитотийного развития стеблевой ржавчины. В Краснодаре отобрано 168 линий, устойчивых к *P. graminis*, почти все линии были устойчивы к бурой ржавчине. В Москве в условиях эпифитотии стеблевой ржавчины также отмечали высокий выход устойчивых генотипов (96–98 % к обоим патогенам). Частота встречаемости генотипов с устойчивостью к мучнистой росе составила около 40 %.

По результатам проведенных оценок отобрано около 70 линий яровой пшеницы и более 100 озимых линий, сочетающих групповую устойчивость к ржавчинным грибам с комплексом других хозяйственно ценных признаков (ранний срок выколашивания, оптимальная высота, продуктивность колоса 1.7–2.5 г, крупное зерно и высокое содержание белка и клейковины в зерне).

Среди линий с комплексом хозяйственно ценных признаков выполнена дополнительная оценка устойчивости к патогенам, вызывающим развитие темно-бурой и желтой пятнистости на листьях. Всего оценено 14 линий яровой пшеницы, 9 линий озимой пшеницы и исходные родительские формы скрещивания (табл. 3).

Выделен единственный образец, 119/4-06gw, из коллекции «Арсенал», среднеустойчивый к темно-бурой пятнистости с типом реакции 2. Это отличный результат по отношению к темно-бурой пятнистости. Устойчивые образцы к темно-бурой пятнистости выделяются крайне редко. Как правило, у образцов мягкой пшеницы фиксируется тип реакции 3–4. Устойчивая реакция к этому патогену обычно связывается с видами *T. macha*, *T. vavilovii*, *T. timopheevii*, *T. monococcum* и *T. spelta* (Михайлова и др., 2012).

При заражении отрезков листьев *P. tritici-repentis* использовали два изолята: из Казахстана и Омска. Высокую устойчивость к обоим изолятам проявили линия 119/4-06gw и линия из Болгарии GT96/90. Высокая устойчивость к омскому изоляту желтой пятнистости обнаружена у линии яровой пшеницы 113/00i-4 с генетическим материалом *Ae. triuncialis* и *T. kiharae*.

Среди 14 протестированных линий яровой пшеницы устойчивых генотипов к темно-бурой пятнистости не получено. К омскому изоляту желтой пятнистости было устойчиво 10 образцов, а 4 образца (16i-16i, 17i-16i, 33-16i, 48-16i) проявили устойчивость одновременно к казахстанскому и омскому изолятам желтой пятнистости.

Таблица 3. Оценка источников устойчивости к стеблевой ржавчине и линий яровой и озимой пшеницы, полученных с их участием, к желтой (*P. tritici-repentis*) и темно-бурой (*C. sativus*) пятнистостям

Линия, сорт	Происхождение	Тип реакции к пятнистостям		
		желтая		темно-бурая
		Изолят из		
		Казахстана	Омска	
GT96/90	Жировка/Мироновская полуинтенсивная	1/1 – R	1/1 – R	3
119/4-06rw	Родина/ <i>Ae. speltoides</i> (10 кР)/ <i>S. cereale</i> (0.75 кР)	0/0 – R	0/0 – R	2
113/00i-4	Родина/ <i>Ae. triuncialis</i> (5 кР)/ <i>T. kiharae</i>	2/2 – MR	2/1 – MR	4
Донская полукарликовая	Русалка/Северодонская	2/2 – MR	2/2 – MR	3
1-16i	(96/113)/145/113	3/3 – S	2/1 – MR	3
6-16i	(96/113)/113	2/3 – MS	1/1 – R	4
9-16i	(96/119)113	2/3 – MS	1/1 – R	3
16-15i	(96/113)/113	1/2 – MR	2/1 – MR	3
17-16i	(96/113)	1/2 – MR	2/1 – MR	4
28-16i	(113/96)145/113	3/1 – MS	2/1 – MR	4
31-16i	(96/113)/113	2/1 – MR	3/2 – S	4
32-16i	(96/113)/113	3/3 – S	3/2 – S	3
33-16i	(96/113)/113/113	2/2 – MR	2/2 – MR	3
37-16i	(96/113)/145	2/2	2/2	4
44-16i	(113/119)/113	2/3 – MS	2/2 – MR	4
45-16i	(96/119)/113	1/3 – MS	1/2 – MR	4
48-16i	(96/119)/113	2/1 – MR	1/2 – MR	3
57-16i	(96/119)/113	2/3 – MS	1/3 – MS	3
Лада	(Обрий/Ленинградка)/Московская 35	3/3	4/3	3
9-19w	(113/119)/Д	1/1	–	2
16-19w	(113/119)/Д/Д/Д	2/2	–	3
20-18w	(96/113)/96/96	1/1	–	3
31-19w	(96/113)/Д	1/1, 2/1	–	2
36-19w	(96/113)/Д/96	2/2	–	3
48-19w	(113/96)/Д/Д	2/2	–	3
63-19w	(113/96)/96	2/2	–	2
90-19w	(119/96)/119	2/2	–	2
92-19w	(119/96)/Д	2/2	–	3
Московская 39	Обрий/Янтарная 50	2/2	–	3

