



DOI: 10.30901/2658-3860-2021-1-25-35

Поступила: 21.12.2020

УДК: 633.11:581.573.4

ОРИГИНАЛЬНАЯ СТАТЬЯ

**Т. В. Лебедева**

Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова,
190000 Россия, г. Санкт-Петербург, ул. Большая Морская, 42, 44;
e-mail: riginbv@mail.ru

**Е. В. Зуев**

Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова,
190000 Россия, г. Санкт-Петербург, ул. Большая Морская, 42, 44;
e-mail: e.zuev@vir.nw.ru

ГЕНЕТИЧЕСКИЙ КОНТРОЛЬ ЮВЕНИЛЬНОЙ УСТОЙЧИВОСТИ К МУЧНИСТОЙ РОСЕ ОБРАЗЦОВ ЯРОВОЙ МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ КОЛЛЕКЦИИ ВИР

Актуальность. Яровая мягкая пшеница является ведущей продовольственной культурой. Одним из факторов снижения урожайности и качества зерна мягкой пшеницы является поражение грибными болезнями, в том числе мучнистой росой (*Blumeria graminis* (DC.) Speer f. sp. *tritici* March.). В Северо-Западном регионе России мучнистая роса практически ежегодно появляется на зерновых культурах. Успех селекции устойчивых сортов пшеницы зависит от наличия ценных источников и доноров устойчивости к болезни. В настоящее время в геноме мягкой пшеницы идентифицировано более 90 аллелей на 68 локусах (*Pm1* – *Pm68*), контролирующей устойчивость пшеницы к мучнистой росе. Для расширения генетического разнообразия пшеницы по признакам устойчивости к данной болезни используют генофонд ее культурных и диких родичей. **Цель** данного исследования – фитопатологический и генетический анализ устойчивости образцов яровой мягкой пшеницы коллекции ВИР к мучнистой росе. **Материал и методы.** Объектом исследования явились сорта яровой мягкой пшеницы 'SW Kungsjet' (к-66036), 'SW Kronjet' (к-66097), 'Boett' (к-66353), 'Batalj' (к-67116), 'Stilett' (к-67119) из Швеции и 'Pasteur' (к-66093) из Нидерландов. Сорта скрещивали с восприимчивым сортом 'Сибирка Ярцевская' (к-38587), линией 'Wembley 14.31' (к-62557), имеющей эффективный ген устойчивости к болезни *Pm12*, и шведским сортом 'SW Milljet' (к-64434). Анализ популяции гриба-возбудителя мучнистой росы, оценку устойчивости к болезни родительских форм и гибридных популяций проводили в лаборатории. Инокулюм – полевой сбор конидий гриба с пораженных растений пшеницы. Степень устойчивости оценивали через 8 и 10 дней после заражения по качественной шкале Е. Майнса и С. Дитца (Mains, Dietz, 1930). Мучнистую росу диагностировали на пластинках первого листа. Опыление кастрированных цветков в колосьях осуществляли с помощью твелл-метода (Merezhko et al., 1973). Данные расщепления в F_2



по степени устойчивости к мучнистой росе потомств индивидуальных растений F_1 объединяли после статистической обработки на однородность. Для определения соответствия фактически полученных и теоретически предполагаемых данных использовали критерий χ^2 . Расчеты проведены для 95%-го уровня вероятности (Dospekhov, 1985). **Результаты и обсуждение.** По результатам фитопатологического теста, ювенильную устойчивость сортов яровой мягкой пшеницы 'SW Kungsjet', 'SW Kronjet', 'Boett', 'Batalj', 'Stilett' и 'Pasteur' не контролируют гены устойчивости *Pm1*, *Pm2*, *Pm3a-f*, *Pm4a-b*, *Pm5a*, *Pm6*, *Pm7*, *Pm8*, *Pm9*, *Pm10*, *Pm11*, *Pm12*, *Pm16*, *Pm19*, *Pm28*. Анализ соотношений устойчивых и восприимчивых к мучнистой росе фенотипов в гибридных популяциях F_2 показал, что сорта 'SW Kungsjet', 'SW Kronjet', 'Boett', 'Batalj', 'Stilett' и 'Pasteur' в фазе проростков имеют моногенный контроль устойчивости к мучнистой росе. 'SW Milljet', 'SW Kronjet' и 'Pasteur' имеют одинаковый генетический контроль устойчивости к болезни. Устойчивость сортов 'SW Milljet', 'SW Kungsjet', 'Batalj', 'Boett' и 'Stilett', вероятно, контролируется генами, локализованными в разных хромосомах. **Заключение.** Сорта 'SW Kungsjet', 'SW Kronjet', 'Boett' сохраняют возрастную и проростковую устойчивость к болезни с 2005 г., а 'Batalj', 'Stilett' 'Pasteur' с 2017 г. Проростковая устойчивость этих сортов к местной популяции гриба контролируется доминантными генами. Изученные сорта могут быть хорошими источниками для селекции устойчивых сортов яровой мягкой пшеницы.

Ключевые слова: *Blumeria graminis* (DC.) Speer f. sp. *tritici* March, *Triticum aestivum* L., вирулентность, восприимчивый родитель, гены, источники устойчивости, популяция, расщепление по признакам устойчивости/восприимчивости.

