

Скрининг сортов озимой мягкой пшеницы российской и зарубежной селекции на устойчивость к бурой ржавчине в условиях предгорной зоны Центрального Кавказа

Ирина Рафиковна Манукян, Тамара Сидоровна Абиева, Нино Нодаровна Догузова

Северо-Кавказский научно-исследовательский институт горного и предгорного сельского хозяйства – филиал Федерального государственного бюджетного учреждения науки Федерального научного центра «Владикавказский научный центр Российской академии наук», Владикавказ, Россия
e-mail: doguzovanino@yandex.ru

Аннотация. Представлены этапы иммунологических исследований для создания сортов озимой мягкой пшеницы. Рассмотрены вопросы устойчивости к бурой ржавчине, внутривидового разнообразия *Puccinia tritici f. sp. tritici* Erikss, способов оценки и отбора исходного селекционного материала с широкой генетической основой устойчивости к патогену. В качестве объектов исследований использовали 25 образцов озимой мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) из коллекции ВИР им. Н.И. Вавилова и 47 изогенных линий Thatcher с генами *Lr*. Выявлено, что к эффективным генам устойчивости к местной популяции бурой ржавчины относятся *Lr9, Lr19, Lr24, Lr25, Lr30, Lr32, Lr34, Lr36, Lr39=Lr41, Lr42, Lr45, Lr47, Lr51, Lr53, Lr67*. При анализе фенотипического состава было идентифицировано 6 фенотипических групп: МНТТ, РГТТ, РНТТ, НКР, ТQТР, QHKP. Фенотипы группы Т-, вирулентные к *Lr9, Lr16*, с частотой встречаемости 40,0 %, характерны для всех зерносеющих регионов России и мира. В изучаемой популяции *P. triticina* они являются доминирующими. Фенотипы РНТТ, QHKP, МНТТ, авирулентные к генам *Lr9, Lr24*, встречаются в популяции с частотой 13,3; 3,3; 10,0 % соответственно. Частота встречаемости фенотипической группы РГТТ и НКР с авирулентностью к генам *Lr9, Lr24, Lr26, Lr2a, Lr3* составляет 33,3 %. Генетическое разнообразие по индексу Шеннона-Уивера внутри популяции высокое, $H = 2,5$. По результатам скрининга выделены устойчивые к бурой ржавчине сортообразцы озимой пшеницы, ранжированные следующим образом: устойчивые – 11 образцов, среднеустойчивые – 9, восприимчивые – 5. В селекционной работе в качестве источников устойчивости к *Puccinia triticina* предлагается использовать следующие сорта озимой мягкой пшеницы зарубежной селекции – Dorota (Франция), Genoveva (Словакия), Areal (Украина), Eltan (США), Verita (Словакия), Muza (Польша), Alauda (Германия), Fenezja (Польша), Vatazbok (Украина), а также российские сорта Прима, Омская 5.

Ключевые слова: озимая пшеница; бурая ржавчина; источники устойчивости; популяция; селекция.

Для цитирования: Манукян И. Р., Абиева Т. С., Догузова Н. Н. Скрининг сортов озимой мягкой пшеницы российской и зарубежной селекции на устойчивость к бурой ржавчине в условиях предгорной зоны Центрального Кавказа // Аграрный научный журнал. 2022. № 10. С. 55–61. <http://dx.doi.org/10.28983/asj.y2022i10pp55-61>.

AGRONOMY

Original article

Screening of winter soft wheat varieties of Russian and foreign breeding for resistance to brown rust in the conditions of the foothill zone of the Central Caucasus

Irina R. Manukyan, Tamara S. Abieva, Nino N. Doguzova

The North Caucasus Research Institute of Mountain and Foothill Agriculture is a branch of the Federal State Budgetary Institution of Science of the Federal Scientific Center “Vladikavkaz Scientific Center of the Russian Academy of Sciences”, Vladikavkaz, Russia
e-mail: doguzovanino@yandex.ru

Abstract. The article describes the stages of immunology testing for the development of winter soft wheat varieties. It also discusses the issues of leaf rust resistance, the population structure of *Puccinia tritici f. sp. tritici* Erikss, the methods of evaluation and selection of stock material for selective breeding with multiple resistance genes and showing high genetic diversity. 25 samples of winter soft wheat (*Triticum aestivum* L.) obtained from the N.I. Vavilov's (VIR) plant genetic resources gene bank and 47 Thatcher isogenic lines with the following genes were used as test articles. The study showed that the following genes could be considered effective for the resistance to a local population of leaf rust: *Lr9, Lr19, Lr24, Lr25, Lr30, Lr32, Lr34, Lr36, Lr41, Lr42, Lr45, Lr47, Lr51, Lr53, Lr67*. The analysis of phenotypic traits allowed identifying 6 phenotypic groups: MHTT, PGTT, RHTT, NHKP, TQTP, QHKP. The T-group phenotype that is virulent to *Lr9, Lr16* and has an incidence rate of 40.0% is typical for all grain producing regions in Russia and worldwide. They are predominant in the studied population of *P. triticina*. The incidence rates of RHTT, QHKP, MHTT phenotypes that are avirulent to *Lr9, Lr24* genes are 13.3, 3.3 and 10.0%, respectively. The incidence rate of PGTT and NHKP phenotypes that are avirulent to *Lr9, Lr24, Lr26, Lr2a, Lr3* genes is 33.3%. The intrapopulation genetic variation estimated using the Shannon–Weaver diversity index is high ($H=2.51$). The screening allowed identifying leaf rust resistant winter soft wheat varieties ranked as follows: resistant – 11, intermediate – 9, susceptible – 5 samples. It was proposed to use winter soft wheat varieties of foreign breeding from the Collection of Worldwide Crop Genetic Resources (Vavilov All-Russian Scientific Research Institute of Plant Industry (VIR)), such as Dorota (France), Genoveva (Slovakia), Areal (Ukraine), Elton (USA), Verita (Slovakia), Muza (Poland), Alauda (Germany), Fenezja (Poland), Vatazbok (Ukraine), and Russian varieties of Prima and Omskaya 5.

