



Изучение признаков продуктивности у интрогрессивных линий *Triticum aestivum*/*Triticum timopheevii*, устойчивых к грибным болезням

И.Н. Леонова , Е.Б. Будашкина

Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук», Новосибирск, Россия

Одним из эффективных способов защиты мягкой пшеницы *T. aestivum* L. от грибных патогенов является создание сортов с генетической устойчивостью. Для расширения разнообразия по генам иммунитета используется потенциал диких и культурных сороричей мягкой пшеницы. Однако интрогрессия чужеродного хроматина может сопровождаться переносом генетических факторов, оказывающих негативное влияние на другие хозяйственно ценные признаки. Интрогрессивные линии *T. aestivum*/*T. timopheevii*, полученные на основе коммерческих сортов мягкой пшеницы, характеризуются длительной устойчивостью к бурой ржавчине и мучнистой росе за счет унаследованных от *T. timopheevii* генов резистентности. Сравнительная оценка линий и исходных сортов в течение четырех полевых сезонов по комплексу признаков, определяющих продуктивность мягкой пшеницы, свидетельствует о том, что значительный вклад в фенотипические различия между линиями и сортами вносят условия внешней среды. Усредненные данные, полученные для отдельных линий и комбинаций скрещивания, выявили как положительные, так и негативные тенденции в изменении ряда признаков. К положительным эффектам следует отнести достоверное увеличение числа продуктивных побегов и числа колосков в колосе у линий, полученных на основе сорта Скала. В качестве негативных эффектов отмечается уменьшение показателей продуктивности колоса в группах линий, полученных на основе сортов Целинная 20 и Новосибирская 67. При этом для большинства исследованных линий не установлено достоверных отличий от исходных сортов по признаку «масса 1000 зерен». Анализ полученных результатов не выявил видимых корреляций между снижением средних значений признаков, определяющих урожайность, и количеством чужеродного генетического материала. Интрогрессивные линии *T. aestivum*/*T. timopheevii*, содержащие эффективные гены резистентности, могут быть использованы для повышения устойчивости пшеницы к грибным патогенам без снижения продуктивности сортового материала.

Ключевые слова: пшеница; интрогрессивные линии; продуктивность колоса; масса 1000 зерен; *T. aestivum*; *T. timopheevii*.

КАК ЦИТИРОВАТЬ ЭТУ СТАТЬЮ:

Леонова И.Н., Будашкина Е.Б. Изучение признаков продуктивности у интрогрессивных линий *Triticum aestivum*/*Triticum timopheevii*, устойчивых к грибным болезням. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2016;20(3):311-319. DOI 10.18699/VJ16.120

HOW TO CITE THIS ARTICLE:

Leonova I.N., Budashkina E.B. The study of agronomical traits determining productivity of *Triticum aestivum*/*Triticum timopheevii* introgression lines with resistance to fungal diseases. Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selekcii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2016;20(3):311-319. DOI 10.18699/VJ16.120

УДК 631.524.84:633.111

Поступила в редакцию 10.08.2015 г.

Принята к публикации 13.09.2015 г.

© АВТОРЫ, 2016

The study of agronomical traits determining productivity of *Triticum aestivum*/*Triticum timopheevii* introgression lines with resistance to fungal diseases

I.N. Leonova , E.B. Budashkina

Institute of Cytology and Genetics SB RAS, Novosibirsk, Russia

Development of resistant cultivars is one of the effective ways for protection of common wheat *T. aestivum* L. from fungal pathogens. The gene pool of wild and cultivated wheat relatives is often used for widening the wheat genetic diversity of resistance genes. However, alien genetic material introgressed into the wheat genome can contain genetic factors negatively affecting agronomically important traits. *T. aestivum*/*T. timopheevii* introgression lines derived from different common wheat cultivars have characteristically good resistance to leaf rust and powdery mildew. A comparative assessment of these lines and initial wheat varieties during four field seasons revealed a significant effect of environmental factors on the phenotypic differences between traits that have relevance to productivity. Averaged data obtained for individual introgression lines and for cross combinations revealed both positive and negative tendencies in variations of agronomical traits. The positive effects include a significant increase in the numbers of tillers and spikelets per spike of the lines derived from cv. Skala. Reduction in spike productivity was found in groups of the lines derived from cv. Tselinnaya 20 and cv. Novosibirskaya 67. However, no significant differences in 1000-grain weight were found between most lines and original wheat cultivars. Analysis of the data obtained showed no apparent correlation between the reduction of agronomic traits and the amount of alien genetic material introgressed into the common wheat genome. *T. aestivum*/*T. timopheevii* introgression lines can be used as a source of resistance genes without reducing the yield of wheat cultivars.

Key words: wheat; introgression lines; spike productivity; 1000-grain weight; *T. aestivum*; *T. timopheevii*.

Мягкая пшеница *T. aestivum* L. входит в число наиболее ценных сельскохозяйственных культур и является основным продуктом питания во всем мире. Западная Сибирь относится к крупнейшим сельскохозяйственным регионам, занимая четвертое место в России по размеру посевных площадей яровой мягкой пшеницы. Современные сорта яровой пшеницы, культивируемые в этом регионе, в благоприятные годы способны давать высокие урожаи (Шаманин и др., 2012). Однако значительные потери и снижение качества зерна этой культуры вызывают листовые грибные инфекции, к наиболее вредоносным из которых относятся болезни ржавчины (бурая и стеблевая) и мучнистая роса. Ежегодные потери урожая от этих болезней составляют от 15 до 25 %, а при эпифитотийном развитии болезней – до 40–50 %, и показатели с каждым годом увеличиваются (Койшибаев и др., 2008; Санин, Назарова, 2010; Захаренко, 2013).

Одним из предпочтительных способов защиты от грибных фитопатогенов является создание сортов с генетической устойчивостью, при этом большое значение для расширения генетического разнообразия мягкой пшеницы по генам устойчивости имеют отдаленная гибридизация и привлечение диких и культурных родичей в качестве источников генов иммунитета (Friebe et al., 1996; Афанасенко, 2010).