DOI: 10.30901/2658-3860-2021-1-25-35

Received: 21.12.2020

ORIGINAL ARTICLE

T. V. Lebedeva¹, E. V. Zuev²

N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources,
42-44, Bolshaya Morskaya Str., St. Petersburg 190000, Russia;

¹e-mail: riginbv@mail.ru²e-mail: e.zuev@vir.nw.ru

GENETIC CONTROL OF JUVENILE RESISTANCE TO POWDERY MILDEW IN SPRING BREAD WHEAT CULTIVARS FROM THE VIR COLLECTION

Background. Bread wheat (*Triticum aestivum* L.) is one of the major food crops of humankind. Powdery mildew, caused by *Blumeria graminis* f. sp. *tritici*, is the most destructive foliar disease capable of causing great yield losses in epidemic years. Breeding for resistance to powdery mildew is the most economical and effective way to control this disease. By now, 68 loci were identified to contain more than 90 alleles of resistance to powdery mildew in wheat. However, there is a permanent necessity in finding new sources of resistance. **The objective** of the present study was to characterize the seedling powdery mildew resistance in some spring bread wheat varieties from the VIR collection and determine the inheritance of powdery mildew resistance in these accessions. **Materials and methods.** The powdery mildew resistant varieties 'SW Kungsjet' (k-66036), 'SW Kronjet' (k-66097), 'Boett' (k-66353), 'Batalj' (k-67116), 'Stilett' (k-67119) 'Pasteur' (k-66093) were crossed with a resistant line 'Wembley 14.31' (k-62557) containing the *Pm12* gene, and with 'SW Milljet' (k-64434); the variety 'Sibirka Yartsevskaya' (k-38587) was used as a susceptible parent and



control. The hybrid populations F_2 were inoculated with the fungus population from local field and evaluated. The powdery mildew population manifested virulence to *Pm1a*, *Pm2*, *Pm3a-f*, *Pm4a-b*, *Pm5a*, *Pm6*, *Pm7*, *Pm8*, *Pm9*, *Pm10*, *Pm11*, *Pm16*, *Pm19*, *Pm28*, and avirulence to *Pm12*. The degree of resistance was assessed on days 8 and 10 after the inoculation using the Mains and Dietz scale (Mains, Dietz, 1930). The castrated flowers in the spikes were pollinated using the twell-method (Merezhko et al., 1973). Chi-squared for goodness of fit test was used to determine deviation of the observed data from the theoretically expected segregation. **Results.** According phytopathological and genetic tests, juvenile resistance in the varieties 'SW Kungsjet', 'SW Kronjet', 'Boett', 'Batalj', 'Stilett' and 'Pasteur' is controlled by dominant genes, which differ from *Pm1a*, *Pm2*, *Pm3a-f*, *Pm4a-b*, *Pm5a*, *Pm6*, *Pm7*, *Pm8*, *Pm9*, *Pm10*, *Pm11*, *Pm12*, *Pm16*, *Pm19*, and *Pm28*. The varieties 'SW Milljet', 'SW Kronjet' and 'Pasteur' had identical resistance genes. Genetic control of juvenile resistance to powdery mildew in 'Batalj', 'Boett', 'Stilett', 'SW Milljet', 'SW Kungsjet', 'Pasteur' was governed by different genes. **Conclusions.** The varieties 'SW Kungsjet', 'SW Kronjet', 'Boett' have been maintaining adult and seedling resistance since 2005, and 'Batalj', 'Stilett' and 'Pasteur' since 2017. Seedling resistance of these varieties to local powdery mildew population is controlled by dominant genes. A high degree of resistance was displayed by 'SW Kungsjet' and 'SW Kronjet' in the Novosibirsk Province, while 'SW Kungsjet' was resistant to mildew populations of Tatarstan. The variety 'Pasteur' manifested seedling resistance to leaf rust, and 'SW Kungsjet' was resistant to loose smut. By summing all the results, it may be suggested that the varieties 'SW Kungsjet', 'SW Kronjet', 'Boett', 'Batalj', 'Stilett' and 'Pasteur' can serve as good donors of powdery mildew resistance in wheat breeding.

Key word: *Blumeria graminis* (DC.) Speer f. sp. *tritici* March., *Triticum aestivum* L, gene, population, segregation, susceptible parent, sources, virulent.

Введение

Яровая мягкая пшеница – ведущая продовольственная культура, занимающая большие посевные площади. По данным Росстата в России в 2019 году яровая пшеница была высеяна на площади в 12266,5 тыс. га (Agrovesti.net, 2019). Валовой сбор данной культуры в этом же году составил 21079 млн тонн (Interfax.ru, 2020). Одним из факторов снижения урожайности и качества зерна мягкой пшеницы является поражение грибными болезнями, в том числе мучнистой росой (*Blumeria graminis* (DC.) Speer f. sp. *tritici* March.). Заражение мучнистой росой различной степени интенсивности регулярно происходит в районах возделывания пшеницы. В Северо-Западном регионе России мучнистая роса практически ежегодно появляется в посевах зерновых. Главный симптом заболевания – сероватый мучнистый налет на всей вегетативной массе. Максимальная степень поражения посевов пшеницы мучнистой росой регистрируется в фазе колошения; в фазе молоч-

ной спелости мучнистая роса развивается на флаговых листьях и колосьях. Заселение вегетативных органов пшеницы мучнисторосяным грибом приводит к уменьшению ассимиляционной поверхности листьев, снижению фотосинтеза и отрицательно влияет на формирование урожая. Преобладание в производственных посевах восприимчивых к болезни сортов яровой мягкой пшеницы увеличивает вредоносность мучнистой росы и способствует сохранению повышенного инфекционного фона. Относительная нетребовательность гриба к условиям существования, короткий цикл развития от момента заражения до образования спор и способность образовывать расы с новой вирулентностью затрудняют селекцию пшеницы на устойчивость к мучнистой росе. Целью настоящей работы явилось изучение наследования ювенильной устойчивости к патогену у образцов, характеризующихся невосприимчивостью к мучнистой росе на всех фазах развития. Данное исследование явилось продолжением работы по поиску образцов мягкой пшеницы



с эффективными генами устойчивости к заболеванию (Lebedeva, Zuev, 2018; Lebedeva et al., 2020).