Keywords: winter soft wheat; leaf rust; sources of resistance; population; selective breeding.

For citation: Manukyan I. R., Abieva T. S., Doguzova N. N. Screening of winter soft wheat varieties of Russian and foreign breeding for resistance to brown rust in the conditions of the foothill zone of the Central Caucasus. Agrarny nauchny zhurnal = Agrarian Scientific Journal. 2022;(10):55–61. (In Russ.). <http://dx.doi.org/10.28983/asj.y2022i10pp55-61>.





Введение. Северный Кавказ и Юг России представлены областями с различными агроклиматическими показателями, где создаются условия для существования независимых патогенных популяций возбудителя бурой, или листовой ржавчины пшеницы (*Puccinia tritici f. sp. tritici* Erikss). На расовый состав патогена оказывают влияние климатические условия года, сортимент и площади возделываемых сортов, а также сорная растительность как резерваторы инфекции [1, 4, 5]. В связи с благоприятными для развития патогена климатическими условиями Центрального Кавказа бурая (листовая) ржавчина ежегодно встречается в посевах озимой пшеницы, нанося значительный экономический ущерб [6, 8, 13, 24]. Поэтому для региона особенно актуальна разработка эффективных способов защиты от болезни.

Возбудителем заболевания является биотрофный гриб *Puccinia tritici f. sp. tritici* Erikss, имеющий пять типов спороношения: на злаках гриб образует три вида спороношения – урединиоспоры, телиоспоры, споридии (базидиоспоры), на промежуточных хозяевах – спермации и эции. В большинстве мест обитания этот гриб имеет укороченный жизненный цикл, сведенный до чередования генераций урединиоспор (без стадии на промежуточном хозяине) [10,14].

Существенное влияние на вирулентность популяции *P. triticina* оказывает генотип растения-хозяина, наличие или отсутствие у него генов устойчивости к патогену. Сорт, обладающий расоспецифической устойчивостью, будет способствовать селективному давлению на популяцию патогена, изменять частоту изолятов в популяции, в сторону накопления вирулентных рас [4].

Выделяют два вида устойчивости растений к паразитам: расоспецифическую (вертикальную) и общую (горизонтальную, расонеспецифическую). Вертикальная устойчивость основана на реакции сверхчувствительности. Общая (горизонтальная) устойчивость базируется на неспецифических особенностях растения. В связи с этим горизонтальная устойчивость не ослабляется от появления новых рас патогена и проявляется удлинением инкубационного периода, уменьшением спорообразования – количества пустул.

Селекция на вертикальную устойчивость часто заканчивается быстрой ее потерей, в связи с селективным влиянием генотипа сорта на микроэволюционные процессы в популяции патогена. Более предпочтительным является создание сортов с горизонтальной устойчивостью, которая контролируется несколькими генами. К таким генам адаптация паразита бывает затруднена, и устойчивость сорта сохраняется дольше [12].

Неспецифическая устойчивость относится к количественным признакам. Ее характеристиками или показателями являются количество пустул на единицу листовой поверхности, число спор в пустуле и увеличение длительности латентного периода. В конечном итоге, эта устойчивость проявляется в снижении скорости развития эпифитотий, в уменьшении вредоносности заболевания и потерь продуктивности. Предполагается, что неспецифическая устойчивость полигенна, в связи с этим популяции патогена сложно накопить мутации вирулентности и преодолеть полигенную устойчивость [6, 23].

В связи с этим неотъемлемым этапом селекционных программ, направленных на устойчивость к бурой ржавчине, является изучение структуры популяции патогена по генам вирулентности, выявление эффективных генов устойчивости, а также оценка исходного материала и отбор устойчивых форм пшеницы.

Гены устойчивости пшеницы к бурой ржавчине носят название Lr-гены (Leaf rust), они различаются по времени экспрессии и подразделяются на группы ювенильной и возрастной устойчивости. Считается, что первые экспрессируются с фазы проростков и обеспечивают противодействие к одной или разным расам патогена на протяжении всего онтогенеза, к ним относятся Lr: 1, 2a, 2b, 2c, 3=3a, 3bg, 3ka, 9, 10, 11, 14a, 14b, 15, 16, 17, 18, 19, 20, 21=40, 23, 24, 25, 26, 28, 29, 30, 32, 33, 36, 38,39=41, 42, 43, 44, 46, 45, B, а вторые – при достижении растениями фазы выхода в трубку и позднее. К ним относятся Lr: 12, 13, 34, 35, 37, 46, 48, 49 [14, 15]. В то же время имеются экспериментальные данные, не подтверждающие наличие двух групп генов [20, 21]. Более быстрая потеря устойчивости характерна в основном в отношении сортов с расоспецифической (вертикальной) устойчивостью. Такие сорта оказывают селективное давление на популяцию патогена, в результате чего повышается частота соответствующих генов вирулентности. Поэтому в настоящее время в селекции активно ведутся работы над созданием сортов с комбинацией генов, обуславливающих неспецифическую (горизонтальную) устойчивость к патогену, что способствует продлению жизни сорта [12, 20, 21].

