

Изучение линий *Triticum aestivum*- *Aegilops speltoides*, устойчивых к листовой и стеблевой ржавчинам

С.Н. Сибикеев¹, С.А. Воронина¹, Е.Д. Бадаева², А.Е. Дружин¹

¹ Федеральное государственное бюджетное научное учреждение Научно-исследовательский институт сельского хозяйства Юго-Востока, Саратов, Россия

² Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН, Москва, Россия

В настоящее время использование ряда интрогрессивных линий мягкой пшеницы, устойчивых к патогенам, в практической селекции сдерживается из-за отсутствия их цитогенетических характеристик, сведений о генетическом контроле к болезням и влиянии чужеродного генного материала на продуктивность и качество. Для решения этих задач были изучены интрогрессивные линии яровой мягкой пшеницы селекции НИИСХ Юго-Востока (*T. aestivum* × *Ae. speltoides*) Л195 и Л200, устойчивые к листовой и стеблевой ржавчинам, полученные от скрещивания пшенично-эгилопной линии 26^b-4 с сортами и линиями селекции НИИСХ Юго-Востока. Дифференциальное окрашивание по Гимза, флю-оресцентная *in situ* гибридизация (FISH) D-геномно-специфическими повторами pAs1 и Fat, анализ М1 мейоза и фитопатологические тесты показали, что гены устойчивости к ржавчинам, унаследованные от *Ae. speltoides*, находятся в участке хромосомы 2S, транслоцированном на хромосому 2D мягкой пшеницы, и высокоэффективны к обоим видам ржавчин. Изучение наследования генов устойчивости к листовой ржавчине, полученных от *Ae. speltoides*, выявило их тесное сцепление с гаметоцитными генами и отсутствие восприимчивых растений во втором и последующих поколениях. Исключением являлись лишь гибридные комбинации с линиями Л2032 и Л583, у которых в F₂ и последующих поколениях с низкой частотой выщеплялись восприимчивые растения. Оценка Л195 и Л200 на устойчивость к Ug99 + Lr24 (TTKST) и саратовской популяции возбудителя стеблевой ржавчины показала высокую устойчивость линий к этому патогену. Пребридинговые исследования линий Л195 и Л200 выявили их преимущество по продуктивности зерна по сравнению с сортом-реципиентом Л503, а также хорошие показатели качества муки и хлеба. По комплексу агрономических показателей и высокой устойчивости к листовой и стеблевой ржавчинам линии Л195 и Л200 являются хорошими донорами для практической селекции мягкой пшеницы.

Ключевые слова: пшенично-эгилопные линии; транслокация 2D/2S; высокая устойчивость к листовой и стеблевой ржавчинам; положительное влияние на продуктивность зерна и качество муки и хлеба.

КАК ЦИТИРОВАТЬ ЭТУ СТАТЬЮ?

Сибикеев С.Н., Воронина С.А., Бадаева Е.Д., Дружин А.Е. Изучение линий *Triticum aestivum*-*Aegilops speltoides*, устойчивых к листовой и стеблевой ржавчинам. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2015;19(2):165-170.

HOW TO CITE THIS ARTICLE?

Sibikeev S.N., Voronina S.A., Badaeva E.D., Druzhin A.E. Study of resistance to leaf and stem rusts in *Triticum aestivum*-*Aegilops speltoides* lines. Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selekcii – Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2015;19(2):165-170.

УДК 633.111.1:631.527

Поступила в редакцию 18.10.2014 г.

Принята к публикации 19.12.2014 г.