Среди девяти образцов озимой пшеницы, которые в селекционном плане дошли до контрольного питомника (КП) и конкурсного сортоиспытания, удалось обнаружить четыре с устойчивостью к темно-бурой пятнистости: 9-19w, 31-19w, 63-19w, 90-19w. При заражении наиболее вирулентным изолятом желтой пятнистости из Казахстана выделены эти же четыре линии с высокой устойчивостью к *P. tritici-repentis*.

Оценку стрессоустойчивости линий яровой и озимой пшеницы к затоплению водой (гипоксии) и засолению NaCl проводили в лабораторных условиях на ранних этапах онтогенеза. Были протестированы 11 линий яровой пшеницы из питомника испытания потомств второго года и два стандарта (современный сорт Злата и предыдущий сорт Лада) (табл. 4). Отмечен высокий уровень вариации по признаку устойчивости к гипоксии: CV > 40 %.

Таблица 4. Реакция линий яровой пшеницы на затопление семян водой

Линия, сорт	Число нормально проросших семян		Устойчивость к гипоксии, %
	Контроль	Опыт	
Злата (стандарт)	100	47	47.0
Лада	96	82	85.4
33-16i	95	60	66.6
37-16i	88	51	58.0
32-16i	90	52	57.8
9-16i	92	52	56.5
3-16i	93	47	50.5
48-16i	87	40	46.0
57-16i	94	40	42.6
17-16i	88	7	8.0
Среднее	89.1	42.2	46.0
CV, %	13.2	48.2	43.2
HCP ₀₀₅	–	–	7.7

Таблица 5. Реакция линий озимой пшеницы на затопление семян водой

Линия, сорт	Число нормально проросших семян		Устойчивость к гипоксии, %
	Контроль	Опыт	
Московская 39	98	75	76.5
37-19w	96	83	86.5
32-19 w	94	78	83.0
16-19 w	90	72	80.0
9-19 w	98	75	76.5
4-19 w	92	63	68.5
96-19 w	96	65	67.7
20-19 w	96	65	67.7
41-19 w	100	62	62.0
36-19 w	100	47	47.0
2-19 w	96	31	32.3
Среднее по опыту	96.1	64.5	63.5
CV, %	3.0	30.5	29.6

Четыре линии, 33-16i, 37-16i, 32-16i и 9-16i, достоверно превысили показатели сорта Злата по указанному стресс-фактору, однако, как и данный сорт, уступали селекционному шедевру Э.Д. Неттевича – сорту Лада (Неттевич и др., 1996).