Разделение генов устойчивости на ювенильные и возрастные некоторыми учеными считается весьма условным, поскольку один и тот же ген по эффективности может быть отнесен к той или иной группе в зависимости от патотипа возбудителя заболевания. В связи с этим оценка вирулентности к листовой ржавчине на стадии проростков может отличаться от полевой устойчивости к листовой ржавчине на стадии взрослых растений у одних и тех же образцов озимой пшеницы [20, 25].

Традиционными методами идентификации Lr-генов являются фитопатологический тест (использование изолятов, маркированных вирулентностью к определенному гену), изучение структуры региональной популяции бурой ржавчины пшеницы по расовому (генотипическому) составу, скрининг сортов озимой пшеницы на резистентность к местной популяции возбудителя бурой ржавчины.

Цель исследования – изучение генетического разнообразия популяции листовой ржавчины, поиск новых источников неспецифической устойчивости у сортообразцов пшеницы, оценка эффективности Lr-генов к расовому составу популяции бурой ржавчины озимой пшеницы в условиях предгорной зоны Центрального Кавказа.

Методика исследований. Исследования проводились в 2019–2021 гг. на полевом стационаре ФГБНУ СКНИИГПСХ ВЦ РАН (РСО-Алания), расположенном в предгорной зоне Центрального Кавказа. В качестве объектов исследований были использованы 25 образцов озимой мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) из коллекции ВИР (VIR plant genetic resources gene bank) и 47 изогенных линий Thatcher с генами Lr:1, 2a, 2b, 2c, 3a, 3bg, 3ka, 9,

10, 11, 14a, 14b, 15, 16, 17, 18, 19, 20, 21=40, 23, 24, 25, 26, 27+31, 28, 29, 30, 32, 33, 36, 38, 39= 41, 42, 44, 46, 45, 47, 51, 53, 67, B.

Изучение ювенильной устойчивости проводили на 10–12-дневных проростках [8, 10, 16]. Для этого изучаемые образцы проращивали в вазонах и опрыскивали водной суспензией урединиоспор, собранных с коллекционных сортообразцов. Создавали влажную камеру и выдерживали в темноте в течение 24 ч при температуре 20 °С. Далее растения помещали в климатическую камеру в контролируемые условия (температура 20 °С, влажность 70 %, освещенность 3000 люкс, фотопериод 16 ч день/ 12 ч ночь).

На 10–14-й день фиксировали инфекционные типы по шкале: 0 – иммунитет, отсутствие признаков; R(0) – устойчивость, хлорозные пятна до 5–10 %; MR – средняя устойчивость, пустулы мелкие, хлорозные зоны, занимающие не более 10–25 %; MS – средняя восприимчивость, пустулы мелкие, занимающие до 40–50 %; S – высокая восприимчивость, пустулы крупные, занимают до 50–100 % поверхности листьев, эффективные гены *Lr* (тип реакции на заражение 0–2 балла), неэффективные гены *Lr* (тип реакции на заражение 3–4 балла) [11, 12].

В качестве восприимчивого контроля использовали сорт *Malyska*. Для обозначения фенотипов применяли северо-американскую номенклатуру для *P. triticina*, основанную на определении вирулентности к 4 наборам изогенных линий, включающих гены *Lr1, Lr2a, Lr2c, Lr3* – 1-й набор; *Lr9, Lr16, Lr24, Lr26* – 2-й набор; *Lr3ka, Lr11, Lr17, Lr30* – 3-й набор; *LrB, Lr10, Lr14a, Lr18* – 4-й набор. Реакция изолятов на каждом из наборов изогенных линий имеет буквенное обозначение и кодируется низким (L) или высоким (H) инфекционным типом. Комбинация из 4 соответствующих букв представляет формулу расы [18]. Полевую оценку развития бурой ржавчины проводили в динамике, начиная с момента появления первых признаков заболевания и далее через 14 дней до молочно-восковой спелости по методике СИММУТ [11].

Частоту вирулентности определяли по формуле как долю (%) вирулентных изолятов к общему количеству изученных изолятов:

$$\text{Частота вирулентности (\%)} = N_i/N_j \times 100,$$

где N_i – число вирулентных изолятов; N_j – число изученных изолятов.

В качестве показателя, характеризующего неспецифическую устойчивость образцов к бурой ржавчине, использовали критерий скорости нарастания (ПКРБ), площадь под кривой в у. е., который рассчитывали по следующей формуле:

$$S = 0,5 (X_1 + X_2 \times (t_2 - t_1) + \dots + (X_{n-1} + X_n) \times (t_n - t_{n-1})),$$

где S – площадь под кривые развития болезни; n – количество учетов; X_1 – развитие болезни при первом учете, %; X_2 – то же при втором учете, %; X_{n-1} – то же при последнем учете, %; $t_2 - t_1$ – количество дней между учетами; $t_n - t_{n-1}$ – количество дней между последним и предпоследним учетами.

Для определения уровня устойчивости образца необходимо знать относительное значение индекса устойчивости (ИУ). Индекс устойчивости сортов пшеницы рассчитывается на основе ПКРБ:

$$\text{ИУ} = \text{ПКРБ сорт} / \text{ПКРБ стандарт}.$$

Если величина индекса находится в пределах 0,10–0,35, то сорт считается высокоустойчивым, 0,36–0,65 – среднеустойчивым, 0,66–0,80 – слабоустойчивым; 0,81 – восприимчивым [4, 10, 11].

Как дополнительный критерий, характеризующий выносливость сортов, использовали индекс продуктивности растений (ИПР), который рассчитывается по формуле:

$$\text{ИПР} = (\text{ЧЗ} \times \text{ВЗ}) / \text{ДК},$$

где ЧЗ – число зерен, шт.; ВЗ – масса зерна с колоса, г; ДК – длина колоса, см.

По величине ИПР сорта разделяли на 3 группы: с высокой продуктивностью (>10), средней урожайностью (6–10), низкой урожайностью (<6) [19].