© АВТОРЫ, 2015

 e-mail: sibikeev_sergey@mail.ru

Study of resistance to leaf and stem rusts in *Triticum aestivum*-*Aegilops speltoides* lines

S.N. Sibikeev¹, S.A. Voronina¹, E.D. Badaeva², A.E. Druzhin¹

¹ Agricultural Research Institute for South-East Regions of Russia, Saratov, Russia

² Vavilov Institute of General Genetics, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

Presently, the use of bread wheat introgression lines resistant to pathogens in practical breeding is hampered by the lack of their cytogenetic characteristics, data on the genetic control of disease resistance, and influence of alien genetic material on grain productivity and quality. For the solution of these problems, two wheat-*Aegilops speltoides* lines, L195 and L200, developed at ARISER and resistant to leaf and stem rusts were studied. These lines were produced by crossing of spring bread wheat cultivars to line L26^b-4. Cytogenetic analysis of the lines involved C-banding, meiotic analyses, and FISH with pAs1 and Fat. It allowed the rust resistance genes, efficient against both rust types, to be mapped to a 2D-2S translocation in both lines. Genetic analysis revealed tight linkage of leaf rust resistance genes from *Ae. speltoides* to gametocidal genes and absence of susceptible plants from the F₂ hybrids and subsequent generations. Exceptions were found only in hybrid combinations with lines L2032 and L583: occasional susceptible plants were noted in the F₂ and subsequent generations. Evaluation of lines L195 and L200 revealed high resistance to Ug99 + Lr24 (TTKST) and a local Saratov population of stem rust. The prebreeding studies of lines L195 and L200 showed their benefits in breeding for grain productivity in comparison with the recipient cultivar L503 and good bread-making quality. Due to the complex of agronomical traits and high resistance to leaf and stem rusts, lines L195 and L200 can be considered promising donors for commercial bread wheat breeding.

Key words: *Triticum aestivum*-*Aegilops speltoides* lines; 2D-2S translocation; high resistance to leaf and stem rusts; beneficial influence on grain yield and bread quality.

Дикие родственники мягкой пшеницы *Triticum aestivum* L. обладают многими генами, представляющими агрономический интерес, и могут являться ценными источниками устойчивости к болезням, насекомым и экстремальным факторам окружающей среды. Эти гены могут быть введены в геном мягкой пшеницы путем прямой межвидовой и межродовой гибридизации с последующим отбором дополненных или замещенных линий. Единичные фрагменты хромосом диких сородичей могут быть перенесены с помощью транслокаций. В первую очередь это касается видов, близкородственных мягкой пшенице, к которым относится *Aegilops speltoides* Tausch $2n = 14$, геном S. Этот вид принадлежит к вторичному генофонду мягкой пшеницы, т. е. к видам, один из геномов которых гомеологичен геномам *T. aestivum* (Shneider et al., 2008). В Каталоге генных символов пшеницы зарегистрировано 11 генов, перенесенных от *Ae. speltoides*, из них 6 генов устойчивости к листовой ржавчине (*Lr28*, *35*, *36*, *47*, *51*, *66*), 3 – к стеблевой ржавчине (*Sr32*, *39*, *47*) и два – к мучнистой росе (*Pm12*, *32*) (McIntosh et al., 2013). Кроме того, по данным Адониной с соавт. (2012), получена новая транслокация **5BS•5BL-5SL с эффективным геном устойчивости к листовой ржавчине *LrAsp5***. Таким образом, в пшенично-эгилопсные транслокации вовлечены 6 хромосом из 7: **1S, 2S, 3S, 5S, 6S и 7S. В целом вид** вызывает интерес селекционеров своим иммунитетом к ряду заболеваний и более высокой способностью к рекомбинации с хромосомами мягкой пшеницы, что обусловлено как близостью геномов S и B, так и наличием в геноме S генов супрессоров системы генов парной конъюгации и допускающих синхронизацию гомеологичных хромосом. Кроме того, анализ различных образцов *Ae. speltoides* из Турции, Ирака, Сирии, Израиля и Италии показал, что ряд образцов обладают достаточной жаро- и засухоустойчивостью, из них образец **ТА2348 из Израиля** – наиболее высокой (Pradhan et al., 2012). Однако у пшенично-эгилопсных линий так же, как и у других интродукций из видов вторичного генофонда, наблюдается сцепление генов, контролируемых полезными признаками с рядом агрономически отрицательных генов, в том числе и с гаметоцидными генами, нарушающими жизнеспособность как мужских, так и женских гамет. В Каталоге генных символов пшеницы McIntosh с соавт. зарегистрировано 2 гаметоцидных гена от *Ae. speltoides* – *Gcl-B1a* и *Gcl-B1b* (McIntosh et al., 2013).