В настоящее время в результате межвидовой гибридизации в геном мягкой пшеницы было перенесено 20 генов устойчивости к бурой ржавчине, 12 генов устойчивости к стеблевой ржавчине и 10 генов устойчивости к мучнистой росе (McIntosh et al., 2013). Однако большая часть генов не получила практического применения из-за негативного влияния чужеродного генетического материала на агрономические признаки. Известно, что в большинстве случаев перенос чужеродного хроматина при отдаленных скрещиваниях происходит большими фрагментами, которые кроме целевых локусов могут содержать дополнительные генетические факторы, оказывающие влияние на хозяйственно ценные признаки (McIntosh et al., 1995; Zhang et al., 2005; Timonova et al., 2013). Поэтому при интродукции генов устойчивости в коммерческие сорта пшеницы естественным является вопрос о степени влияния чужеродных замещений и транслокаций на тип развития растений, длину вегетационного периода, время колошения, продуктивность, качество зерна и хлебопекарные свойства.

В Институте цитологии и генетики СО РАН имеется коллекция интрогрессивных линий мягкой пшеницы, полученных с участием тетраплоидного вида *T. timopheevii* var. *viticulosum*. Многолетние наблюдения показали, что линии характеризуются эффективной устойчивостью к бурой ржавчине и мучнистой росе, часть из них проявляет устойчивость к стеблевой ржавчине, септориозу и пыльной головне; ряд линий имеют групповую устойчивость к болезням (Leonova et al., 2011). Проведенное ранее картирование генов, определяющих устойчивость к бурой ржавчине и мучнистой росе, показало наличие локусов, унаследованных от *T. timopheevii*, которые вносят основной вклад в фенотипическое проявление признаков устойчивости (Леонова и др., 2008; Leonova et al., 2008).

Для использования интрогрессивных линий в качестве источников генов устойчивости к грибным патогенам необходима информация о влиянии генетического материала *T. timopheevii* на хозяйственно ценные признаки мягкой пшеницы. Изучение запасных белков и качества зерна у интрогрессивных линий показало, что они не уступают исходным сортам мягкой пшеницы по содержанию белка, сырой клейковины и размерам частиц муки (Обухова и др., 2008).

Цель данной работы – сравнительный анализ интрогрессивных линий *T. aestivum*/*T. timopheevii* и исходных коммерческих сортов по признакам, определяющим продуктивность мягкой пшеницы: «число продуктивных побегов», «длина колоса», «число колосков и зерен в колосе», «масса зерна с колоса» и «масса 1000 зерен».

Материалы и методы

В работе использованы 24 интрогрессивные линии *T. aestivum*/*T. timopheevii* (BC₁F_{18–20}, 2n = 42), полученные на основе скрещивания сортов яровой мягкой пшеницы Саратовская 29 (С29), Скала (Ск), Иртышанка 10 (Ирт10), Целинная 20 (Ц20) и Новосибирская 67 (Н67) с тетраплоидной пшеницей *T. timopheevii* var. *viticulosum* (Budashkina, Kalinina, 2001).

Оценку признаков проводили на инфекционном поле ИЦиГ СО РАН с 2000 по 2014 гг. Растения выращивали на делянках шириной 50 см по 15–20 зерен в ряду и с расстоянием между рядами 25 см. Число продуктивных побегов определяли как число всех озеренных побегов растения. Длину колоса измеряли от его основания до верхушки, исключая ости. Показатель массы 1000 зерен рассчитывали на основании данных двух–трех колосьев для 20 растений каждого образца. Для статистической обработки результатов, полученных для остальных признаков, использовали 25 растений, выбранных случайным образом.

Оценку устойчивости к грибным болезням проводили два раза за сезон: на стадиях выхода колоса в трубку и молочной спелости зерна. Степень поражения растений к бурой ржавчине оценивали по 0–4-балльной шкале (Mains, Jackson, 1926). Устойчивость к мучнистой росе определяли по модифицированной шкале Саари и Прескотта от 1 до 9 баллов (Захаренко и др., 2000).

При определении достоверности различий между средними значениями двух выборочных совокупностей был использован *t*-критерий Стьюдента (Рокитский, 1967). Сравнение интрогрессивных линий и родительских сортов проводили с помощью факторного дисперсионного анализа, достоверность оценивали по критерию Фишера, *F* (Васильева, 2004). Статистическую обработку проводили с помощью пакета программ STATISTICA v. 7.0.

Результаты

Оценку признаков у интрогрессивных линий проводили в течение четырех полевых сезонов (2000, 2003, 2007 и 2014 гг.). В годы проведения полевых экспериментов метеословия значительно отличались как по количеству выпавших осадков, так и по температурному режиму. Так, 2003 и 2014 гг. характеризовались недостаточным увлажнением. В 2003 г. суммарное количество выпавших осад-

Таблица 1. Восприимчивость интрогрессивных линий *T. aestivum*/*T. timopheevii* к бурой ржавчине и мучнистой росе в полевых условиях

Сорт мягкой пшеницы	№ линии	Тип реакции (баллы по шкале иммунности)						
		Бурая ржавчина				Мучнистая роса		
		2000 г.	2003 г.	2007 г.	2014 г.	2003 г.	2007 г.	2014 г.
Саратовская 29	742	0	0	1	0	7–6	7–6	7–6
	744	1	1	1	0	7–6	7–6	7–6
	760	1	0	1	0	5	5	7–6
	832-2	1	0	0	0	9–8	9–8	9–8
	842-2	1	0	0	0	9–8	9–8	9–8
Скала	155	2	1	2	1	9–8	7–6	9–8
	157	2	2	1	1	9–8	9–8	9–8
	175	2	2	1	1	5	5	5
	178	1	2	1	0	9–8	9–8	9–8
	184	2	1	2	1	5	5	5
Иртышанка 10	10	1	0	1	0	5	5	5
	67	1	1	1	0	7–6	7–6	7–6
	73	1	0	1	0	9–8	9–8	9–8
	94	2	2	3	1	9–8	9–8	9–8
	114	2	1	1	0	5	5	5
Целинная 20	191	2	2	1	1	9–8	9–8	9–8
	199	2	2	1	1	5	5	5
	206	2	2	3	1	9–8	9–8	9–8
	208	2	2	2	1	9–8	9–8	9–8
	212	2	2	3	1	9–8	9–8	9–8
Новосибирская 67	676	2	2	3	1	7–6	7–6	7–6
	699	2	2	3	1	5	5	5
	728	2	1	3	0	5	5	4–3
	732	1	1	2	0	9–8	9–8	9–8

ков за май–август было в два раза меньше среднееголетних показателей. В 2014 г. был зафиксирован наиболее высокий температурный режим за период июнь–август, при этом в мае среднемесячная температура была на два–три градуса ниже среднееголетней, а количество выпавших осадков не отличалось от среднееголетних значений. Метеоусловия в 2000 и 2007 гг. отличались большим количеством выпавших осадков, которые превышали суммарные среднееголетние значения.