При статистической обработке экспериментальных данных использовали дисперсионный и корреляционный анализы, для описания структуры популяции фитопатогена – индекс разнообразия Шеннона – Уивера (H)

$$H = -\sum \frac{n_i}{N} \ln \frac{n_i}{N},$$

где n_i – частота i -го фенотипа в популяции, N – общее число изолятов исследуемой популяции ($\log_2 X$, двоичный логарифм) [7].

Результаты исследований. Анализ вирулентности популяции *Puccinia tritici* Erikss на наборе линий Thatcher с известными генами устойчивости показал, что частота встречаемости вирулентных изолятов, к большинству линий, составляет от 75 до 100 %.

Выявлено варьирование по генам вирулентности на стадии проростков (лабораторный опыт) и взрослых растений (полевой опыт). На проростках авирулентный тип реакции отмечен на линиях с генами *Lr 9, Lr 19, Lr 24, Lr 25, Lr 28, Lr 29, Lr34, Lr 36, Lr 38, Lr 41, Lr 42, Lr44, Lr45, Lr 47, Lr 51, Lr 53, Lr67*. Восприимчивый (вирулентный) тип реакции – на линиях с генами *Lr1, Lr2a, Lr2b, Lr2c, Lr3a, Lr3bg, Lr3ka, Lr10, Lr11, Lr12, Lr14a, Lr14b, Lr15, Lr16, Lr17, Lr18, Lr20, Lr21, Lr22a, Lr23, Lr26, Lr27+31, Lr30, Lr32, Lr33, Lr35, Lr46, LrB* (табл. 1).

В полевом опыте авирулентный тип реакции имели линии с генами *Lr19, Lr24, Lr25, Lr30, Lr32, Lr34, Lr 36, Lr42, Lr45, Lr 47, Lr 51, Lr 53, Lr67*. Восприимчивый (вирулентный) тип реакции имели линии с генами *Lr1, Lr2a, Lr2c,*



Вирулентность популяции бурой (листовой) ржавчины *Puccinia tritici* Erikss в предгорной зоне Центрального Кавказа

Условия эксперимента	Авирулентные гены	Вирулентные гены
Лабораторные	Lr9, Lr19, Lr24, Lr25, Lr28, Lr29, Lr34, Lr36, Lr38, Lr41, Lr42, Lr44, Lr45, Lr47, Lr51, Lr53, Lr67	Lr1, Lr2a, Lr2в, Lr2с, Lr3a, Lr3bg, Lr3ka, Lr10, Lr11, Lr12, Lr14a, Lr14в, Lr15, Lr16, Lr17, Lr18, Lr20, Lr21, Lr22a, Lr23, Lr26, Lr27+31, Lr30, Lr32, Lr33, Lr35, Lr39, Lr40, Lr46, LrB
Полевые	Lr19, Lr24, Lr25, Lr30, Lr32, Lr34, Lr36, Lr41, Lr42, Lr45, Lr47, Lr51, Lr53, Lr67	Lr1, Lr2a, Lr2с, Lr2в, Lr3a, Lr3bg, Lr3ka, Lr9, Lr10, Lr11, Lr12, Lr14a, Lr14в, Lr15, Lr16, Lr17, Lr18, Lr20, Lr21, Lr22a, Lr23, Lr26, Lr27+31, Lr28, Lr29, Lr33, Lr35, Lr38, Lr39, Lr44, Lr46, LrB

Варьирование по устойчивости отмечено для линий *Lr9, Lr28, Lr29, Lr30, Lr32, Lr44*. К генам, которые авирулентны в лабораторном опыте и вирулентны в полевом, относятся *Lr9, Lr28, Lr29, Lr44*. Линии с генами *Lr30, Lr32* в полевом опыте показали устойчивый тип реакции (R) в отличие от лабораторного опыта, где они имели восприимчивый тип реакции (MS).

В полевом опыте отмечено присутствие расы, вирулентной к *Lr9*, что говорит о постепенной потере устойчивости этого гена и появлении вирулентных изолятов в популяции. Впервые в северокавказской популяции был выявлен фенотип с вирулентностью к линии, содержащей *Lr9* (TLGS) в 2016 г. [5].

Ген *Lr24*, широко распространенный в современных сортах озимой пшеницы, в настоящее время также теряет свою эффективность вследствие активного использования таких сортов на больших площадях. Появление изолятов, вирулентных к *Lr24* в северокавказских популяциях, отмечали с 2006 г. [5, 21]. Однако в исследуемой популяции бурой ржавчины изолятов, вирулентных к гену *Lr24*, не найдено.

Lr34 считается одним из генов, сохраняющих свою эффективность более 60 лет. В исследуемой популяции он также показал авирулентный тип реакции, как в полевом, так и в лабораторном опыте. Таким образом, к эффективным генам устойчивости к местной популяции бурой ржавчины можно отнести 18 генов: *Lr9, Lr19, Lr24, Lr25, Lr28, Lr29, Lr30, Lr32, Lr34, Lr36, Lr41, Lr42, Lr44, Lr45, Lr47, Lr51, Lr53, Lr67*. Указанное количество генов в исследуемой популяции значительно превышает число эффективных генов, выявленных в различных зерносеющих регионах России и мира [21, 23, 24].

Фенотипические расы определяли на наборе из 16 *Lr*-линий: *Lr1, Lr2a, Lr2с, Lr3a, Lr3ka, Lr9, Lr10, Lr11, Lr14a, Lr16, Lr17, Lr18, Lr24, Lr26, Lr30, LrB*. Было идентифицировано 6 фенотипических групп: МНТТ, РГТТ, РНТТ, НКР, ТQTP, QHKP. Фенотипы группы Т-, вирулентные к *Lr9, Lr16*, с частотой встречаемости 40,0 %, характерны для всех зерносеющих регионов России и мира [17, 20]. В изучаемой популяции *P. triticina* эти фенотипы являются доминирующими (табл. 2).