Материалы и методы

Для изучения наследования устойчивости к мучнистой росе были выбраны шесть сортов яровой мягкой пшеницы: 'SW Kungsjet' (к-66036), 'SW Kronjet' (к-66097), 'Boett' (к-66353), 'Batalj' (к-67116), 'Stilett' (к-67119) из Швеции и 'Pasteur' (к-66093, Нидерланды). Их скрещивали с восприимчивым сортом 'Сибирка Ярцевская' (к-38587), линией 'Wembley 14.31' (к-62557), имеющей эффективный ген устойчивости к болезни *Pm12*, и шведским сортом 'SW Milljet' (к-64434), устойчивость которого контролирует один доминантный ген, отличный от *Pm12* (Lebedeva, Zuev, 2018). Восприимчивый к мучнистой росе сорт 'Сибирка Ярцевская' являлся также накопителем инфекции и контролем за ее распространением. Скрещивание образцов пшеницы проводили на экспериментальном поле научно-производственной базы «Пушкинские и Павловские лаборатории ВИР» (ППЛ ВИР, Санкт-Петербург, Пушкин) в 2018-2020 гг. Опыление кастрированных цветков в колосьях осуществляли с помощью твелл-метода (Merezhko et al., 1973). Семена родительских форм и гибридов высевали в оптимальные сроки на делянках в рядке через 5 см друг от друга, сохраняя индивидуальность F_1 и F_2 гибридов в течении всего периода вегетации и уборки растений. Инокулюмом для заражения растений служила природная популяция гриба, собранная на экспериментальном поле с восприимчивых растений пшеницы. Популяцию гриба анализировали с использованием изогенных линий и тест-линий с известными генами устойчивости.

Анализ популяции гриба-возбудителя муч-

нистой росы, оценку устойчивости к болезни родительских форм и гибридных популяций проводили в лаборатории в контролируемых условиях освещенности и влажности при 12-часовом освещении, температуре 16°C и 12 часов без света, при температуре 13°C. Зерновки каждой гибридной популяции F_2 (по 250-300 штук) и F_1 гибридов раскладывали в кюветы на вату, смоченную водой. Растения в стадии проростков заражали популяцией гриба путем стряхивания конидий с сильно пораженных мучнистой росой растений пшеницы. Степень устойчивости оценивали через 8 и 10 дней после заражения по качественной шкале Майнса и Дитца (Mains, Dietz, 1930). Мучнистую росу диагностировали на пластинках первого листа растения. Показателями проявления заболевания явились интенсивность спороношения, а также хлорозы и некрозы – результат реакции растения на паразитарное воздействие гриба.

Баллы 0, 1, 2 соответствуют реакции устойчивости, 3 и 4 балла – восприимчивости. Данные расщепления в F_2 по степени устойчивости к мучнистой росе потомств индивидуальных растений F_1 объединяли после статистической обработки на однородность. Для определения соответствия фактически полученных и теоретически предполагаемых данных использовали критерий χ^2 . Расчеты проведены для 95%-го уровня вероятности (Dospekhov, 1985).

Результаты и обсуждение

В настоящее время в геноме мягкой пшеницы идентифицировано более 90 аллелей на 68 локусах (*Pm1-Pm68*), контролирующих устойчивость пшеницы к мучнистой росе. Описаны гены устойчивости, принадлежащие собственно геному мягкой пшеницы, и интрогрессированные в геном мягкой пшеницы от родственных ей видов и родов (табл. 1).



Таблица 1. Гены устойчивости пшеницы к мучнистой росе и их источники
(McIntosh et al., 2013; McIntosh et al., 2019; He et al., 2020)

Table 1. Genes of wheat resistance to powdery mildew and their sources
(McIntosh et al., 2013; McIntosh et al., 2019; He et al., 2020)

Источник устойчивости/ Source of resistance	Гены устойчивости/ Genes of resistance
<i>Triticum aestivum</i> L.	<i>Pm1a</i> , <i>Pm1c</i> , <i>Pm1e</i> , <i>Pm2</i> , <i>Pm3a-i</i> , <i>Pm9</i> , <i>Pm10</i> , <i>Pm11</i> , <i>Pm14</i> , <i>Pm15</i> , <i>Pm23</i> , <i>Pm24a-b</i> , <i>Pm28</i> , <i>Pm45</i> , <i>Pm47</i> , <i>Pm52</i> , <i>Pm54</i> , <i>Pm59</i> , <i>Pm63</i> , <i>Pm65</i>
<i>T. boeoticum</i> Boiss.	<i>Pm25</i>
<i>T. monococcum</i> L.	<i>Pm1b</i> , <i>Pm4d</i>
<i>T. urartu</i> Thum. ex Gandil.	<i>Pm60</i>
<i>T. durum</i> Desf.	<i>Pm3h</i> , <i>Pm68</i>
<i>T. dicoccoides</i> (Körn. ex Asch. et Graebn.) Schweinf.	<i>Pm16</i> , <i>Pm26</i> , <i>Pm30</i> , <i>Pm31</i> , <i>Pm36</i> , <i>Pm41</i> , <i>Pm42</i> , <i>Pm64</i>
<i>T. dicoccum</i> (Schränk) Schübl.	<i>Pm4a</i> , <i>Pm5a</i> , <i>Pm50</i>
<i>T. timopheevii</i> (Zhuk.) Zhuk.	<i>Pm6</i> , <i>Pm27</i> , <i>Pm37</i>
<i>T. carthlicum</i> Nevski	<i>Pm4b</i> , <i>Pm33</i>
<i>T. spelta</i> L.	<i>Pm1d</i>
<i>Aegilops speltoides</i> Tausch	<i>Pm12</i> , <i>Pm53</i>
<i>A. tauschii</i> Coss.	<i>Pm2</i> , <i>Pm19</i> , <i>Pm34</i> , <i>Pm35</i> , <i>Pm58</i>
<i>A. longissima</i> Schweinf. et Muschl.	<i>Pm13</i> , <i>Pm66</i>
<i>A. ovata</i> L.	<i>Pm29</i>
<i>A. searsii</i> Feldman et Kislev	<i>Pm57</i>
<i>Dasypyrum villosum</i> (L.) P. Candargy	<i>Pm21</i> , <i>Pm55</i> , <i>Pm62</i>
<i>Thinopyrum intermedium</i> (Host) Barkworth et D.R. Dewey	<i>Pm40</i> , <i>Pm43</i>
<i>T. ponticum</i> (Podp.) Barkworth et D.R. Dewey	<i>Pm51</i>
<i>Secale cereale</i> L.	<i>Pm7</i> , <i>Pm8</i> , <i>Pm17</i> , <i>Pm20</i>