При оценке интродуктивных линий мягкой пшеницы с участием *Ae. speltoides* необходимо проводить их комплексное изучение цитогенетическими, генетическими и фитопатологическими методами. Кроме того, обязательны пребридинговые исследования, позволяющие показать влияние чужеродного генетического материала на агрономически важные признаки, т. е. определять так называемую «цену» введения интродуктивного генетического материала.

В настоящей работе проводился цитогенетический и генетический анализ интродуктивных линий, сортов и гибридов мягкой пшеницы на устойчивость к листовой и стеблевой ржавчине с целью вовлечения устойчивых линий в селекционный процесс.

Материал и методы

Используемый материал включал перспективные пшенично-эгилопсные линии, устойчивые к листовой ржавчине: Л195 = Л505 // Л503 * 2 / Л26⁶-4 и Л200 = Л505 * 2 / Л503 // Л583 / Л26⁶-4, где Л503 и Л505 – сорта яровой мягкой пшеницы, содержащие транслокацию 7DS•7DL-7Ae#1L (транслокация, несущая ген *Lr19*) от *Agropyron elongatum* (McIntosh et al., 2013); линии яровой мягкой пшеницы Л583 = Л401 / С55 * 2 // Л503 и Л2032 = Л504 / Краснокутка 10 // Л504, где Л504 – белозерный сибс Л503, выделенный из расщепляющейся родительской линии девятого поколения, пшенично-эгилопсная линия Л26⁶-4 = АД (*T. dicoccum* / *Ae. speltoides*) * 5 // Саратовская 29 (разновидность лютеценс, среднеспелая, высокоустойчивая к возбудителю листовой ржавчины *Puccinia triticina* Eriks с типом реакции на патоген IT = 0). Эта линия была взята для дальнейшей гибридизации и исследований из набора пшенично-эгилопсных линий, любезно предоставленных И.Г. Одинцовой (ВИР, г. Санкт-Петербург).

Для цитогенетической характеристики интродуктивных линий и гибридов F₁ применялись методы анализа мейоза по З.П. Паушевой (1988), дифференциальная окраска – по Гимза (Badaeva et al., 1994) и флюоресцентная гибридизация *in situ* (FISH) на основе клонированных последовательностей ДНК: **Fat** и **pAs1b** в соответствии с ранее опубликованной методикой (Badaeva et al., 2010).

Оценка устойчивости растений к листовой ржавчине проводилась в поле при естественном заражении и в теплице при искусственном инокулировании патотипами, содержащими ген вирулентности *pp19*, собранными с сорта Л503. Основным методом генетических исследований являлся гибридологический анализ гибридов F₁, F₂. Схемы скрещиваний составлялись в зависимости от решаемых задач. Число генов устойчивости к листовой ржавчине, *Lr*-генов, определяли в F₂ по соотношению частот устойчивых и восприимчивых растений. Степень расхождения теоретических ожидаемых результатов и фактических данных оценивали по критерию соответствия χ^2 (Доспехов, 1985).

Оценку интродуктивных линий яровой мягкой пшеницы селекции ГНУ НИИСХ Юго-Востока, среди которых были линии Л195 и Л200, на устойчивость к расе стеблевой ржавчины Ug99 + Lr24 (ТТКСТ) проводили в инфекционном питомнике KARI в Njoro, Кения. Материал испытывали в 2010 и 2012 гг. Линии высевались двухрядковыми деланками метровой длины, перпендикулярно которым высевались рядки из смеси восприимчивых линий с генами *Sr31* и *Sr24*. Оценку проводили дважды по модифицированной шкале Cobba и реакции хозяина на внедрение патогена (Roelfs et al., 1992): R = устойчивый – 1 балл; TR = единичные пустулы, некротичные пятна, устойчивый – 1 балл; MR = умеренно устойчивый – 2 балла; MS = умеренно восприимчивый – 2–3 балла; M = промежуточный между устойчивым и восприимчивым – 2–3 балла; MSS = от умеренно восприимчивого до восприимчивого – 4 балла; TS = единичные пустулы, восприимчивый тип – 3–4 балла; S = восприимчивый – 4 балла.