Таблица 2

Фенотипический состав популяции *P. triticina*, характерный для предгорной зоны Центрального Кавказа

Сорт	Фенотип	Тип реакции	Формула вирулентности
Прима	PGTT	5-10MR	1, 2в, 2с, 3а, 3bg 3ка, 10, 11, 14а, 14в, 15, 16, 17, 18, 20, 21, 23, 30, 32, 33, 39, 40, 46, В
Творец	RHTT	10-40MS	1, 2а, 3а, 3bg 3ка, 10, 11, 14а, 14в, 15, 16, 17, 18, 20, 21, 23, 26, 27+31, 30, 33, 39, 40, 44, В
Verita	MHTT	5R	1, 3а, 3bg 3ка, 10, 11, 14а, 14в, 15, 16, 17, 18, 20, 21, 23, 26, 27+31, 30, 32, 33, 39, 40, 44, 46, В
Areal	NHKP	5R	1, 2с, 3bg, 11, 14а, 14в, 15, 16, 17, 18, 21, 26, 30, 32, 33, 39, 40, 44, 46, В
Malvina	QHKP	10-40MS	1, 2а, 3bg, 11, 14а, 14в, 15, 16, 17, 18, 26, 27+31, 30, 32, 33, 39, 40, 46, В
Malyska	TQTP	>40S	1, 2а, 2в, 2с, 3а, 3bg, 3ка, 9, 11, 14а, 14в, 15, 16, 17, 18, 21, 23, 27+31 30, 32, 33, 39, 40, 44, 46, В

Фенотипы РНТТ, QHKP, МНТТ, авирулентные к генам *Lr9, Lr24*, встречаются в популяции с частотой 13,3; 3,3; 10,0 % соответственно. Частота встречаемости фенотипических групп РГТТ и НКР с авирулентностью к генам *Lr9, Lr24, Lr26, Lr2a, Lr3* составляет 33,3 %.

Генетическое разнообразие внутри популяции патогена довольно высокое. По индексу Шеннона – Уивера оно составляет $H = 2,51$. Индекс измеряется в пределах от 1,5 до 3,5, чем выше значение индекса, тем выше уровень генетического разнообразия в популяции [4].

Основанием для подразделения устойчивости сорта на типы являются исследования биологической специализации паразита и взаимоотношение в системе «патоген – хозяин». Вертикальная устойчивость может обеспечить полную защиту от болезни и обычно эффективна против одних рас паразита и неэффективна против других. Она оказывает сильное влияние на популяцию паразита, приводя к накоплению вирулентных патотипов и возникновению новых рас, часто проявляется реакцией сверхчувствительности.

Фитопатологическим проявление неспецифической устойчивости является слабая или умеренная пораженность растений независимо от расового состава популяции. Болезнь на таких сортах развивается медленно, и продуктивность



при этом существенно не снижается. Оценку типов устойчивости проводили в динамике, начиная с появления первых признаков в фазе выхода в трубку до молочно-восковой спелости. По результатам проведенной оценки все образцы были распределены на группы:

1) 0, R; ПКРБ – до 100 у. е.; показатель ИПР – > 6,0; масса зерна с колоса – >1,2 г; ИУ – от 0 до 0,05 (Омская 5, Прима, Dorota, Genoveva, Areal, Eltan, Verita, Muza, Alauda, Fenezja, Vatazbok);

2) MR; ПКРБ – до 500 у. е.; показатель ИПР – от 3,0 до 6,0; масса зерна с колоса – от 1 до 1,2 г; ИУ – от 0,1 до 0,5 (Лидия, Доля, Творец, Zysk, Malvina, Безостая 100, Niva odes'ka, Ak bidajj, Lasuma);

3) MS, S; ПКРБ – до 1000 у. е.; показатель ИПР – до 3,0; масса зерна с колоса – до 1,0 г; ИУ – от 0,5 до 1,0 (Алиевич, Даха, Тимирязевка 150, Юка, Malyska), табл. 3.

Таблица 3

Устойчивость образцов озимой мягкой пшеницы к возбудителю бурой ржавчины *P. triticina* в полевых условиях предгорной зоны Центрального Кавказа

Сорт / Происхождение		Индекс болезни			Масса зерна с колоса, г	Индекс ИПР
		реакция	ПКРБ	ИУ		
Алиевич	Россия	>40S	840	0,93	0,6	2,1
Лидия	Россия	5-10MR	105	0,12	0,8	3,8
Омская 5	Россия	< 5R	56	0,05	1,5	8,5
Доля	Россия	5-10MR	91	0,1	1,0	4,4
Даха	Россия	>40S	630	0,7	0,8	2,5
Dorota	Франция	< 5R	0	0	1,3	7,1
Fenezja	Польша	< 5R	0	0	1,2	7,8
Творец	Россия	10-40MS	280	0,3	0,8	2,4
Vatazbok	Украина	5-10MR	90	0,01	1,3	6,5
Zysk	Украина	5-10MR	135	0,15	1,0	4,3
Genoveva	Словакия	< 5R	35	0,04	1,8	9,4
Alauda	Германия	< 5R	0	0	1,2	4,5
Areal	Украина	< 5R	0	0	2,1	9,7
Malvina	Словакия	10-40MS	420	0,47	0,9	3,6
Eltan	США	< 5R	0	0	1,4	10,3
Безостая 100	Россия	10-40MS	385	0,43	0,6	2,3
Niva odes'ka	Украина	10-40MS	360	0,4	0,8	2,4
Тимирязевка150	Россия	>40S	770	0,85	0,8	2,6
Verita	Словакия	< 5R	42	0,05	1,3	7,3
Lasuma	Украина	5-10MR	63	0,07	1,2	4,7
Muza	Польша	< 5R	0	0	1,3	4,8
Ak bidajj	Казахстан	10-40MS	400	0,5	1,4	4,5
Юка	Россия	>40S	865	0,96	0,6	1,9
Прима	Россия	5-10MR	68	0,07	2,0	8,9
Malyska,ст.	Словакия	>40S	900	1,0	0,6	2,0
Коэффициент корреляции r					-0,71	-0,73