Описаны гены устойчивости, локализованные в сортах и линиях мягкой пшеницы: *Pm1a* ('Axminster'), *Pm1c* ('Weihenstephan M1'), *Pm1e* ('Virest'), *Pm2* ('Ulka'), *Pm3a* ('Asosan'), *Pm3b* ('Chul'), *Pm3c* ('Sonora'), *Pm3d* ('Kolibri'), *Pm3e* ('W150'), *Pm3f* ('Michigan Amber'), *Pm3g* ('Aristide'), *Pm3i* ('N324'), *Pm3j* ('GUS122'), *Pm5b* ('Ibis'), *Pm5c* ('Kolandi'), *Pm5d* (IGV1-455), *Pm5e* ('Fuzhuang 30'), *Pm9* ('NIU'), *Pm10* ('Norin 26'), *Pm11* ('Chinese Spring'), *Pm14* ('Norin 10'), *Pm15* ('Norin 26'), *Pm23* ('82-7241'), *Pm24a* ('Chiyacao'), *Pm24b* ('Baihulu'), *Pm28* ('Meri'), *Pm45* ('D.57'), *Pm47* ('Hongyanglai'), *Pm52*, *Pm54*, *Pm59* (PI 181356), *Pm61* ('Xuxusanyuehuang'), *Pm63* (PI 628024), *Pm65* ('Xinmai 208') (McIntosh et al., 2013; McIntosh et al., 2019).

Для расширения генетического разнообразия пшеницы по признакам устойчивости

к болезням используют генофонд ее культурных и диких родичей. Гены устойчивости *Pm4b* от *T. carthlicum*, *Pm6* от *T. timopheevii* и *Pm8* от *S. cereale* широко использовались для улучшения пшеницы в 20 веке. Немецкий сорт 'Weihenstephan M1' (*Pm4b*) участвовал в родословных многих коммерческих сортов Германии, Швеции, Англии (Bennett, 1981; Szunics, 1999; Hsam, Zeller, 2002).

Ген *Pm6* интрогрессирован в мягкую пшеницу от тетраплоидной пшеницы *T. timopheevii* и широко распространен среди сортов Европы, Китая и Америки. Главным источником генов от *T. timopheevii* является образец D-357 из Грузии (популяция Зандури). Ген *Pm6* умеренно эффективен и лучше экспрессируется от стадии третьего листа и во взрослой фазе. Вирулентные клоны обнаружены во многих популяциях,



но ген остается эффективным особенно в комбинациях с генами *Pm2* и *Pm5*. Примерно 800 сортов пшеницы, несущих генетический материал от *T. timopheevii*, выведены в Германии, Франции и Великобритании. Ген *Pm6* идентифицирован в 369 сортах и 184 линиях пшеницы, которые имеют *T. timopheevii* в своих родословных. (Allard, Shands, 1954; Bennett, 1981; Martynov et al., 2018).

Ген устойчивости к мучнистой росе *Pm8* обнаружен в сортах мягкой пшеницы, имеющих пшенично-ржаную транслокацию 1BL.1RS или замещение 1B(1R). В 20-х годах прошлого века немецкий исследователь Г. Рибезель, скрещивая мягкую пшеницу с рожью *Petkus*, получил пшенично-ржаной гибрид 'Neuzucht 14/14'. (Hsam, Zeller, 2002). Пшенично-ржаные линии участвовали в создании сортов озимой пшеницы селекции П.П. Лукьяненко ('Аврора', 'Кавказ', 'Предгорная 2'). 'Аврора' и 'Кавказ' несут ген *Pm8* (транслокация 1BL.1RS), который определяет устойчивость сортов к мучнистой росе. Сорта с транслокацией 1BL.1RS. показали высокий потенциал урожайности, адаптации и устойчивости к грибным болезням (Rabinovich, 1998). Их включали во многие селекционные программы и выращивали почти на 25 млн гектаров. В 1988 г. в программе CIMMYT почти 50% селекционных линий содержали транслокацию 1BL.1RS (Szunics, Szunics, 1999). Ген *Pm8* контролировал высокий уровень устойчивости к мучнистой росе у пшеницы, но с 1990-х годов уже не обеспечивал защиту, вследствие увеличения соответствующей вирулентности у патогена (Hsam, Zeller, 2002).

В селекционной работе используется ограниченное число чужеродных генов, так как трудно элиминировать сцепление устойчивости с нежелательными факторами, депрессивно влияющими на урожайность. Вовлечение узкого круга образцов в родословные современных сортов приводит к сужению генетического разнообразия и создает предпосылки для раз-

вития эпифитотийных ситуаций по ряду болезней пшеницы. Селекция на устойчивость зависит от постоянного поиска и идентификации новых источников устойчивости для интеграции их в селекционные программы (Bennett, 1984).

Сорта яровой мягкой пшеницы 'SW Kungsjet', 'SW Kronjet', 'Boett', 'Batalj', 'Stilett' и 'Pasteur' характеризуются устойчивостью к популяции патогена на всех фазах роста и сохраняют ее в течение нескольких лет. (Lebedeva, Zuev, 2018). Популяция возбудителя мучнистой росы, собранная на экспериментальном поле ППЛ ВИР, поражала тест-линии и сорта-дифференциаторы Axminster/8*Cc (*Pm1a*), Ulka/8*Cc (*Pm2*), Asosan II/8*Cc (*Pm3a*), Sonora/8*Cc (*Pm3c*), Kolibri (*Pm3d*), 'Polkka' (*Pm3f*), Khapli/8*Cc (*Pm4a*), 'Armada' (*Pm4b*), 'Hope' (*Pm5*), TP114/2*Starke (*Pm6*), 'Disponent' (*Pm8*), 'Normandie' (*Pm9*), 'Norin 26' (*Pm10*), 'Chinese Spring' (*Pm11*), 'Amigo' (*Pm17*), 'XX 186' (*Pm19*); умеренно устойчивыми оказались образцы Chul/8*Cc (*Pm3b*), 'Transec' (*Pm7*), BRG3N (*Pm16*), 'Meri' (*Pm28*); тест-линия 'Wembley 14.31' (*Pm12*) была иммунна к данной популяции гриба. Таким образом, популяция имела гены вирулентности к генам устойчивости *Pm1a*, *Pm2*, *Pm3a-f*, *Pm4a-b*, *Pm5a*, *Pm6*, *Pm7*, *Pm8*, *Pm9*, *Pm10*, *Pm11*, *Pm16*, *Pm19*, *Pm28* и авирулентности к *Pm12*.