Оценка восприимчивости интрогрессивных линий к бурой ржавчине показала, что тип реакции у большинства линий варьировал от иммунного (балл 0) до среднеустойчивого (балл 2) (табл. 1). Исключение составляли линии 94, 206, 212, 676, 699 и 728, которые в 2007 г. продемонстрировали среднечувствительный тип реакции. Сравнение комбинаций скрещивания показывает, что наиболее устойчивый тип реакции проявляют линии, полученные с участием сортов С29 и Ир10, а более восприимчивый тип – линии, полученные на основе сорта Н67.

Высокоустойчивый (балл 9–8) и среднеустойчивый (балл 7–6) типы реакции к мучнистой росе были выявля-

ны у 16 линий из 24 во все годы проведения испытаний. При этом не установлено видимых различий между комбинациями скрещивания по устойчивости к этому патогену. Для всех родительских сортов была характерна высокая восприимчивость как к бурой ржавчине (балл 4), так и к мучнистой росе (балл 4–3), независимо от полевого сезона.

Анализ результатов, полученных для признаков продуктивности, свидетельствует о значительных вариациях как между линиями одной комбинации скрещивания, так и в зависимости от полевого сезона. В качестве примера в табл. 2 приведены данные для признаков «масса зерна с колоса» и «масса 1000 зерен» для комбинаций скрещивания, полученных с участием сортов С29 и Н67.

Видно, что в 2000 г. интрогрессивные линии обеих комбинаций скрещивания имели значительно более низкие массу зерна с колоса и массу 1000 зерен по сравнению с родительскими сортами. В остальные годы большинство линий, полученных с участием сорта С29, были сравнимы либо превышали исходный сорт по этим признакам. Исключение составляет линия 842-2, у которой наблюдалось

Таблица 2. Масса зерна с колоса и масса 1 000 зерен у интрогрессивных линий, полученных на основе сортов С29 и Н67, в зависимости от полевого сезона

Сорт/ линия	Масса зерна с колоса, г				Масса 1 000 зерен, г			
	2000 г.	2003 г.	2007 г.	2014 г.	2000 г.	2003 г.	2007 г.	2014 г.
С29	1,73±0,11	0,7±0,05	0,6±0,04	0,71±0,07	44,7±2,2	26,6±1,2	23,7±0,9	30,9±1,4
742	1,50±0,08	0,7±0,1	0,8±0,03**	0,86±0,06	38,8±1,9	27,1±2,4	27,1±1,3*	31,8±1,3
744	1,11±0,1**	0,6±0,06	0,8±0,01**	0,75±0,05	35,3±1,7*	20,1±0,8*	24,2±1,4	25,8±0,9*
760	1,26±0,1**	0,6±0,07	1,0±0,02**	0,92±0,06*	35,1±1,3*	23,7±1,6	29,1±2,1*	32,5±0,9
832-2	1,33±0,07**	0,76±0,06	0,7±0,05	0,68±0,05	44,4±4,0	26,7±1,2	27,7±1,4*	34,1±1,1*
842-2	1,15±0,07**	0,23±0,03***	0,6±0,05	0,43±0,05**	41,2±2,4	23,9±2,6	20,7±0,9*	23,9±1,9**
Н67	1,39±0,13	0,70±0,07	1,66±0,13	1,20±0,15	36,5±1,7	29,2±1,5	29,8±1,8	32,7±2,1
676	1,07±0,05*	0,71±0,03	1,28±0,06*	0,88±0,06*	30,5±1,1*	27,7±0,8	28,5±1,5	31,3±0,8
699	1,14±0,06*	0,75±0,06	0,98±0,03**	0,87±0,04*	36,0±2,4	27,5±1,3	28,9±2,2	34,2±0,9
728	1,02±0,06*	1,48±0,11**	1,48±0,07	0,95±0,06	20,5±1,8***	34,0±1,0*	28,2±2,1	30,4±1,3
732	0,98±0,04**	0,69±0,1	1,05±0,05**	0,79±0,04*	32,3±1,6*	27,1±2,2	29,4±1,9	30,9±0,9

Достоверные различия между интрогрессивными линиями и исходными сортами пшеницы: * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$.

снижение показателей этих признаков практически во все годы проведения полевых испытаний.

Для линий, полученных с участием сорта Н67, за исключением линии 728, показано снижение массы зерна с колоса по сравнению с исходным сортом в 2000, 2007 и 2014 гг. При этом масса 1 000 зерен у линий этой комбинации скрещивания была достоверно ниже, чем у сорта Н67, только в 2000 г.

Для того чтобы выявить тенденции изменения признаков продуктивности у интрогрессивных линий, по сравнению с родительскими сортами, полученные результаты были проанализированы в виде средних значений за четыре полевых сезона отдельно для каждой линии и для каждой комбинации скрещивания (табл. 3). Оценка индивидуальных линий по результатам четырех сезонов вегетации показала достоверное увеличение числа продуктивных побегов у двух линий (742 и 842-2), полученных с участием сорта С29, и у всех изученных линий, происходящих от сорта Скала. У линий 199, 206 и 208, наоборот, наблюдалось снижение продуктивной кустистости по сравнению с исходным сортом Ц20. Анализ, выполненный по комбинациям скрещивания, установил достоверное повышение числа побегов для группы, созданной с участием сорта Скала.