Полученные результаты по продуктивности и устойчивости сортов озимой пшеницы, относящихся к первой группе, указывают на присутствие неизвестных, но эффективных комбинаций *Lr*-генов, что требует дальнейшего изучения.

Полевые севообороты юга России перенасыщены посевами зерновых культур. Расоспецифическая устойчивость сортов оказывает сильное селекционное давление на популяцию патогена и приводит к накоплению вирулентных биотипов, отбору новых рас, изменению частоты встречаемости соответствующих генов вирулентности. Ближе к предгорьям насыщенность севооборотов пшеницей снижается, а в некоторых регионах посевы озимой пшеницы заменены кукурузой. Исследуемая субпопуляция гриба взята именно из такого региона. Выявленное большое количество эффективных генов устойчивости свидетельствует об относительно медленных формообразовательных





процессах в популяции гриба, например, не обнаружены фенотипы с вирулентностью к *Lr24* в сравнении с другими северокавказскими популяциями [6, 9]. Полную устойчивость проявили такие гены, как *Lr19*, *Lr24*, *Lr25*, *Lr34*, *Lr36*, *Lr41*, *Lr42*, *Lr45*, *Lr47*, *Lr51*, *Lr53*, *Lr67*, частичную – *Lr9*, *Lr28*, *Lr29*, *Lr30*, *Lr32*, *Lr44*.

По теории Ван дер Планка, сорта с расонеспецифической устойчивостью, обусловленной наличием эффективных генов или их комбинаций, характеризуются замедленным развитием заболевания, увеличением продолжительности латентного периода, уменьшением значения площади под кривые развития болезни (ПКРБ) по сравнению с восприимчивыми сортами [2, 3].

Дополнительно к известным критериям устойчивости мы рекомендуем использовать индекс продуктивности растений, отражающий комплексные изменения продуктивности зерновых, в зависимости от толерантности сорта к любым стрессовым воздействиям. ИПР будет высоким при эффективных *Lr*-генах или их комбинациях.

Заключение. Из сортообразцов озимой пшеницы, которые были исследованы в опыте, устойчивостью характеризуются 11 сортов: Омская 5 (Россия), Прима (Россия), Dorota (Франция), Genoveva (Словакия), Areal (Украина), Eltan (США), Verita (Словакия), Muza (Польша), Alauda (Германия), Fenezja (Польша), Vatazbok (Украина). Для них характерны следующие параметры: более длительный (12–16 дней) латентный период, устойчивый тип реакции (0,1 балла), высокое значение индекса ИПР (3–10), индекс устойчивости (ИУ) до 0,05. Благодаря неспецифической защите эти сорта обладают свойствами длительной, хотя и неполной, устойчивости. Они рекомендуются для включения в программы по селекции устойчивых к бурой ржавчине сортов озимой мягкой пшеницы.

Исследования выполнены согласно государственному заданию № 075-00495-21-00 Министерства науки и высшего образования РФ в рамках НИР по теме № - АААА-А19-119041190090-3.