У исследуемых сортов изучили наследования устойчивости к патогену в ювенильной фазе роста. Во всех комбинациях от скрещивания этих сортов с восприимчивым сортом 'Сибирка Ярцевская' растения F_1 были невосприимчивы к патогену, что указывает на доминантный характер наследования устойчивости у изучаемых образцов в ювенильной фазе. Анализ соотношений устойчивых и восприимчивых к мучнистой росе фенотипов в гибридных популяциях F_2 показал, что сорта 'SW Kungsjet', 'SW Kronjet', 'Boett', 'Batalj', 'Stilett' и 'Pasteur' в фазе проростков имеют моногенный контроль устойчивости к мучнистой росе (табл. 2). Однотипное



проявление устойчивости к популяции гриба у 5-и сортов шведской селекции и сорта 'Pasteur' (Нидерланды) заставило провести тест на аллельность генов, контролирующих ювенильную устойчивость. Результаты анализа соотношения устойчивых и восприимчивых особей в F_2 гибридных комбинаций от скрещивания этих сортов друг с другом выявил следующие особенности наследования невосприимчивости к мучнистой росе у данной группы сортов. В гибридных популяциях F_2 от скрещивания

'SW Kungsjet' с 'SW Kronjet' и с 'Pasteur' наблюдали расщепление на устойчивые и восприимчивые фенотипы, что указывает на разный генетический контроль устойчивости к болезни у этих сортов. Устойчивость сортов 'Batalj', 'Boett' и 'Stilett' также, вероятно, контролируется генами, локализованными в разных хромосомах, либо их сцепление более 50% кроссинговера. Идентичность или сцепленность генов устойчивости к патогену установлена у сортов 'SW Kronjet' и 'Pasteur' (табл. 2).

Таблица 2. Расщепление по устойчивости к мучнистой росе F_2 от скрещивания устойчивых сортов с восприимчивым сортом 'Сибирка Ярцевская' и устойчивых сортов между собой (Пушкин, 2018–2020 гг.)

Table 2. Segregation for resistance to powdery mildew in F_2 hybrids from crossing resistant varieties with susceptible variety 'Sibirka Yartsevskaya' and resistant varieties with each other (Pushkin, 2018–2020)

Комбинация скрещивания/ Crossing combination	Изучено Растений/ Studied plants number	Соотношение R:S фенотипов/ R:S phenotypes ratio	χ^2 (3:1)	χ^2 (15:1)
'Batalj' × 'Сибирка Ярцевская'	182	139:43	0,19	-
'Boett' × 'Сибирка Ярцевская'	244	179:65	0,35	-
'Stilett' × 'Сибирка Ярцевская'	206	149:57	0,79	-
'SW Kronjet' × 'Сибирка Ярцевская'	241	170:71	2,56	-
'SW Kungsjet' × 'Сибирка Ярцевская'	288	207:81	1,51	-
'Pastuer' × 'Сибирка Ярцевская'	436	332:104	0.31	-
'SW Kungsjet' × 'SW Kronjet'	154	143:11	-	0,21
'SW Kungsjet' × 'Pasteur'	399	381:18	-	2,06
'SW Kronjet' × 'Pasteur'	381	381:0	-	-
'Batalj' × 'Boett'	101	93:8	-	0,49
'Batalj' × 'Stilett'	145	133:12	-	1,01
'Stilett' × 'Boett'	151	139:12	-	0,74

В табл. 2 и 3 – $\chi^2 < 3,84$, $P > 0,05$.

В предыдущих работах по изучению реакций поражения яровой мягкой пшеницы мучнистой росой выделен шведский сорт 'SW Milljet', характеризующийся высокой устойчивостью к популяции гриба на всех фазах роста и наличием в своем генотипе доминантного гена, контролирующего ювенильную и возрастную устойчивость к патогену, отличного от *Pm12* (Lebedeva, Zuev, 2018). Сорт 'SW Milljet' был включен в гибридологический анализ для

изучения аллельности генов, контролирующих устойчивость к мучнистой росе исследуемых сортов (табл. 3). Тест на аллелизм выявил следующие особенности наследования невосприимчивости к мучнистой росе у данной группы сортов. В гибридных популяциях F_2 от скрещивания 'SW Milljet' с 'SW Kronjet' и с 'Pasteur' не наблюдали расщепления на устойчивые и восприимчивые фенотипы, что указывает на одинаковый генетический контроль



устойчивости к болезни этих сортов. Устойчивость сортов 'SW Milljet', 'SW Kungsjet', 'Batalj', 'Boett', и 'Stilett', вероятно, контролируется генами, локализованными в разных хромосомах (табл. 3).

Фитопатологический тест установил, что экспрессия гена устойчивости сортов из Швеции 'SW Kungsjet', 'SW Kronjet', 'Boett', 'Batalj', 'Stilett' и нидерландского сорта 'Pasteur' сходна с проявлением доминантного гена *Pm12* линии-тестера 'Wembley 14.31', которая была получена от скрещивания яровой мягкой пшеницы с *A. speltoides*, пятикратного беккрос-

сирования и двухкратного самоопыления. (Jia et al., 1996).

Для изучения аллельных отношений генов, контролирующих устойчивость к болезни, выделенные образцы скрещивали с линией 'Wembley 14.31'. Характер расщепления в F_2 гибридных комбинаций от скрещивания этих сортов с тестером доминантного гена *Pm12* указывает на то, что контроль устойчивости к мучнистой росе у исследуемых образцов осуществляют доминантные гены, отличные от *Pm12* (табл. 3).