По устойчивости к гипоксии оценено около 20 линий озимой пшеницы из КП 2019 г. (условия формирования семян были благоприятными) и из КП 2020 г. (зерно формировалось в условиях обильных ливневых осадков и полегания посевов). Отмечен высокий уровень вариации признака «число нормально проросших семян» – более 30 %. Выделено четыре генотипа с устойчивостью выше среднего по опыту и выше стандарта: 37-19w, 32-19w, 16-19w и 9-19w (табл. 5).

Результаты, полученные с семенами озимых линий, сформированные в неблагоприятных условиях 2020 г., были более контрастными. У стандартного сорта только 50 % семян проросли нормально после затопления. На этом фоне две линии, 90-19w и 16-19w, достоверно превысили уровень устойчивости к гипоксии стандартного сорта.

Вредоносное действие засоления NaCl у яровой пшеницы сказалось на депрессии длины проростков. Высокой устойчивостью к NaCl, превышающей среднее по опыту (49.6 %), обладали оба стандарта и линия 37-16i (табл. 6). Если сравнивать действие анаэробного стресса и засоления на яровой пшенице, то диапазон изменчивости при солеустойчивости от 40 до 62 %, а при анаэробном стрессе – от 8 до 85 %, отмечается более сильная дифференциация генотипов яровой пшеницы по водному стрессу.

На линиях озимой пшеницы также отмечен высокий уровень депрессии ростовых процессов при засолении (CV = 28 %). Выявлена высокая способность противостоять солевому стрессу, превышающая как среднее по опыту, так и значение стандартного сорта, у линий 20-19w, 9-19w и 37-19w (табл. 7).

Опыт, заложенный семенами, сформированными в неблагоприятном 2020 г., показал, с одной стороны, снижение уровня солеустойчивости у Московской-39 с 68 до 49 %, а с другой, позволил выделить еще один образец (90-19w) с устойчивостью к этому стрессу, который с 2021 г. находится в питомнике конкурсного сортоиспытания.

Некоторые из линий уже сейчас проходят дополнительное экологическое испытание в Рязанской области в ФГБНУ «Федеральный научный агроинженерный центр ВИМ». При расширении экологических испытаний линий озимой пшеницы до Западной Сибири (беккросное потомство индивидуальных растений передано в Омский государственный аграрный университет) возможно создание новой культуры – озимой пшеницы для этого региона. Существует высокая вероятность отбора зимостойких линий озимой пшеницы с групповой устойчивостью к грибным болезням, показавших хороший уровень перезимовки, по результатам оценок в мае 2021 г. (см. рисунок). Эти линии с высокой вероятностью должны быть устойчивы к ржавчинным грибам, так как данный материал уже прошел оценку на устойчивость к этим патогенам в Краснодарском крае и в Московской области в 2016 г. во время эпифитотии стеблевой ржавчины. Поскольку среди них есть генотипы, устойчивые к засолению, то существует высокая вероятность отобрать и генотипы, устойчивые к засухе, что актуально для Западной Сибири, таким образом, обе устойчивости коррелируют.

Таблица 6. Депрессивное действие NaCl на ростовые процессы у линий яровой пшеницы

Линия, сорт	Длина проростков, мм		Устойчивость к засолению, %
	Опыт	Контроль	
Злата (стандарт)	50.0	82.7	60.5
Лада	51.6	90.6	57.0
33-16i	55.5	107.3	51.3
37-16i	60.8	98.2	62.0
32-16i	54.5	101.2	54.0
9-16i	37.3	87.9	42.5
3-16i	53.5	103.3	51.4
48-16i	46.9	118.7	39.5
57-16i	55.0	111.9	49.2
16-15i	41.1	102.3	40.2
17-16i	45.1	96.1	47.0
Среднее	50.1	100.0	49.6
HCP ₀₀₅			5.1

Таблица 7. Депрессивное действие NaCl на ростовые процессы у линий озимой пшеницы