Уменьшение длины колоса наблюдалось у 10 интрогрессивных линий из 24: у всех линий, полученных от сорта Н67, линий 10 и 73 от сорта ИрГ10, 155 и 157 от сорта Скала, 191 и 206 от сорта Ц20 и линии 842-2, созданной на основе сорта С29. Для линии 832-2, наоборот, отмечено увеличение длины колоса во все годы полевых экспериментов. Усредненная оценка, выполненная для комбинаций скрещивания, установила достоверное снижение длины колоса в группе, полученной на основе сорта Н67.

Для признаков «число колосков» и «число зерен в колосе» были отмечены комбинации скрещивания, получен-

ные с участием сортов Ц20 и Н67, у которых наблюдалось снижение показателей как индивидуально по линиям, так и в среднем по группам (табл. 3). Усредненные результаты четырех сезонов показали достоверное снижение числа зерен в колосе для 12 линий из разных комбинаций скрещивания (832-2, 842-2, 175, 178, 184, 94, 199, 206, 208, 212, 699, 732) и в среднем для линий, происходящих от сорта Ц20.

Тенденция снижения массы зерна с колоса прослеживалась у 18 линий из 24, однако достоверные отличия от исходного сорта были установлены для восьми линий (744, 842-2, 94, 199, 212, 676, 699, 732). Достоверное снижение массы зерна с колоса показано для группы линий, полученных с участием сорта Н67. Оценка линий и исходных сортов по признаку «масса 1 000 зерен» установила, что достоверное снижение наблюдалось у трех интрогрессивных линий (744, 206, 212), увеличение – у двух линий (175, 114), остальные линии не отличались от исходных сортов мягкой пшеницы. Также по результатам четырех сезонов вегетации не было выявлено достоверных групповых отличий по этому признаку.

Результаты сравнительной оценки признаков у интрогрессивных линий и исходных сортов подтверждаются данными факторного дисперсионного анализа (табл. 4). Достоверный вклад генотипа в фенотипические различия между интрогрессивными линиями и исходными сортами отмечен только в нескольких случаях: 1) для признака «число продуктивных побегов» в группе линий, полученных с участием сорта Скала; 2) для признака «число зерен в колосе» в группе, полученной на основе сорта ИрГ10; 3) для признаков «число колосков» и «число зерен в колосе» в группе, созданной с участием сорта Ц20; 4) для признаков «длина колоса» и «число колосков в колосе» в группе, полученной от сорта Н67. Значительный вклад в фенотипические различия между интрогрессивными

Таблица 3. Показатели хозяйственно ценных признаков у интрогрессивных линий *T. aestivum*/*T. timopheevii* и исходных сортов мягкой пшеницы

Образец	Признаки					
	Число побегов, шт.	Длина колоса, см	Число колосков в колосе, шт.	Число зерен в колосе, шт.	Масса зерна с колоса, г	Масса 1000 зерен, г
C29	3,6±0,40	9,0±0,19	15,0±0,32	30,0±1,1	1,00±0,07	31,6±2,4
742	5,1±0,50*	8,7±0,19	14,7±0,26	27,6±1,8	1,04±0,07	31,0±1,9
744	4,1±0,34	9,1±0,25	14,3±0,30	31,3±1,4	0,84±0,06*	26,5±1,3*
760	4,2±0,32	9,1±0,37	13,5±0,33*	30,8±1,7	0,95±0,05	30,3±1,7
832-2	4,1±0,27	10,3±0,22*	14,7±0,26	26,4±1,8**	0,93±0,06	33,0±2,3
842-2	5,1±0,40*	8,2±0,28*	13,2±0,25**	23,3±1,3**	0,66±0,05**	28,6±1,9
ИЛ C29	4,5±0,41	9,1±0,27	14,1±0,28*	27,9±1,6	0,88±0,07	29,9±1,8
Ск	3,7±0,45	8,9±0,34	13,9±0,40	31,4±1,0	1,02±0,04	31,0±2,0
155	4,8±0,35*	7,8±0,32*	16,3±0,35**	31,0±1,7	1,03±0,08	31,5±1,6
157	5,3±0,33**	7,9±0,24*	14,3±0,26	31,7±1,3	0,98±0,04	30,7±1,3
175	4,6±0,32*	9,5±0,34	14,6±0,20	24,7±1,0**	0,90±0,13	35,6±1,9*
178	4,6±0,38*	9,1±0,26	14,9±0,22*	27,9±1,3*	1,02±0,06	34,4±1,7
184	4,7±0,32*	9,2±0,38	15,7±0,21**	26,8±1,4*	1,07±0,04	34,2±2,2
ИЛ Ск	4,8±0,33*	8,7±0,31	15,2±0,25*	28,4±1,7	1,00±0,07	33,3±1,7
Ирт10	4,2±0,32	8,5±0,24	15,4±0,50	32,7±1,9	1,08±0,05	31,5±1,4
10	4,9±0,33	7,6±0,21*	16,8±0,30*	32,4±2,3	0,96±0,09	30,3±1,8
67	3,7±0,27	8,3±0,24	14,9±0,15	32,2±0,8	1,06±0,04	34,8±1,7
73	4,5±0,34	7,4±0,18*	14,8±0,25	29,2±1,5	1,02±0,05	33,3±1,7
94	3,9±0,25	8,4±0,25	15,0±0,35	17,5±2,1***	0,70±0,09**	35,3±2,4
114	4,0±0,30	8,1±0,23	16,0±0,30	35,5±2,1	1,34±0,09**	36,1±1,7*
ИЛ Ирт10	4,2±0,29	8,0±0,28	15,5±0,25	29,4±1,6	1,02±0,06	33,9±2,0
Ц20	4,9±0,30	8,8±0,45	16,6±0,33	35,8±1,4	1,00±0,05	27,7±1,5
191	5,3±0,47	6,9±0,15**	14,5±0,30**	34,6±1,2	0,98±0,04	26,5±1,6
199	3,5±0,25*	8,3±0,22	14,9±0,25*	29,7±1,7*	0,79±0,06*	25,9±1,6
206	4,0±0,25*	6,9±0,19**	14,8±0,30*	28,0±2,2**	0,87±0,08	24,5±1,3*
208	4,1±0,28*	8,9±0,26	14,7±0,35*	29,0±2,2*	1,03±0,07	26,0±1,7
212	4,8±0,35	8,6±0,21	15,7±0,25*	29,3±2,6*	0,79±0,08*	23,9±2,1*
ИЛ Ц20	4,3±0,32	8,0±0,24	14,9±0,29**	30,1±2,0*	0,89±0,06	25,5±1,7
Н67	4,8±0,32	10,2±0,36	18,1±0,34	34,4±1,1	1,25±0,11	31,8±1,7
676	4,6±0,34	6,4±0,14**	16,4±0,33**	31,8±1,2	1,02±0,05*	28,9±1,1
699	4,2±0,43	8,3±0,30**	16,4±0,28**	38,3±1,7**	0,96±0,05*	30,8±2,0
728	4,4±0,32	7,5±0,18**	15,9±0,23**	32,4±2,2	1,33±0,08	29,6±1,6
732	5,6±0,43*	9,3±0,26*	16,4±0,34**	25,7±1,3**	0,91±0,06**	27,5±2,9
ИЛ Н67	4,7±0,38	7,9±0,22**	16,3±0,30**	32,1±1,6	1,05±0,06*	29,2±1,9