Авторы выражают благодарность кандидату биологических наук, зав. отделом микологии и иммунитета ФГБНУ ВНИИФ Тамаре Михайловне Коломиец.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Скрининг сортообразцов пшеницы российской селекции на устойчивость к бурой ржавчине / В. Д. Агапова [и др.] // Сибирский вестник сельскохозяйственной науки. 2021. № 51(1). С. 33–41. <https://doi.org/10.26898/0370-8799-2021-1-4>.
2. Ван дер Планк Я. Устойчивость растений к болезням. М.: Колос, 1972. 253 с.
3. Ван дер Планк Я. Генетические и молекулярные основы патогенеза у растений. М.: Мир, 1981. 236 с.
4. Волкова Г. В., Кудинова О. А., Ваганова О. Ф. Влияние сортов озимой пшеницы с разными типами устойчивости к возбудителю бурой ржавчины на изменение структуры популяции по признаку вирулентности // Аграрный вестник Урала. 2020. № 08 (199). С. 25–33. DOI: 10.32417/1997-4868-2020-199-8-25-33.
5. Волкова Г. В., Кудинова О. А., Ваганова О. Ф. Разнообразие фенотипов вирулентности популяции *Puccinia triticina* в различных агроклиматических зонах Северного Кавказа // Российская сельскохозяйственная наука. 2019. № 6. С. 23–26. doi:10.31857/S2500-26272019623-26.
6. Характеристика популяции возбудителя бурой ржавчины пшеницы по вирулентности в пяти агроклиматических зонах Северного Кавказа / Г. В. Волкова [и др.] // Доклады Российской академии сельскохозяйственных наук. 2011. № 4. С. 31–33.
7. Методы экологических исследований. Основы статистической обработки / Р. М. Городничев [и др.]. Якутск: СВФУ, 2019. 94 с.
8. Расширение генетического разнообразия сортов яровой мягкой пшеницы по устойчивости к бурой ржавчине (*Puccinia triticina* Erikss) в Нижнем Поволжье / Е. И. Гуляева [и др.] // Сельскохозяйственная биология. 2020. Т. 55(1). С. 27–44. doi:10.15389/agrobiology.2020.1.27rus.
9. Вирулентность и фенотипический состав *Puccinia triticina* в агроклиматических зонах Северного Кавказа / О. А. Кудинова [и др.] // Достижения науки и техники АПК. 2021. Т. 35. № 7. С. 23–28. doi: 10.53859/02352451_2021_35_7_23.
10. Методы оценки и отбора исходного материала при создании сортов пшеницы, устойчивых к бурой ржавчине (методическое пособие) / Т. М. Коломиец [и др.]. М.: РС дизайн, 2012. 93 с.
11. Койшибаев М. Болезни пшеницы. Продовольственная и сельскохозяйственная организация Объединенных Наций. Анкара, 2018. 365 с.
12. Mains E. B., Jackson H. S. Physiological specialization in leaf rust of wheat, *Puccinia triticina* Erikss // Phytopathology. 1926. Vol. 16. P. 89–120.
13. Сочалова Л. П., Лихенко И. Е. Оценка устойчивости к бурой ржавчине изогенных по генам *Lr*-линий и сортов пшеницы в условиях Новосибирской области // Достижения науки и техники АПК. 2016. Т. 30. № 3. С. 46–50.
14. Сколотнева Е. С., Салина Е. А. Разнообразие механизмов устойчивости, вовлеченных в многоуровневый иммунитет пшеницы к ржавчинным заболеваниям // Вавиловский журнал генетики и селекции. 2019. № 23(5). С. 542–550. doi 10.18699/VJ19.523
15. Тырышкин Л. Г., Захаров В. Г., Сюков В. В. Подразделение *Lr*-генов устойчивости пшеницы *Triticum aestivum* L. к листовой ржавчине (*Puccinia triticina* Erikss) на ювенильные и возрастные: реальность или условность // Сельскохозяйственная биология. 2013. Т. 48(1). С. 74–77. doi: 10.15389/agrobiology.2013.1.74rus.
16. Gulyaeva E. I., Shaydayuk E. L., Kosman E. G. Regional and temporal differentiation of virulence phenotypes of *Puccinia triticina* from common wheat in Russia during the period 2001–2018 // Plant Pathology. 2020. Vol. 69. No. 5. P. 860–871. doi:10.1111/ppa.13174.
17. Identification of multiple leaf rust resistance genes in selected germplasm of pakistani bread wheat using molecular markers / T. Inamullah et al. // The Journal of Animal & Plant Sciences. 2021. Vol. 31. No. 2. P. 459–467. <https://doi.org/10.36899/JAPS.2021.2.0235>.
18. Long D. L., Kolmer J. A. A North American system of nomenclature for *Puccinia recondita* f. sp. *Tritici* // Phytopathology. 1989. Vol. 79. No. 5. P. 525–529.
19. Manukyan I R., Miroshnikova E.S. Comprehensive assessment of the breeding material of winter wheat for resistance to moisture deficiency and productivity // IOP Conf. Series: Earth and Environmental Science 547. 2020. 012022. doi:10.1088/1755-1315/547/1/012022.
20. Virulence of Leaf Rust Physiological Races in Iran from 2010 to 2017 / Z. Nemati et al. // Plant disease. 2020. Vol. 104. No. 2. P. 363–372. doi: 10.1094/PDIS-06-19-1340-RE.

21. Advances in control of wheat rusts / Z. A. Pretorius et al. // P. Langridge (Ed.) *Achieving sustainable cultivation of wheat*. 2017. Vol. 1. P. 295–343. <https://doi.org/10.19103/as.2016.0004.20>.
22. Identification of leaf rust resistance genes in selected Argentinean bread wheat cultivars by gene postulation and molecular markers / L. S. Vanzetti et al. // *Electronic Journal of Biotechnology*. 2011. Vol. 14. No. 3. <http://dx.doi.org/10.2225/vol14-issue3-fulltext-14>.
23. Volkova G., Vaganova O. Postulation of leaf rust resistance genes in cultivars of soft winter wheat // *Journal of International Scientific Publications. Agriculture & Food*. 2016. Vol. 4. P. 627–632.
24. Identification of leaf / Liu T. Yuanxia et al. // *Journal of Integrative Agriculture*. 2021, Vol 20 (5), pp. 1302-1313. DOI:10.1016/S2095-3119(20)63371-8.
25. Walid Mohamed El-Orabey, Ola Ibrahim Mabrouk, Mohamed AbdAllah Gad, Samar Mohamed Esmail. Inheritance and Detection of Leaf Rust Resistance Genes in Some Egyptian Wheat Cultivars // *International Journal of Genetics and Genomics*. 2020. Vol. 8. No. 1. P. 1–10. doi: 10.11648/j.ijgg.20200801.