Линия, сорт	Длина проростков, мм		Устойчивость к засолению, %
	Опыт	Контроль	
Московская 39	62.5	92.3	67.7
20-19w	71.3	74.4	95.8
9-19w	95.0	98.2	96.7
37-19w	60.0	73.4	81.8
41-19w	62.8	83.6	75.1
32-18w	45.2	64.4	70.2
35-19w	53.2	76.6	69.5
74-19w	52.0	89.7	58.0
36-19w	37.6	60.5	54.1
16-19w	45.8	90.3	50.7
Среднее	55.1	79.4	69.0
CV, %	27.5	12.7	21.1
HCP ₀₀₅			10.6

Заключение

После комплексной оценки созданного исходного материала и выявления дополнительных положительных свойств облегчается выбор селекционных линий для размножения и конкурсного сортоиспытания. Если в предыдущие годы мы акцентировали внимание на линиях, обладающих устойчивостью к ржавчинным болезням и имеющих высокое содержание белка и клейковины в зер-



Отрастание линий озимой пшеницы в Западной Сибири в мае 2021 г. Фото любезно предоставлено для публикации д-ром с.-х. наук, профессором Омского ГАУ В.П. Шаманиным.

не, то теперь в поле зрения попали линии с комплексной устойчивостью к фитопатогенам и абиотическим стрессам: линии яровой пшеницы, 9-16i, 32-16i, 37-16i и 48-16i, линии озимой пшеницы, 20-19w, 9-19w, 90-19w, а также линии 31-19w и 48-19w с расширенной групповой устойчивостью к грибным болезням (стеблевой и бурой ржавчинам, мучнистой росе, желтой и темно-бурой пятнистостям). Такой материал можно использовать в качестве источников устойчивости к неблагоприятным факторам среды на следующем этапе улучшения мягкой пшеницы, а также возможно выявить его конкуренцию с современными сортами пшеницы по продуктивности.

Созданный исходный материал представляет интерес для молекулярно-генетического картирования генов устойчивости и QTL, а также в маркер-вспомогательной селекции по генам *Sr*, особенно по генам, редко используемым при повышении иммунитета к стеблевой ржавчине: *Sr32*, *Sr39*, *Sr40* и *Sr47*.

Список литературы / References

- Афанасенко О.С., Михайлова Л.А., Мироненко Н.В., Анисимова А.В., Коваленко Н.М., Баранова О.А., Новожилов К.В. Новые и потенциально опасные болезни зерновых культур в России. *Вестн. защиты растений*. 2011;4:3-18.
[Afanasenko O.S., Mikhailova L.A., Mironenko N.V., Anisimova A.V., Kovalenko N.M., Baranova O.A., Novozhilov K.V. New and potential dangerous diseases of cereal crops in Russia. *Vestnik*