Приведены средние значения по результатам четырех полевых сезонов; * $p < 0,05$, ** $p < 0,01$, *** $p < 0,01$.

Таблица 4. Факторный дисперсионный анализ, выполненный по результатам оценки признаков продуктивности у интрогрессивных линий *T. aestivum/T. timopheevii* и исходных сортов мягкой пшеницы

Комбинация скрещивания	Признак	MS/F			r_w	
		Генотип	Год	Генотип × год	r_{wg}	r_{we}
С29	Число побегов	1,39/1,92	5,66/6,66**	0,63/0,74	0,10	0,26
	Длина колоса	0,22/0,40	3,85/2,51	0,02/0,36	0,13	0,09
	Число колосков	1,14/1,38	0,08/0,09	0,84/1,02	0,17	0,09
	Число зерен в колосе	38,10/1,83	45,47/3,63*	127,84/6,14**	0,05	0,14
	Масса зерна с колоса	0,03/0,69	0,67/13,78***	0,09/1,87	0,01	0,33
	Масса 1000 зерен	2,99/0,13	303,6/10,94***	19,68/0,71	0,04	0,29
Скала	Число побегов	2,16/4,92*	1,3/2,37	0,10/0,18	0,27	0,20
	Длина колоса	0,27/0,45	0,91/1,54	0,11/0,18	0,07	0,12
	Число колосков	2,15/0,38	0,05/0,07	0,65/0,32	0,15	0,08
	Число зерен в колосе	18,83/0,91	72,67/3,51*	20,05/0,97	0,10	0,41
	Масса зерна с колоса	0,01/0,10	0,39/7,61**	0,19/3,8*	0,05	0,61
	Масса 1000 зерен	8,20/0,25	154,32/4,75*	70,71/2,18	0,06	0,48
Ирт10	Число побегов	0,01/0,02	1,15/3,5*	0,09/0,26	0,12	0,35
	Длина колоса	1,13/4,11	2,26/8,23**	0,1/0,35	0,16	0,54
	Число колосков	3,15/0,76	0,03/0,01	0,50/0,12	0,04	0,06
	Число зерен в колосе	123,5/4,26	175,7/5,10*	26,38/0,71	0,13	0,30
	Масса зерна с колоса	0,04/0,61	0,30/5,28*	0,1/1,28	0,05	0,50
	Масса 1000 зерен	9,86/0,42	81,73/4,38*	24,92/1,06	0,10	0,32
Ц20	Число побегов	0,72/0,99	0,15/0,20	0,49/0,67	0,05	0,06
	Длина колоса	2,3/2,26	0,02/0,04	0,04/0,05	0,12	0,06
	Число колосков	5,67/6,73**	0,03/0,29	1,47/1,31	0,28	0,06
	Число зерен в колосе	82,94/3,58*	87,54/3,90*	1,73/0,08	0,19	0,41
	Масса зерна с колоса	0,07/2,97	0,24/10,90**	0,01/0,22	0,07	0,73
	Масса 1000 зерен	13,99/0,94	26,5/1,77	10,02/0,67	0,09	0,37
Н67	Число побегов	0,001/0,001	0,65/1,12	0,35/0,60	0,08	0,04
	Длина колоса	16,37/5,18*	5,78/2,89	0,11/0,06	0,43	0,02
	Число колосков	4,76/9,8*	0,68/1,39	0,19/0,40	0,32	0,17
	Число зерен в колосе	14,32/0,31	69,73/1,5	38,39/0,83	0,09	0,04
	Масса зерна с колоса	0,20/2,46	0,31/3,68	0,15/1,79	0,11	0,20
	Масса 1000 зерен	31,18/1,64	10,04/0,53	16,67/0,88	0,09	0,05

MS – средний квадрат отклонений; F – критерий Фишера; r_w и r_{we} – коэффициенты корреляции, определяющие вклад генотипа и внешней среды в фенотипическое проявление признака; * $p < 0,05$, ** $p < 0,01$, *** $p < 0,001$.

линиями и родительскими сортами по признакам «число зерен с колоса», «масса зерна с колоса» и «масса 1000 зерен» вносят условия внешней среды, что было показано для большинства исследованных линий, за исключением комбинации скрещивания, созданной на основе сорта Н67.

Обсуждение

Результаты оценки признаков, определяющих продуктивность мягкой пшеницы, представленные для отдельных интрогрессивных линий *T. aestivum/T. timopheevii* и в среднем по комбинациям скрещивания, выявили как положительные, так и негативные тенденции в изменении

ряда признаков. К положительным эффектам следует отнести достоверное увеличение числа продуктивных побегов и числа колосков в колосе у линий, полученных с участием сорта Скала. Из негативных эффектов отмечены снижение числа колосков и зерен в колосе у линий, созданных на основе сорта Ц20, и уменьшение показателей продуктивности колоса у линий, происходящих от сорта Н67. Можно предполагать, что выявленные эффекты могут быть вызваны влиянием генетического материала *T. timopheevii*, интродуцированного в геном родительских сортов мягкой пшеницы.