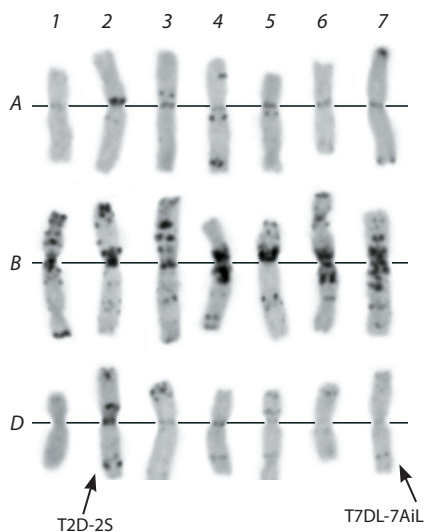


Рис. 1. Дифференциально окрашенный кариотип линии яровой мягкой пшеницы Л195. А, В, D – субгеномы мягкой пшеницы.

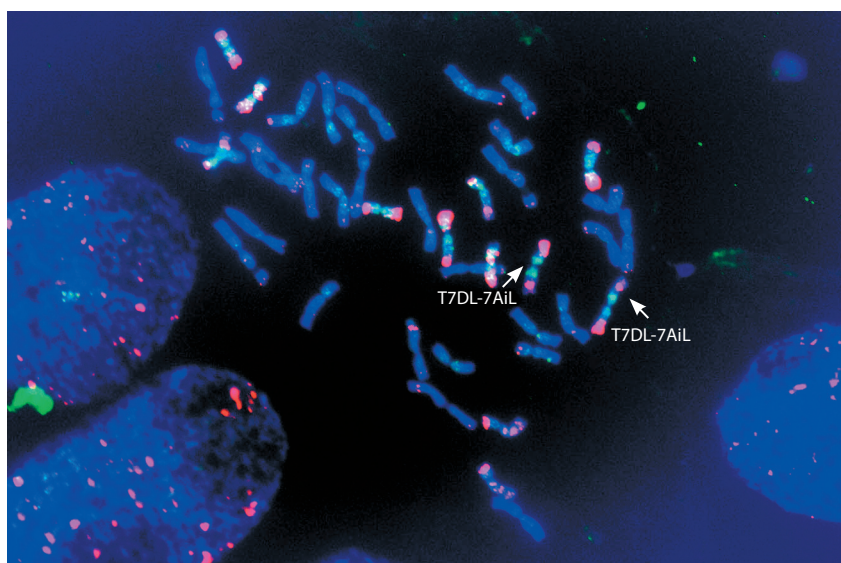


Рис. 2. Распределение D-геном-специфических повторов pAs1 и Fat на хромосомах линии Л195.

Пребридинговые исследования линий Л195 и Л200 по продуктивности зерна проводили в течение 9 лет – с 2004 по 2013 гг., исключением был 2010 г., когда из-за крайне жесткой засухи все растения независимо от генотипа погибли. В качестве контроля использовали сорт Л503. Также у этих линий были изучены физические свойства теста и хлебопекарные показатели с 2007 по 2013 гг. Полученные данные исследований подверглись статистическому анализу методами дисперсионного анализа и множественным сравнениям по тесту Дункана с использованием программ «AGROS-2.10».