- Zashchity Rasteniy = Plant Protection News*. 2011;4:3-18. (in Russian)]
- Баранова О.А., Лапочкина И.Ф., Анисимова А.В., Гайнуллин Н.Р., Иорданская И.В., Макарова И.Ю. Идентификация генов *Sr* у новых источников устойчивости мягкой пшеницы к расе стеблевой ржавчины Ug99 с использованием молекулярных маркеров. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2015;19(3):316-322. [Baranova O.A., Lapochkina I.F., Anisimova A.V., Gainullin N.R., Iordanskaya I.V., Makarova I.Yu. Identification of *Sr* genes in new common wheat sources of resistance to stem rust race Ug99 using molecular markers. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2015;19(3):316-322. (in Russian)]
- Белецкая Е.К. Методическая рекомендация. Определение устойчивости пшеницы и ржи к избытку влаги на первых этапах их роста. Киев, 1976. [Beletskaya E.K. Guidelines for Determination of Wheat and Rye Tolerance of Excess Water at Early Stages of Their Growth. Kiev, 1976. (in Russian)]
- Ким Ю.С., Волкова Г.В. Желтая пятнистость листьев пшеницы: распространение, вредоносность, расовый состав (обзор). *Вестн. Ульянов. гос. с.-х. академии*. 2020;2(50):105-116. DOI 10.18286/1816-4501-2020-2-105-116. [Kim Yu.S., Volkova G.V. Tan spot of wheat leaves: distribution, harmfulness, and racial composition (review). *Vestnik Ulyanovskoy Gosudarstvennoy Selskokhozyajstvennoy Akademii = Bulletin of the Ulyanovsk State Agricultural Academy*. 2020;2(50):105-116. DOI 10.18286/1816-4501-2020-2-105-116. (in Russian)]
- Лапочкина И.Ф. Чужеродная генетическая изменчивость и ее роль в селекции пшеницы. В: Идентифицированный генофонд растений и селекция. СПб.: ВИР, 2005;684-740. [Lapochkina I.F. Alien genetic variability and its role in wheat breeding. In: Identified Plant Gene Pool and Breeding. St. Petersburg: VIR Publ., 2005;684-740. (in Russian)]
- Лапочкина И.Ф., Баранова О.А., Гайнуллин Н.Р., Волкова Г.В., Гладкова Е.В., Ковалева Е.О., Осипова А.В. Создание линий озимой пшеницы с несколькими генами устойчивости к *Puccinia graminis* Pers. f. sp. *tritici* для использования в селекционных программах России. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2018;22(6):676-684. DOI 10.18699/VJ18.410. [Lapochkina I.F., Baranova O.A., Gainullin N.R., Volkova G.V., Gladkova E.V., Kovaleva E.O., Osipova A.V. The development of winter wheat lines with several genes for resistance to *Puccinia graminis* Pers. f. sp. *tritici* for use in breeding programs in Russia. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2018;22(6):676-684. DOI 10.18699/VJ18.410. (in Russian)]
- Лапочкина И.Ф., Баранова О.А., Шаманин В.П., Волкова Г.В., Гайнуллин Н.Р., Анисимова А.В., Галингер Д.Н., Лазарева Е.Н., Гладкова Е.В., Ваганова О.Ф. Создание исходного материала яровой мягкой пшеницы для селекции на устойчивость к стеблевой ржавчине (*Puccinia graminis* Pers. f. sp. *tritici*), в том числе и к расе Ug99, в России. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2016;20(3):320-328. DOI 10.18699/VJ16.167. [Lapochkina I.F., Baranova O.A., Shamanin V.P., Volkova G.V., Gainullin N.R., Anisimova A.V., Galinger D.N., Lazareva E.N., Gladkova E.V., Vaganova O.F. The development of initial material of spring common wheat for breeding for resistance to stem rust (*Puccinia graminis* Pers. f. sp. *tritici*), including race Ug99, in Russia. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2016;20(3):320-328. DOI 10.18699/VJ16.167. (in Russian)]
- Мартынов С.П. Статистический и биометрико-генетический анализ в растениеводстве и селекции. Пакет программ AGROS, версия 2.09. Тверь, 1999. [Martynov S.P. Statistical and Biometric Genetic Analysis in Crop Production and Breeding. AGROS Software Package, version 2.09. Tver, 1999. (in Russian)]