В настоящее время считается, что чужеродный генетический материал, переносимый в геном мягкой пшеницы протяженными фрагментами, оказывает в основном негативный эффект. Однако публикации, в которых приводятся данные сравнительной оценки признаков у сортов и селекционных линий с чужеродными замещениями и транслокациями, не всегда позволяют сделать такие выводы.

Хорошо изученным примером чужеродных замещений являются гибридные формы, полученные с использованием генома ржи *Secale cereale* L. Известно, что среди многих успешных переносов генетического материала ржи в геном пшеницы практическую ценность имеют две транслокации (1BL.1RS и 1AL.1RS), в которых принимает участие хромосома ржи 1RS. Имеется достаточное число работ, в которых показано, что присутствие этих транслокаций в сортах пшеницы, кроме повышения иммунитета к грибным болезням, сопровождается увеличением биомассы корней, толерантности к засухе, повышением урожайности и качества зерна (Villareal et al., 1998; Ehdai et al., 2003; Kim et al., 2004; Белан и др., 2010). В то же время отмечается, что на урожайность и засухоустойчивость сортов, содержащих транслокацию 1BL.1RS, в значительной степени оказывает влияние генотипическая среда сорта-реципиента (Hoffmann, 2008; Белан и др., 2012; Belan et al., 2015).

Что касается генов, происходящих от других родичей мягкой пшеницы, то только для некоторых из них проведены детальные исследования по оценке влияния интрогрессированных фрагментов на агрономические признаки. Негативный эффект фрагмента генома *Aegilops umbellulata*, содержащего ген *Lr9*, был установлен для изогенных линий озимой пшеницы, при тестировании которых обнаружено снижение урожайности, продуктивной кустистости, уменьшение числа и массы зерна в колосе на 3–14 % по сравнению с восприимчивым родительским сортом (Ortelli et al., 1996). Другим примером является ген *Sr22*, происходящий из генома *T. boeoticum*, который, несмотря на свою эффективность против агрессивной расы стеблевой ржавчины Ug99, ограниченно используется в селекционных целях из-за негативного влияния на урожайность и продолжительность вегетационного периода (Paull et al., 1994).

Положительное влияние транслокации T6VS.6AL (источник *Haynaldia villosa* L.) с геном устойчивости к мучнистой росе *Pm21* установлено на примере 19 сортов и селекционных линий пшеницы (Li et al., 2007). Согласно полученным результатам, наличие такой транслокации повышало зерновую продуктивность (массу 1000 зерен,

число зерен и массу зерна с колоса), однако оказывало незначительный негативный эффект на выход муки и ее хлебопекарные качества. Использование гена *Lr32* от *Ae. tauschii* в генетическом окружении высокопродуктивного сорта мягкой пшеницы привело к снижению высоты растения и увеличению размера зерна и не повлияло на хлебопекарные качества (Thomas et al., 2010).

Литературные данные также свидетельствуют о том, что присутствие одного и того же локуса устойчивости в генетическом окружении разных сортов может сопровождаться и положительными, и негативными эффектами в отношении признаков продуктивности. Так, интродукция в чешские сорта пшеницы гена устойчивости к бурой ржавчине *Lr19* от *Agropyron ponticum* привела к снижению показателей для признаков, определяющих урожайность (Šlikova et al., 2003). Противоположные результаты были получены в НИИСХ Юго-Востока (г. Саратов): сорта пшеницы Л503 и Самсар и селекционные линии Пысар 29 и Л359R с геном *Lr19* отличались более высокой продуктивностью, содержанием белка в зерне по сравнению с исходным сортом С29 (Крупнов, Сибикеев, 2005).

Работы по изучению влияния генетического материала *T. timopheevii* на хозяйственно ценные признаки малочисленны, но имеющаяся информация свидетельствует об отсутствии значительных негативных эффектов на урожайность и качество зерна. Исследования, проведенные на иммунных линиях *T. aestivum*–*T. timopheevii*/*Ae. tauschii*, показали, что большинство из них по таким параметрам, как «продуктивность колоса», «содержание белка и клейковины» и «хлебопекарные качества» превосходили сорт-реципиент С29 (Лайкова и др., 2010, 2013; Laikova et al., 2013).

Оценка в течение ряда лет признаков продуктивности и технологических качеств зерна у 30 гибридных линий (F_7 – F_9), полученных от скрещивания сортов Н67 и Жница с *T. timopheevii*, показала, что большинство линий превышает исходные сорта по элементам структуры урожая, количеству и качеству клейковины, и содержанию белка в зерне (Ухинова и др., 2009). В работе Л.В. Обуховой с коллегами (2008) для линий *T. aestivum*/*T. timopheevii*, исследованных в данной статье, было установлено, что они не уступают исходным сортам по качеству зерна и муки. Исключение составляли линии 191 и 206, полученные от сорта Ц20, у которых наблюдалось снижение диаметра частиц муки.

Сопоставление результатов, представленных в нашей работе, с полученными ранее результатами по хромосомной локализации фрагментов интрогрессии не выявило видимых корреляций между снижением средних значений признаков продуктивности и количеством интрогрессированного чужеродного материала. Так, линии комбинаций скрещивания, полученные с участием сортов Н67 и Ц20, имеют в среднем на геном меньше чужеродных фрагментов по сравнению с линиями, полученными от сорта С29 (Леонова и др., 2002; Leonova et al., 2002). Однако, по результатам данного исследования, для комбинаций скрещивания сортов Н67 и Ц20 наблюдалось снижение числа зерен и массы зерна с колоса, в то время как для группы, созданной на основе сорта С29, достоверных отличий от исходного сорта по этим признакам не уста-

новлено. Для выяснения вопроса, какие генетические локусы, расположенные в районах локализации генетического материала *T. timopheevii*, влияют на признаки продуктивности, необходимо провести более детальные исследования, включающие картирование локусов, ассоциированных с количественными признаками, и оценку их влияния на фенотипическое проявление признаков. Также нельзя исключить влияния генотипической среды сорта-реципиента на проявление признаков, что можно видеть на примере линий, происходящих от сортов Целинная 20 и Новосибирская 67.