Результаты и обсуждение

Цитогенетический анализ

Анализ кариотипа линии Л195 с помощью метода С-окрашивания хромосом показал, что линия имеет 42 хромосомы, которые все, кроме 2D и 7D, идентифицировались как пшеничные без изменений (рис. 1). В соответствии с рисунком С-окрашивания длинное плечо хромосомы 7D содержит фрагмент хромосомы 7Ae#1L, т.е. линия является носителем 7DS•7DL-7Ae#1L транслокации, что подтверждают результаты FISH с D-геном-специфическими повторами pAs1 и Fat (рис. 2). В отношении хромосомы 2D возникли

предположения, что либо она замещена хромосомой 2S *Ae. speltoides*, либо Л195 несет транслокацию 2D/2S (рис. 1). Для решения этого вопроса был получен гибрид F₁ Л195/Саратовская 29, у которого изучили конъюгацию хромосом в метафазе I. Было просмотрено 100 материнских клеток пыльцы (МКП). Средняя формула конъюгации хромосом составила 20,83II + 0,04III + 0,01IV + 0,12I. При этом в анафазе I редко обнаруживали мост и отстающие хромосомы от одной до двух, в телофазе I редко обнаруживали от одной до двух невключенных хромосом. Тетрады в основном были нормальными и крайне редко имели одинарные включения. Исходя из результатов анализа, можно сделать заключение, что линия Л195 несет транслокацию 2D/2S, так как в случае замещения 2D(2S) у гибрида F₁ Л195/Саратовская 29 в метафазе I должны были наблюдаться в большинстве МКП две унivalentные хромосомы, чего в действительности не выявилось.

В ходе последующих отборов из линии Л195 по единичным растениям и дальнейшее их размножение было показано, что изначально Л195 составляла популяцию, содержащую две группы растений: первая несла комбинацию транслокаций 7DS•7DL-7Ae#1L и 2D/2S; вторая – только 2D/2S. Первая группа растений в ходе отборов была утрачена, и в дальнейшие исследования вошли потомки только с транслокацией 2D/2S. У линии Л200 цитогенетических исследований не проводилось, так как у Л195 и Л200 в родословной была одинаковая исходная пшенично-эгилопсная линия Л26⁶⁻⁴.

Наследование устойчивости к листовой ржавчине

По данным И.Г. Одинцовой (1991а, б), все полученные ею пшенично-эгилопсные линии несут сцепления гена(ов) устойчивости к листовой ржавчине (*LrSp*) с гаметоцидными генами (*Gc*), определяющими исключительную передачу устойчивости к данному патогену (ассоциация генов *LrSp* и *Gc*). Исследования гибридов сортов Л503 и Л505 с линией Л26⁶⁻⁴ полностью подтвердили сцепление гена *LrSp* с гаметоцидным геном/генами *Gc*. В F₁, F₂, F₃ и в последующих поколениях не наблюдалось выщепления восприимчивых растений и не менялся тип реакции на патоген, равный IT = 0. Однако при скрещивании Л26⁶⁻⁴ с линиями Л583 и Л2032 у гибридов F₂ были выявлены восприимчивые растения и расщепления соответствовали отношению 15R : 1S. Во всех комбинациях между сортами Л503, Л505, линиями Л583, Л2032 и линией Л26⁶⁻⁴ использовались как прямые, так и обратные скрещивания. При этом результаты расщепления в F₂ не изменялись: в гибридах с Л503 и

Л505 не было расщепления и наблюдались исключительно устойчивые растения, а в гибридах с Л583 и Л2032 выщеплялись восприимчивые растения. Таким образом, есть основания предполагать, что нет взаимодействия гаметоцидных генов и какой-либо конкретной цитоплазмы, и первые действуют независимо. Регулярное выявление в гибридах F_2 с линиями Л583, Л2032 восприимчивых растений, по-видимому, связано с ослаблением действия гаметоцидных генов, а не с разрывом сцепления между генами *LrSp* и *Gc*. Причина ослабления действия *Gc*-генов не установлена.

Отдельные исследования по идентификации генов устойчивости к листовой ржавчине у линий Л195 и Л200 не проводились. Однако, исходя из того, что устойчивость, обеспеченная геном *Lr19*, преодолена патогеном с 1994 г. (Sibikeev et al., 1996), **одновременное наличие у Л200** типа реакции на патоген $IT = 0$ и желтого цвета муки, как маркера на наличие *Lr19*, дают основание предполагать у данной линии присутствие чужеродного генетического материала как от *Ag. elongatum* (7DS•7DL-7Ae#1L), так и от *Ae. speltoides* 2D/2S. У Л195 цвет муки белый, что указывает на наличие чужеродной интрогрессии только от *Ae. speltoides*. Таким образом, у Л195 устойчивость к патогену определяется чужеродным(и) геном/генами от *Ae. speltoides* в 2D/2S-транслокации, а у Л200 – комбинацией транслокаций 7DS•7DL-7Ae#1L и 2D/2S.