Таблица 3. Расщепление в F_2 по реакции к популяции мучнистой росы от скрещивания устойчивых образцов мягкой пшеницы (Пушкин, 2018–2020 гг.)

Table 3. Segregation for resistance to powdery mildew in F_2 hybrids from crossing of resistant bread wheat varieties (Pushkin, 2018–2020)

Комбинация скрещивания/ Crossing combination	Изучено растений/ Studied plants number	Соотношение R:S фенотипов/ R:S phenotypes ratio	χ^2 (15:1)
'Batalj' × 'SW Milljet'	305	280:25	1,97
'Boett' × 'SW Milljet'	340	313:27	1,66
'Stilett' × 'SW Milljet'	359	336:23	0,01
'SW Kronjet' × 'SW Milljet'	440	440:0	-
'SW Kungsjet' × 'SW Milljet'	422	397:25	0,08
'Pastuer' × 'SW Milljet'	436	436:0	-
'Pastuer' × 'Wembley 14.31' (<i>Pm12</i>)	582	545:37	0,01
'Batalj' × 'Wembley 14.31' (<i>Pm12</i>)	360	342:18	0,96
'Boett' × 'Wembley 14.31' (<i>Pm12</i>)	183	167:16	1,94
'Stilett' × 'Wembley 14.31' (<i>Pm12</i>)	376	347:29	1,38
'SW Kronjet' × 'Wembley 14.31' (<i>Pm12</i>)	468	437:31	0,12
'SW Kungsjet' × 'Wembley14.31' (<i>Pm12</i>)	219	204:15	0,13

Судя по результатам фитопатологического и гибридологического анализа можно предположить, что устойчивость к мучнистой росе в фазе проростков сортов 'SW Kungsjet', 'SW Kronjet', 'Boett', 'Batalj', 'Stilett' и 'Pasteur' контролируется одним доминантным геном, отличным от гена *Pm12*. Тест на аллелизм установил наличие разных ювенильных генов устойчивости у сортов 'SW Kungsjet', 'Batalj', 'Boett', 'Stilett' и одинаковых у 'SW Milljet', 'SW Kronjet' и 'Pasteur'.

По литературным источникам установлены родословные некоторых изученных сортов: 'SW Kungsjet' – Canon MBS/449979; 'SW Kronjet' – Hanno/Avle/Canon-MB; 'Pasteur' – Candenza//Palermo/KS-91-WGRC-11 (GRIS).

По нашим данным, родительский сорт 'Canon' устойчив к популяции гриба в стадии проростков и взрослого растения. Сорт 'Candenza' умеренно восприимчив к болезни в стадии проростков и восприимчив в стадии колошения (Lebedeva et al., 2020). Сорт 'Avle'



оказался восприимчивым к популяциям гриба в скандинавских странах (Hysing et al., 2007; Peusha et al., 2008).

Фитопатологический анализ с использованием метода тестирующих клонов гриба показал, что устойчивость к мучнистой росе родительского сорта 'Canon' контролируют доминантные аллели генов *Pm1*, *Pm2*, *Pm3d*, *Pm4b*, *Pm6* (Hysing et al., 2007). Каждый отдельный ген устойчивости к патогену, идентифицированный у родительского сорта 'Canon', не предохраняет его от поражения популяцией гриба, собранной на экспериментальном поле ППЛ ВИР, в 2018-2020 гг. Аккумуляция нескольких генов резистентности в одном генотипе является стратегией для увеличения продолжительности устойчивости к болезни. Некоторые комбинации главных генов, часто в сочетании с генами-модификаторами, обеспечивают сортам долговременную устойчивость. (Hsam, Zeller, 2002). Устойчивость родительскому сорту 'Canon' обеспечивают доминантные аллели генов *Pm1* (хромосома 7AL), *Pm2* (5DS), *Pm3d* (1AS), *Pm4b* (2AL), *Pm6* (2BL) (McIntosh et al., 2013). Включение разных по локализации генов устойчивости в один сорт предполагает более надежную защиту от болезни, так как патогену требуются более сложные изменения в вирулентности. Существует вероятность наличия у сорта 'Canon' нового эффективного гена устойчивости, к которому отсутствуют тестирующие линии пшеницы.

Можно предположить, что наличие в родословных шведских сортов 'SW Kungsjet', 'SW Kronjet' устойчивого компонента от 'Canon' определяет их резистентность к болезни.

Заключение

Сорта 'SW Kungsjet', 'SW Kronjet', 'Boett' сохраняют возрастную и проростковую устойчивость к болезни с 2005 г., а 'Batalj', 'Stilett' и 'Pasteur' с 2017 г. По результатам фитопато-

логического теста, ювенильную устойчивость сортов яровой мягкой пшеницы 'SW Kungsjet', 'SW Kronjet', 'Boett', 'Batalj', 'Stilett' и 'Pasteur' не контролируют гены устойчивости *Pm1a*, *Pm2*, *Pm3a-f*, *Pm4a-b*, *Pm5a*, *Pm6*, *Pm7*, *Pm8*, *Pm9*, *Pm10*, *Pm11*, *Pm16*, *Pm19*, *Pm28*. Результаты гибридологического анализа показали, что иммунитет или высокую резистентность проростков у исследуемых сортов яровой мягкой пшеницы контролируют доминантные гены, отличные от *Pm12*. Идентичность или сцепленность генов устойчивости к патогену установлена у сортов 'SW Milljet', 'SW Kronjet' и 'Pasteur'. Генетический контроль ювенильной устойчивости к болезни у сортов 'Batalj', 'Boett', 'Stilett', 'SW Milljet', 'SW Kungsjet', 'Pasteur' осуществляется разными генами.