В настоящее время при создании новых сортов мягкой пшеницы особое внимание обращают на размеры зерна, или его крупность. Признак «масса 1000 зерен» считается одним из критериев крупнозерности, адаптивности и экологической пластичности сорта (Стрижева, Белянинова, 2012; Кравченко, Ионова, 2015). Следует отметить, что для большинства исследованных в этой работе линий независимо от комбинации скрещивания не было установлено достоверных отличий от исходного сорта по признаку «масса 1000 зерен», несмотря на то что у значительного числа линий прослеживается тенденция снижения числа зерен в колосе. Результаты оценки линий, полученные по признаку «масса 1000 зерен», могут быть использованы в качестве косвенного критерия крупнозерности.

Таким образом, оценка интрогрессивных линий, проведенная в течение четырех полевых сезонов, показала, что большинство из них незначительно отличаются от исходных сортов мягкой пшеницы по признакам продуктивности. Наличие эффективных локусов устойчивости, унаследованных от *T. timopheevii*, которые обеспечивают длительную устойчивость интрогрессивных линий к западносибирским популяциям бурой ржавчины и мучнистой росы, позволяет использовать их в качестве источников генов резистентности без снижения продуктивности сортового материала.

Благодарности

Создание интрогрессивных линий и оценка их продуктивности проводились в рамках государственного задания по проекту № 0324-2015-0005; оценка устойчивости к грибным болезням и анализ полученных результатов – при финансовой поддержке Министерства образования и науки Российской Федерации (соглашение № 14.604.21.0107; идентификационный номер контракта RFMEFI60414X0107).

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Список литературы

Афанасенко О.С. Проблемы создания сортов с длительной устойчивостью к болезням. Защита и карантин растений. 2010;3:4-10.
Белан И.А., Россеева Л.П., Россеев В.М., Бадаева Е.Д., Зеленский Ю.И., Блохина Н.П., Шепелев С.С., Першина Л.А. Изучение хозяйственно ценных и адаптивных признаков у линий сорта яровой мягкой пшеницы Омская 37, несущих транслокации 1RS.1BL и 7DL-7A1. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2012;16:178-186.
Белан И.А., Россеева Л.П., Трубочеева Н.В., Осадчая Т.С., Дорогина О.В., Жмудь Е.В., Колмаков Ю.В., Блохина Н.П., Крав-

цова Л.А., Першина Л.А. Особенности хозяйственно ценных признаков линий сорта яровой мягкой пшеницы Омская 37, несущих пшенично-ржаную транслокацию 1RS.1BL. Информ. вестн. ВОГиС. 2010;14:632-640.
Васильева Л.А. Статистические методы в биологии. Новосибирск: ИЦиГ СО РАН, 2004.
Захаренко В.А. Потенциал фитосанитарии и его реализации на основе применения пестицидов в интегрированном управлении фитосанитарным состоянием агроэкосистем России. Агрохимия. 2013;7:3-15.
Захаренко В.А., Медведев А.М., Ерохина С.А., Добровольская Г.В., Михайлов А.А. Методика по оценке устойчивости сортов полевых культур на инфекционных и провокационных фонах. М.: Россельхозакадемия, 2000.
Койшыбаев М., Болтыбаева Л.А., Копирова Г.И. Гермоплазма пшеницы с групповой устойчивостью к болезням с воздушно-капельной инфекцией. Агромериан. 2008;3:34-42.
Кравченко Н.С., Ионова Е.В. Параметры адаптивности сортов озимой мягкой пшеницы по признаку «масса 1000 семян» в условиях провокационного фона «засушник». Зерновое хозяйство России. 2015:2. Режим доступа: [http://zhros.ru/num38\(2\)_2015/2Krav.html](http://zhros.ru/num38(2)_2015/2Krav.html)
Крупнов В.А., Сибикеев С.Н. Чужеродные гены для улучшения мягкой пшеницы. Идентифицированный генофонд растений и селекция (Отв. ред. Б.В. Ригин, Е.И. Гаевская). СПб: ГНЦ РФ ВИР, 2005:740-758.
Лайкова Л.И., Арбузова В.С., Христов Ю.А., Попова О.М., Ефремова Т.Т., Ермакова М.Ф. Изучение элементов продуктивности и качества зерна иммунных линий пшеницы сорта Саратовская 29 на инфекционном поле. Сиб. вестн. с.-х. наук. 2010;4:11-18.
Лайкова Л.И., Белан И.А., Бадаева Е.Д., Россеева Л.Л., Шепелев С.С., Шумный В.К., Першина Л.А. Создание и изучение сорта яровой мягкой пшеницы «Памяти Майстренко» с интрогрессией генетического материала от синтетического гексаплоида *Triticum timopheevii* Zhuk. × *Aegilops tauschii* Coss. Генетика. 2013;49:103-112.
Леонова И.Н., Родер М.С., Будашкина Е.Б., Калинина Н.П., Салина Е.А. Молекулярный анализ устойчивых к бурой ржавчине интрогрессивных линий, полученных при скрещивании гексаплоидной пшеницы *T. aestivum* с тетраплоидной пшеницей *T. timopheevii*. Генетика. 2002;38:1648-1655.
Леонова И.Н., Родер М.С., Калинина Н.П., Будашкина Е.Б. Генетический анализ и локализация локусов, контролирующих устойчивость интрогрессивных линий *Triticum aestivum* × *Triticum timopheevii* к листовой ржавчине. Генетика. 2008;44:1652-1659.
Обухова Л.В., Будашкина Е.Б., Ермакова М.Ф., Калинина Н.П., Шумный В.К. Качество зерна и муки у интрогрессивных линий яровой мягкой пшеницы с генами устойчивости к листовой ржавчине от *Triticum timopheevii* Zhuk. С.-х. биология. 2008;5:38-42.
Рокитский П.Ф. Биологическая статистика. Минск: Вышэйш. шк., 1967.
Санин С.С., Назарова А.Н. Фитосанитарная обстановка на посевах пшеницы в Российской Федерации (1991–2008 гг.). Защита и карантин растений. 2010;2:70-78.
Стрижева Ф.М., Белянинова Л.В. Роль сортовых особенностей яровой мягкой пшеницы в формировании признака «масса 1000 зерен». Вестн. Алтайск. гос. агр. ун-та. 2012;4:19-20.
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 челночной селекции СИММИТ. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2012;16:21-32.
Ухинова Е.П., Пыльнев В.В., Рубец В.С. Цитогенетический анализ гибридов мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) с пшеницей Тимофеева (*Triticum timopheevii* Zhuk.). Изв. ТСХА. 2009;2:131-137.