REFERENCES

- 1 Screening of wheat varieties of Russian breeding for leaf rust resistance / V. D. Agapova et al. *Siberian Bulletin of Agricultural Science*. 2021;51(1):33–41. <https://doi.org/10.26898/0370-8799-2021-1-4>. (In Russ.).
2. Van der Plank Ya. *Disease Resistance in Plants*. Moscow: Kolos; 1972. 253 p. (In Russ.).
3. Van der Plank Ya. *Genetic and Molecular Basis of Plant Pathogenesis*. Moscow: Mir; 1981. 236 p. (In Russ.).
- 4 Volkova G. V., Kudinova O. A., Vaganova O. F. The influence of winter wheat varieties with different types of leaf rust resistance on the change in the structure of the population in terms of virulence. *Agrarian Bulletin of the Urals*. 2020;08(199);25–33. doi: 10.32417/1997-4868-2020-199-8-25-33. (In Russ.).
5. Volkova G. V., Kudinova O. A., Vaganova O. F. Diversity of virulence phenotypes of the *Puccinia triticina* population in various agricultural and climatic zones of the North Caucasus. *Russian Agricultural Science*. 2019;(6):23–26. (In Russ.). doi: 10.31857/S2500-26272019623–26. (In Russ.).
6. Characteristics of the leaf rust population by virulence in five agricultural and climatic zones of the North Caucasus / G.V. Volkova et al. *Reports of the Russian Academy of Agricultural Science*. 2011;(4):31–33. (In Russ.).
7. *Methods of ecological studies. The basics of statistical data analysis* / R. M. Gorodnichev et al. Yakutsk: SVFU; 2019. 94 p. (In Russ.).
8. Expansion of the genetic diversity of spring soft wheat varieties for leaf rust resistance (*Puccinia triticina* Eriks.) In the Lower Volga region / E. I. Gulyaeva et al. *Agricultural Biology*. 2020;55(1):27–44. doi: 10.15389/agrobiol.2020.1.27rus. (In Russ.).
9. Virulence and phenotypic composition of *Puccinia triticina* in the agricultural and climatic zones of the North Caucasus / O. A. Kudinova et al. *Achievements of science and technology of the agricultural industrial complex*. 2021;35(7):23–28. doi: 10.53859/02352451_2021_35_7_23. (In Russ.).
10. *Methods of evaluation and selection of the source material for the creation of wheat varieties that are resistant to leaf rust (methodological guide)* / T. M. Kolomiets et al. M.: RS design; 2012. 93 p. (In Russ.).
11. Koishibaev M. *Wheat diseases*. Food and Agriculture Organization of the United Nations. Ankara; 2018. 365 p. (In Russ.).
12. Mains E. B., Jackson H. S. Physiological specialization in leaf rust of wheat. *Puccinia triticina* Erikss. *Phytopathology*. 1926;16:89–120.
13. Sochalova L. P., Likhenko I. E. Assessment of resistance to brown rust of gene-derived Lr-lines and wheat varieties in the Novosibirsk region. *Achievements of science and technology of the agricultural industrial complex*. 2016;30(3):46–50. (In Russ.).
14. Skolotneva E. S., Salina E. A. Diversity of stability mechanisms involved in multilevel wheat immunity to rust diseases. *Vavilovsky Journal of Genetics and Breeding*. 2019;23(5):542–550. doi:10.18699/VJ19.523. (In Russ.).
15. Tyryshkin L. G., Zakharov V. G., Syukov V. V. Subdivision of Lr genes of wheat *Triticum aestivum* L. juvenile and age resistance to leaf rust (*Puccinia triticina* Eriks.): reality or convention. *Agricultural Biology*. 2013;48(1):74–77. (In Russ.).
16. Gulyaeva E. I., Shaydayuk E. L., Kosman E. G. Regional and temporal differentiation of virulence phenotypes of *Puccinia triticina* from common wheat in Russia during the period 2001–2018. *Plant Pathology*. 2020;69(5):860–871. doi:10.1111/ppa.13174.
17. Identification of multiple leaf rust resistance genes in selected germplasm of Pakistani bread wheat using molecular markers / T. Inamullah et al. *The Journal of Animal & Plant Sciences*. 2021;31(2):459–467. <https://doi.org/10.36899/JAPS.2021.2.0235>.
18. Long D. L., Kolmer J. A. A North American system of nomenclature for *Puccinia recondita* f. sp. tritici. *Phytopathology*. 1989;79(5):525–529.
19. Manukyan I R., Miroshnikova E. S. Comprehensive assessment of the breeding material of winter wheat for resistance to moisture deficiency and productivity. *IOP Conf. Series: Earth and Environmental Science* 547.2020. 012022 doi:10.1088/1755-1315/547/1/012022.
20. Virulence of Leaf Rust Physiological Races in Iran From 2010 to 2017 / Z. Nemati et al. *Plant disease*. 2020;104(2):363–372. doi: 10.1094/PDIS-06-19-1340-RE.
21. Advances in control of wheat rusts / Z. A. Pretorius et al. *P. Langridge (Ed.) Achieving sustainable cultivation of wheat*. 2017;1:295–343. <https://doi.org/10.19103/as.2016.0004.20>.
22. Identification of leaf rust resistance genes in selected Argentinean bread wheat cultivars by gene postulation and molecular markers / L. S. Vanzetti et al. *Electronic Journal of Biotechnology*. 2011;14(3). <http://dx.doi.org/10.2225/vol14-issue3-fulltext-14>.
23. Volkova G., Vaganova O. Postulation of leaf rust resistance genes in cultivars of soft winter wheat. *Journal of International Scientific Publications. Agriculture & Food*. 2016;4:627–632.
24. Identification of leaf rust resistance genes in common wheat varieties from China and foreign countries / Liu T. Yuanxia et al. *Journal of Integrative Agriculture*. 2021;20(5):1302–1313. doi:10.1016/S2095-3119(20)63371-8.
25. Walid Mohamed El-Orabey, Ola Ibrahim Mabrouk, Mohamed AbdAllah Gad, Samar Mohamed Esmail. Inheritance and Detection of Leaf Rust Resistance Genes in Some Egyptian Wheat Cultivars. *International Journal of Genetics and Genomics*. 2020;8(1):1–10. doi: 10.11648/j.ijgg.20200801.

Статья поступила в редакцию 23.03.2022; одобрена после рецензирования 14.04.2022; принята к публикации
The article was submitted 23.03.2022; approved after reviewing 14.04.2022; accepted for publication 20.04.2022.