- Михайлова Л.А., Мироненко Н.В., Коваленко Н.М. Желтая пятнистость пшеницы. Методические указания по изучению популяций возбудителя желтой пятнистости *Pyrenophora tritici-repentis* и устойчивости сортов. СПб.: ВИЗР, 2012. [Mikhailova L.A., Mironenko N.V., Kovalenko N.M. Wheat Yellow Spot. Guidelines for the Study of Populations of the Yellow Leaf Spot Agent *Pyrenophora tritici-repentis* and the Resistance of Varieties. St. Petersburg: VIZR, 2012. (in Russian)]
- Неттевич Э.Д., Давыдова Н.В., Шарахов А.Л. Результаты селекции яровой пшеницы в Московском селекцентре. *Селекция и семеноводство*. 1996;(11):2-9. [Nettevich E.D., Davydova N.V., Sharakhov A.L. The results of spring wheat breeding in the Moscow Breeding Center. *Seleksiya i Semenovodstvo = Selection and Seed Production*. 1996;(11):2-9. (in Russian)]
- Семущкина Л.А., Хазова Г.В., Удовенко Г.В. Применение анализа изменения ростовых процессов для диагностики солеустойчивости растений. В: Методы оценки устойчивости растений к неблагоприятным факторам среды. Л., 1976;238-343. [Semushkina L.A., Khazova G.V., Udovenko G.V. Application of the analysis of changes in growth processes for the diagnosis of salt tolerance in plants. In: Methods for Assessing Plant Resistance to Adverse Environmental Factors. Leningrad, 1976;238-343. (in Russian)]
- Сколотнева Е.С., Кельбин В.Н., Моргунов А.И., Бойко Н.И., Шаманин В.П., Салина Е.А. Расовый состав Новосибирской популяции *Puccinia graminis* f. sp. *tritici*. *Микология и фитопатология*. 2020;54(1):49-58. DOI 10.31857/S0026364820010092. [Skolotneva E.S., Kel'bin V.N., Morgunov A.I., Boiko N.I., Shamanin V.P., Salina E.A. Races composition of the Novosibirsk population of *Puccinia graminis* f. sp. *tritici*. *Mikologiya i Fitopatologiya = Mycology and Phytopathology*. 2020;54(1):49-58. DOI 10.31857/S0026364820010092. (in Russian)]
- Crossa J., Burgueño J., Dreisigacker S., Vargas M., Herrera-Foessel S.A., Lillemo M., Singh R.P., Trethowan R., Warburton M., Franco J., Reynolds M., Crouch J.H., Ortiz R. Association analysis of historical bread wheat germplasm using additive genetic covariance of relatives and population structure. *Genetics*. 2007;177:1889-1913. DOI 10.1534/genetics.107.078659.
- Dundas I.S., Anugrahwati D.R., Verlin D.C., Park R.F., Bariana H.S., Mago R., Islam A.K.M.R. New sources of rust resistance from alien species: Meliorating linked defects and discovery. *Aust. J. Agric. Res.* 2007;58:545-549. DOI 10.1071/AR07056.
- Faris J.D., Xu S.S., Cai X., Friesen T.L., Jin Y. Molecular and cytogenetic characterization of a durum wheat-*Aegilops speltoides* chromosome translocation conferring resistance to stem rust. *Chromosome Res.* 2008;16:1097-1105. DOI 10.1007/s10577-008-1261-3.
- Hayden M.J., Kuchel H., Chalmers K.J. Sequence tagged microsatellites for the *Xgwm533* locus provide new diagnostic markers to select for the presence of stem rust resistance gene *Sr2* in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theor. Appl. Genet.* 2004;109:1641-1647. DOI 10.1007/s00122-004-1787-5.
- Khan R.R., Bariana H.S., Dholakia B.B., Naik S.V., Lagu M.D., Rathjen A.J., Bhavani S., Gupta V.S. Molecular mapping of stem and leaf rust resistance in wheat. *Theor. Appl. Genet.* 2005;111:846-850. DOI 10.1007/s00122-005-0005-4.
- Lekomtseva S.N., Volkova V.T., Zaitseva L.G., Chaika M.N., Skolotneva E.S. Races of *Puccinia graminis* f. sp. *tritici* in Russian Federation in 2001-2005. *Ann. Wheat Newsletter*. 2007;53:65-67.
- Lekomtseva S.N., Volkova V.T., Zaitseva L.G., Skolotneva E.S., Chaika M.N. Races of *Puccinia graminis* f. sp. *tritici* in Russian Federation in 2006. *Ann. Wheat Newsletter*. 2008;54:188-119.
- Mago R., Bariana H.S., Dundas I.S., Spielmeier W., Lawrence G.J., Pryor A.J., Ellis J.G. Development of PCR markers for the selection of wheat stem rust resistance genes *Sr24* and *Sr26* in diverse wheat germplasm. *Theor. Appl. Genet.* 2005;111(3):496-504. DOI 10.1007/s00122-005-2039-z.