- Belan I.A., Rosseeva L.P., Rosseev V.M., Badaeva E.D., Zelenskiy Y.I., Blokhina N.P., Shepelev S.S., Pershina L.A. Study of adaptive and agronomic characters in lines of common wheat Omskaya 37 carrying 1RS.1BL and 7DL-7Ai translocations. *Russ. J. Genet.: Appl. Res.* 2015;5:41-47. DOI 10.1134/S2079059715010037
- Budashkina E.B., Kalinina N.P. Development and genetic analysis of common wheat introgressive lines resistant to leaf rust. *Acta Phytopathol. Entomol. Hungarica.* 2001;36:61-65.
- Ehdaie B., Whitkus R.W., Waines J.G. Root biomass, water-use efficiency, and performance of wheat-rye translocations of chromosomes 1 and 2 in spring bread wheat 'Pavon'. *Crop Sci.* 2003;43:710-717.
- Friebe B., Jiang J., Raupp W.J., McIntosh R.A., Gill B.S. Characterization of wheat-alien translocation conferring resistance to diseases and pests: current status. *Euphytica.* 1996;91:59-87.
- Hoffmann B. Alteration of drought tolerance of winter wheat caused by translocation of rye chromosome segment 1R. *Cer. Res. Comm.* 2008;36:269-278.
- Kim W., Jonson P.S., Baenziger P.S., Lukaszewski A.J., Gaines C.S. Agronomic effect of wheat-rye translocation carrying rye chromatin (1R) from different sources. *Crop Sci.* 2004;44:1254-1258.
- Laikova L.I., Belan I.A., Badaeva E.D., Rosseeva L.L., Shepelev S.S., Shumny V.K., Pershina L.A. Development and study of spring bread wheat variety Pamyati Maystrenko with introgression of genetic material from synthetic hexaploid *Triticum timopheevii* Zhuk. \times *Aegilops tauschii* Coss. *Russ. J. Genet.* 2013;49:89-97. DOI 10.1134/S1022795413010067
- Leonova I.N., Budashkina E.B., Kalinina N.P., Röder M.S., Börner A., Salina E.A. *Triticum aestivum-Triticum timopheevii* introgression lines as a source of pathogen resistance genes. *Czech J. Genet. Plant Breed.* 2011;47:S49-S55.
- Leonova I.N., Röder M.S., Budashkina E.B., Kalinina N.P., Salina E.A. Molecular analysis of leaf rust introgression resistance lines obtained by crossing of hexaploid wheat *Triticum aestivum* with tetraploid wheat *Triticum timopheevii*. *Russ. J. Genet.* 2002;38:1397-1403.
- Leonova I.N., Röder M.S., Kalinina N.P., Budashkina E.B. Genetic analysis and localization of loci controlling leaf rust resistance of *Triticum aestivum* \times *Triticum timopheevii* introgression lines. *Russ. J. Genet.* 2008;44:1431-1437.
- Li G., Chen P., Zhang S., Wang X., He Z., Zhang Y., Zhao H., Huang H., Zhou X. Effects of the 6VS.6AL translocation on agronomic traits and dough properties of wheat. *Euphytica.* 2007;155:305-313. DOI 10.1007/s10681-006-9332-z
- Mains E.B., Jackson H.S. Physiological specialization in the leaf rust of wheat, *Puccinia triticina* Erikss. *Phytopathol.* 1926;16:89-120.
- McIntosh R.A., Wellings C.R., Park R.F. Wheat rust: an atlas of resistance genes. Australia: CSIRO Publ., 1995.
- McIntosh R.A., Yamazaki Y., Dubcovsky J., Rogers J., Morris C., Appels R., Xia X.C. Catalogue of Gene Symbols for Wheat. 2013. Available at: <http://www.shigen.nig.ac.jp/wheat/komugi/genes/>
- Ortelli S., Winzeler H., Fried P.M., Nösberger J., Winzeler M. Leaf rust resistance gene *Lr9* and winter wheat yield reduction. I. Yield and yield components. *Crop Sci.* 1996;36:1590-1595.
- Paull J.G., Pallotta M.A., Langridge P. The T.T. RFLP markers associated with *Sr22* and recombination between chromosome 7A of bread wheat and the diploid species *Triticum boeoticum*. *Theor. Appl. Genet.* 1994;89:1039-1045.
- Šliková S., Gregová E., Bartoš P., Kraic J. Marker-assisted selection for leaf rust resistance in wheat by transfer of gene *Lr19*. *Plant Protect. Sci.* 2003;39:13-17.
- Timonova E.M., Leonova I.N., Röder M.S., Salina E.A. Marker-assisted development and characterization of a set of *Triticum aestivum* lines carrying different introgressions from the *T. timopheevii* genome. *Mol. Breed.* 2013;31:123-136. DOI 10.1007/s11032-012-9776-x
- Thomas J., Nilmalgoda S., Hiebert C., McCallum B., Humphreys G., DePauw R. Genetic markers and leaf rust resistance of the wheat gene *Lr32*. *Crop Sci.* 2010;50:2310-2317.
- Villareal R.L., Banuelos O., Mujeeb-Kazi A., Rajaram S. Agronomic performance of chromosome 1B and T1BL.1RS near-isolines in the spring bread wheat Seri M82. *Euphytica.* 1998;103:195-202.
- Zhang W., Lukaszewski A.J., Kolmer J., Soria M.A., Goyal S., Dubcovsky J. Molecular characterization of durum and common wheat recombinant lines carrying leaf rust resistance (*Lr19*) and yellow pigment (Y) genes from *Lophopyrum ponticum*. *Theor. Appl. Genet.* 2005;111:573-582. DOI 10.1007/s00122-005-2048-y