При анализе пшенично-эгилопсных линий, полученных от И.Г. Одинцовой (Гуляева и др., 2012), был выявлен молекулярный маркер Sr39#22, сцепленный с геном *Lr35*, интрогрессированным из генома *Ae. speltoides*. Как известно, ген *Lr35* сцеплен с геном *Sr39*, определяющим устойчивость к стеблевой ржавчине (McIntosh et al., 2013). К сожалению, дальнейшая интерпретация результатов невозможна, так как неизвестны оригинальные номера пшенично-эгилопсных линий, используемые в этих работах. Более того, эти выводы не могут распространяться на наши линии, так как гены *Lr* в Л195 и Л200, а точнее в исходной линии Л26⁶-4, относятся к ювенильным, а ген *Lr35* – возрастной, экспрессирующийся со стадии флагового листа. Кроме того, ген *Lr35* сцеплен со слабыми факторами, нарушающими нормальное расщепление у гибридов по устойчивости к листовой ржавчине (Kerber, Dusk, 1990), тогда как у гибридов с Л195 выщепление восприимчивых растений не наблюдается. Следует учесть также, что у гибридов с Л200 восприимчивые растения встречаются с низкой частотой, т. е. действие гаметоцидных генов высокое.

Устойчивость к расе стеблевой ржавчины Ug99 + Lr24 (ТТКСТ)

В 2010 и 2012 гг. в фитопитомнике эпифитотии стеблевой ржавчины оценивались как сильные. Поражение сортов-контролей, содержащих гены *Sr31* и *Sr24*, доходило до 100 %. На этом фоне степень устойчивости Л195 в 2010 г. оценивалась как 15MR, а в 2012 г. – 5RMR. У линии Л200 в 2010 г. – TR, а в 2012 г. – 5R. Таким образом, обе линии оказались устойчивыми к расе стеблевой ржавчины Ug99 + Lr24 (ТТКСТ). Так как при селекции этих линий растения отбирались только по устойчивости к листовой ржавчине, есть основания предполагать, что

ген *LrSp* линии Л195 сцеплен с *SrSp*, а в линии Л200 устойчивость к стеблевой ржавчине обусловлена как геном *SrSp*, так и *Sr25*, связанным с *Lr19*-транслокацией. В связи с этим тип реакции у последней более низкий, так как известно, что ген *Sr25* эффективен против ТТКСТ.

При оценке линий Л195 и Л200 на устойчивость к местной саратовской популяции *P. graminis* Pers. в 2006, 2008 и 2013 гг. на фоне естественной эпифитотии последние показали тип реакции $IT = 0$, при этом сорт-контроль Саратовская 68 имел показатель $IT = 3$ и степень поражения 50 %. Таким образом, транслокация 2D/2S от *Ae. speltoides* в линиях Л195 и Л200 несет высокоэффективный ген устойчивости к расе Ug99 + Lr24 и саратовской популяции возбудителя стеблевой ржавчины пшеницы. Следует отметить, что австралийскими исследователями в линии С82.2, в транслокации 2D-2S#1 от *Ae. speltoides*, полученной E.R. Sears, кроме гена *Sr32* был выявлен эффективный ген устойчивости к стеблевой ржавчине, в том числе и к Ug99, *SrAes1* (Mago et al., 2013). Однако у этих генов устойчивости к стеблевой ржавчине не отмечено сцепления с генами устойчивости к листовой ржавчине.

Пребридинговые исследования линий Л195 и Л200

Период исследований продуктивности зерна можно разделить на годы с эпифитотиями листовой ржавчины – 2004, 2005, 2006, 2008, 2013 гг., годы с разной степенью засухи: сильная – 2007 и 2009, средняя – 2011 и 2012. Результаты исследований представлены в табл. 1.