- Mago R., Zhang P., Bariana H.S., Verlin D.C., Bansal U.K., Ellis J.G., Dundas I.S. Development of wheat lines carrying stem rust resistance gene *Sr39* with reduced *Aegilops speltoides* chromatin and simple PCR markers for marker assisted selection. *Theor. Appl. Genet.* 2009;119:1441-1450. DOI 10.1007/s00122-009-1146-7.
- Neu C.H., Stein N., Keller B. Genetic mapping of the *Lr20-Pm1* resistance locus reveals suppressed recombinations on chromosome arm 7AL in hexaploid wheat. *Genome.* 2002;45:737-744. DOI 10.1139/G02-040.
- Roelfs A.P., Singh R.P. Rust Diseases of Wheat: Concepts and Methods of Management. Mexico: CIMMIT, 1992.
- Somers D.J., Isaac P., Edwards K. A high-density microsatellite consensus map for bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theor. Appl. Genet.* 2004;109:1105-1114. DOI 10.1007/s00122-004-1740-7.
- Tsilo T.J., Jin Y., Anderson J.A. Diagnostic microsatellite markers for detection of stem rust resistance gene *Sr36* in diverse genetic backgrounds of wheat. *Crop Sci.* 2008;48:253-261. DOI 10.2135/cropsci2007.04.0204.
- Weng Y., Azhaguvel P., Devkota R.N., Rudd J.C. PCR-based markers for detection of different sources of 1AL.1RS and 1BL.1RS wheat-rye translocations in wheat background. *Plant Breed.* 2007;126:482-486. DOI 10.1111/j.1439-0523.2007.01331.x.
- Wu S., Pumphrey M., Bai G. Molecular mapping of stem-rust-resistance gene *Sr40* in wheat. *Crop Sci.* 2009;49:1681-1686. DOI 10.2135/cropsci2008.11.0666.
- Yu G.T., Zhang Q., Klindworth D.L., Friesen T.L., Knox R., Jin Y., Zhong S., Cai X., Xu S.S. Molecular and cytogenetic characterization of wheat introgression lines carrying the stem rust resistance gene *Sr39*. *Crop Sci.* 2010;50:1393-1400. DOI 10.2135/cropsci2009.10.0633.
- Yu L.X., Abate Z., Anderson J.A., Bansal U.K., Bariana H.S., Bhavani S., Dubcovsky J., Lagudah E.S., Liu S.X., Sambasivam P.K., Singh R.P., Sorrells M.E. Developing and optimizing markers for stem rust resistance in wheat. In: BGRI Technical Workshop, Borlaug Global Rust Initiative, Cd. Obregón, Sonora, Mexico; 17-20 March 2009. 2009;117-130.
- Zeleneva Yu.V., Afanasenko O.S., Sudnikova V.P. Influence of agroclimatic conditions, life form, and host species on the species complex of wheat septoria pathogens. *Biology Bulletin.* 2021;48(10):74-80. DOI 10.1134/S1062359021100277.

ORCID ID

I.F. Lapochkina orcid.org/0000-0002-2328-2798
N.R. Gainullin orcid.org/0000-0002-0970-662X
O.A. Baranova orcid.org/0000-0001-9439-2102
N.M. Kovalenko orcid.org/0000-0001-9577-8816
L.A. Marchenkova orcid.org/0000-0001-6029-8089
O.V. Pavlova orcid.org/0000-0001-7705-075X
O.V. Mitroshina orcid.org/0000-0002-8321-0307

Благодарности. Исследование проведено при частичной поддержке РФФИ в 2013–2015 гг. (проект № 13-04-00922).

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Поступила в редакцию 23.07.2021. После доработки 11.08.2021. Принята к публикации 12.08.2021.