Высокая возрастная устойчивость сортов 'SW Kungsjet', 'SW Kronjet' была отмечена в Новосибирской области (Sochalova, Piskarev, 2019), 'SW Kungsjet' проявил устойчивость к популяциям мучнистой росы Татарстана (Askhadullin et al., 2018), а сорта 'SW Kungsjet' и 'Stilett' – в условиях Чехии (GRIN Czech Release 1.10.3). Результаты полевых и лабораторных исследований (2016-2019 гг.) показали, что шведский сорт 'SW Kungsjet' практически устойчив к популяциям мучнистой росы и пыльной головни (Sochalova, Piskarev, 2019; Kovaleva, Lebedeva, 2020). Сорт из Нидерландов 'Pasteur' в ювенильной фазе устойчив к популяциям мучнистой росы и листовой ржавчины Северо-Запада. (Tyryshkin et al., 2020). Обобщая полученные результаты, можно предположить, что сорта 'SW Kungsjet', 'SW Kronjet', 'Boett', 'Batalj', 'Stilett' и 'Pasteur' могут быть хорошими источниками для селекции устойчивых сортов яровой мягкой пшеницы. **V**

Благодарности / Acknowledgments

Работа выполнена в рамках государственного задания согласно тематическому пла-



ну ВИР по теме № 0662-2019-0006 «Поиск, поддержание жизнеспособности и раскрытие потенциала наследственной изменчивости мировой коллекции зерновых и крупяных культур ВИР для развития оптимизированного генбанка и рационального использования в селекции и растениеводстве». **V**

*The present work was performed within the framework of the State Assignment to VIR, in accordance with the Thematic Plan, Project No. 0662-2019-0006 "Search, maintenance of viability and revealing of the hereditary variability potential in the VIR global collection of cereal and grain crops for the development of an optimized genebank and for rational use in breeding and crop production". **V***

Литература / References

- Agrovesti.net. Sown area of wheat in Russia. Results of 2019 (Posevnyye ploshchadi pshenitsy v Rossii. Itogi 2019 goda). Publication date: 21.08.2019. Available from: <https://agrovesti.net/lib/industries/cereals/posevnyye-ploshchadi-pshenitsy-v-rossii-itogi-2019-goda.html> [accessed December 11, 2020]. [in Russian] (Agrovesti.net. Посевные площади пшеницы в России. Итоги 2019 года. 21.08.2019). URL: <https://agrovesti.net/lib/industries/cereals/posevnyye-ploshchadi-pshenitsy-v-rossii-itogi-2019-goda.html> [дата обращения: 11.12.2020].
- Allard R.W., Shands R.G. Inheritance of resistance to stem rust and powdery mildew in cytologically stable spring wheats derived from *Triticum timopheevii*. *Phytopathology*. 1954;44:266-274.
- Askhadullin D.-r.F., Askhadullin D.-I.F., Vasilova N.Z., Bagavieva E.Z., Tazutdinova M.R., Gaifulina G.R., Husainova I.I. Resistance *Triticum aestivum* L. accessions to the major diseases under the conditions of Tatarstan. (Ustoichivost obraztsov vida *Triticum aestivum* L. k osnovnym zabolevaniyam v usloviyah Tatarstana). In: *Gene pool and plant breeding. Materials of the IV International Scientific and Practical Conference, April 4-6, 2018*. Novosibirsk; 2018. p.30-34. [in Russian] (Асхадуллин Д.-р.Ф., Асхадуллин Д.-И.Ф., Василова Н.З., Багавиева Э.З., Тазутдинова М.Р., Гайфуллина Г.Р., Хусаинова И.И. Устойчивость образцов вида *Triticum aestivum* L. к основным заболеваниям в условиях Татарстана. В сб.: *Генофонд и селекция растений. Материалы IV Международной научно-практической конференции 4-6 апреля 2018 г. Новосибирск*; 2018. С.30-34).
- Bennett F.G.A. The expression of resistance to powdery mildew in winter wheat cultivars. 1. Seedling resistance. *Plant Pathology*. 1981;98(3):295-303.
- Bennett F.G.A. Resistance to powdery mildew in wheat: a review of its use in agriculture and breeding programmers. *Plant Pathology*. 1984;33(3):279-300.
- Dospekhov B.A. Methods of field experiment. Moscow: Agropromizdat; 1985. [in Russian] (Доспехов Б.А. Методика полевого опыта. Москва: Агропромиздат; 1985).
- He H., Liu R., Ma P., Du H., Zhang H., Wu Q., Yang L., Gong S., Liu T., Huo N., Gu Y., Zhu S. Characterization of *Pm68*, a new powdery mildew resistance gene on chromosome 2BS of Greek durum wheat TRI 1796. *Theoretical Applied Genetics*. 2020; Available online. DOI: 10.1007/s00122-020-03681-2
- Hsam S.L.K., Zeller F.J. Breeding for powdery mildew resistance in common wheat (*Triticum aestivum* L.) *The Powdery mildews. A comprehensive treatise*. Bélanger R.R., Bushell W.R., Dik A.J., Carver T.L.W. (eds.). Minnesota: APSpress; 2002. p.219-238.
- Hysing S.C., Merker A., Liljeroth E., Koebner R.M.D., Zeller F., Hsam S.L.K. Powdery mildew resistance in 155 Nordic bread wheat cultivars and landraces. *Hereditas*. 2007;144(3):102-119. DOI: 10.1111/j.2007.0018-0661.01991.x
- Interfax.ru. Rosstat clarified upward grain harvest in Russia in 2019 (Rosstat уточнил в сторону повышения сбор зерна в РФ в 2019 году). Publication date: 27.02.2020. Available from: <https://www.interfax.ru/business/696952> (accessed December 11, 2020). [in Russian]. (Interfax.ru. Росстат уточнил в сторону повышения сбор зерна в РФ в 2019 году). URL: <https://www.interfax.ru/business/696952> [дата обращения: 11.12.2020].
- GRIN Czech Release 1.10.3. <https://grinczech.vurv.cz/gringlobal/search.aspx> (accessed December 11, 2020).
- Jia J, Devos K.M., Chao S., Miller T.E., Reader S.M., Gale M.D. RFLP-based maps of the homoeologous group-6 chromosomes of wheat and their application in the tagging of *Pm12* a powdery mildew resistance gene transferred from *Aegilops speltoides* to wheat. *Theoretical Applied Genetics*. 1996;92(5):559-565. DOI: 10.1007/BF00224558
- Kovaleva M.M., Lebedeva T.V. Bread wheat resistance to loose smut and powdery mildew (Ustoychivost myagkoy pshenitsy k pylnoy golovne i muchnistoy rose). *Saharnaya svekla = Sugar Beet*. 2020; 4:29-32). [in Russian] (Ковалева М.М., Лебедева Т.В. Устойчивость мягкой пшеницы к пыльной головне и мучнистой росе. *Сахарная свекла*. 2020; 4:29-32). DOI: 10.25802/SB.2020.12.51.006
- Lebedeva T.V., Zuev E.V. Inheritance of powdery mildew resistance in selected spring wheat accessions from the VIR collection. *Vavilovia*. 2018;1(1):18-24. [in Russian] (Лебедева Т.В., Зувев Е.В. Наследование устойчивости к мучнистой росе у некоторых образцов яровой мягкой пшеницы из коллекции ВИР. *Vavilovia*. 2018;1(1):18-24). DOI: 10.30901/2658-3860-2018-1-18-24



- Lebedeva T.V., Brykova A.N., Zuev E.V. Powdery mildew resistance of Nordic spring bread wheat accessions from the collection of the Vavilov Institute (VIR). *Proceeding on applied Botany, Genetics and Breeding*. 2020;18(3):146-154. [in Russian] (Лебедева Т.В., Брыкова А.Н., Зюев Е.В. Устойчивость к мучнистой росе скандинавских образцов яровой мягкой пшеницы из коллекции ВИР. *Труды по прикладной ботанике генетике и селекции*, 2020;18(3):146-154). DOI: 10.30901/2227-8834-2020-3-146-154
- Mains E.B., Dietz S.M. Physiologic form of barley mildew *Erysiphe graminis* DC. *Phytopathology*. 1930;20(3):229-239.
- Martynov S.P., Dobrotvorskaya T.V., Krupnov V.A. Analysis of the distribution of *Triticum timopheevii* Zhuk. genetic material in common wheat varieties (*Triticum aestivum* L.). *Journal of Genetics*. 2018;54(2):166-175. DOI: 10.1134/s1022795418020126
- Merezhko A.F., Ezrokhin L.M., Yudin A.E. Methodical instructions on the effective method of cereals pollination. Leningrad: VIR; 1973. [in Russian] Мережко А.Ф., Эзрохин Л.М., Юдин А.Е. Методические указания по эффективному методу опыления зерновых культур. Ленинград: ВИР; 1973.
- McIntosh R.A., Yamazaki Y., Dubcovsky J., Rogers J., Morris C., Appels R. and Xia X.C. Catalogue of Gene Symbols for Wheat. In: *12-th International Wheat Genetics Symposium*; 2013 September 8-13; Yokohama, Japan. Japan; 2013. p.130-136.
- McIntosh R.A., Dubcovsky J., Rogers W.J., Xia X.C., and Raupp W.J. Catalogue of gene symbols for wheat: 2019. Supplement. *Annual Wheat Newsletter*. 2019;65:100-101.
- Peusha H., Enno T., Yakobson I., Tsombalova Y., Ingver A., Yarve K. Powdery mildew resistance of Nordic spring wheat cultivars grown in Estonia. *Acta Agriculturae Scandinavica. Section B. Soil and Plant Science*. 2008;58(4):289-296. DOI: 10.1080/09064710701706242
- Rabinovich S.V. Importance of wheat-rye translocations for breeding modern cultivars of *Triticum aestivum* L. *Euphytica*. 1998;100:323-340. DOI: 10.1023/A:1018361819215
- Sochalova L.P. Piskarev V.V. Resistance of accessions of bread wheat to *Blumeria graminis* and *Puccinia recondita* with known resistant genes. (Ustoichivost obraztsov myagkoi pshenitzi k *Blumeria graminis* i *Puccinia recondita* s izvestnymi genami ustoichivosti). *Research and Technical Advances of Agribusiness Sector*. 2019;33(11):32-42. [in Russian] (Сочалова Л.П., Пискарев В.В. Устойчивость образцов мягкой пшеницы к *Blumeria graminis* и *Puccinia recondita* с известными генами устойчивости. *Достижения науки и техники АПК*. 2019;33(11):34-42). DOI: 10.24411/0235-2451-2019-11108
- Szunics L., Szunics Lu. Wheat powdery mildew resistance genes and their application in practice. Review. *Acta Agronomica Hungarica*. 1999;47(1):69-89.
- Tyryshkin L.G., Lebedeva T.V., Kovaleva M.M., Zuev E.V., Brykova A.N., Kudryavtseva E.Yu. Spring bread wheat. Description of the newest accessions in the VIR collection, screened for their resistance to wheat leaf rust, spot blotch, powdery mildew and loose smut. Catalogue of the VIR global collection. Issue 913. St. Petersburg: VIR; 2020. [in Russian] (Тырышкин Л.Г., Лебедева Т.В., Ковалева М.М., Зюев Е.В., Брыкова А.Н., Кудрявцева Е.Ю. Яровая мягкая пшеница. Характеристика образцов новейших поступлений коллекции ВИР по устойчивости к листовой ржавчине, темно-бурой листовой пятнистости, мучнистой росе и пыльной головне. Каталог мировой коллекции ВИР. Выпуск 913. Санкт-Петербург: ВИР; 2020). DOI: 10.30901/978-5-907145-19-1

ПРОЗРАЧНОСТЬ ФИНАНСОВОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ: авторы не имеют финансовой заинтересованности в представленных материалах или методах.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ ОТСУТСТВУЕТ.

Для цитирования:

Лебедева Н. В., Зюев Е. В. Генетический контроль ювенильной устойчивости к мучнистой росе образцов яровой мягкой пшеницы коллекции ВИР. *Vavilovia*. 2021;4(1):25-35. DOI: 10.30901/2658-3860-2021-1-25-35

HOW TO CITE THIS ARTICLE:

Lebedeva N. V., Zuev E. V. Genetic control of juvenile resistance to powdery mildew in spring bread wheat cultivars from the VIR collection. *Vavilovia*. 2021;4(1):25-35. DOI: 10.30901/2658-3860-2021-1-25-35