Без сомнения, часть изменчивости по агрономически важным признакам у Л195 и Л200 вызывается различиями в генотипах пшенично-эгилопсных линий с Л503, тем не менее исходя из родословной, можно предположить, что большая часть изменчивости определяется генетическим материалом *Ae. speltoides* от линии Л26⁶-4.

Как видно из табл. 1, по продуктивности зерна линии Л195 и Л200 в среднем за период 2004–2013 гг. значительно превзошли сорт Л503. Это превосходство проявилось в годы с эпифитотиями листовой ржавчины, в то время как в условиях засух как сильных, так и средних различия не наблюдались и линии были одного уровня с сортом Л503. Таким образом, наличие транслокации 2D/2S эффективно защищает от патогена в годы развития листовой ржавчины, при этом повышает продуктивность, а в годы засух не понижает устойчивость к этому виду абиотических стрессоров и сохраняет уровень продуктивности как у основного сорта-реципиента. Необходимо отметить отсутствие значимых различий между пшенично-эгилопсными линиями Л195 и Л200, несмотря на то что у последней в генотипе две чужеродные транслокации, 2D/2S и 7DS•7DL-7Ae#1L.

Одним из наиболее важных агрономических признаков является качество конечной продукции, у мягкой пшеницы это качество муки и хлеба. Линии Л195 и Л200 были оценены по физическим свойствам теста и хлебопекарным показателям с 2007 по 2013 гг., за исключением 2010 г. (табл. 2–4).

Как видно из табл. 2, линии Л195 и Л200 не уступают сорту Л503 по содержанию белка в зерне – это ценный

Таблица 1. Продуктивность зерна (кг/га) у пшенично-эгилопсных линий Л195 и Л200 за период 2004–2013 гг.

Сорт, линия (ген устойчивости)	Средняя за 2004–2013 гг.	Эпифитотии листовой ржавчины (2004–2006, 2008 и 2013 гг.)	Сильная засуха 2007, 2009 гг.	Средняя засуха 2011, 2012 гг.
Л503 (<i>Lr19</i>)	1837 а*	2365 а	667	1688
Л195 (<i>LrSp</i>)	2030 b	2649 b	660	1852
Л200 (<i>Lr19 + LrSp</i>)	2006 b	2677 b	615	1721
НСР _{0,5}	164	245	NS	NS

* Здесь и в табл. 2–4 цифры в колонках, сопровождаемые разными буквами, значимо различаются на уровне $p < 0,5$ множественных сравнений по тесту Дункана.

Таблица 2. Содержание белка и клейковины у пшенично-эгилопсных линий Л195 и Л200 в среднем за период 2007–2013 гг.

Сорт, линия (ген устойчивости)	Белок, %	Клейковина	
		%	Показатель ИДК1, ед. п.
Л503 (<i>Lr19</i>)	18,0	42,7	83,8 с*
Л195 (<i>LrSp</i>)	18,2	39,4	71,8 b
Л200 (<i>Lr19 + LrSp</i>)	17,4	36,8	64,4 а
НСР _{0,5}	NS	NS	6,7

Таблица 3. Показатели альвеографа у пшенично-эгилопсных линий Л195 и Л200 в среднем за период 2007–2013 гг.

Сорт, линия (ген устойчивости)	Упругость (P)	Отношение упругости к растяжимости (P/L)	Сила муки, е. а (W)
Л503 (<i>Lr19</i>)	83,2	1,4 а*	194,5 а
Л195 (<i>LrSp</i>)	126,0	2,4 ab	374,2 b
Л200 (<i>Lr19 + LrSp</i>)	134,5	2,7 b	346,3 b
НСР _{0,5}	NS	1,01	108,54

Таблица 4. Хлебопекарные показатели у пшенично-эгилопсных линий Л195 и Л200 в среднем за период 2007–2013 гг.

Сорт, линия (ген устойчивости)	Объем, мм	Пористость, балл	Цвет муки
Л503 (<i>Lr19</i>)	774 б*	4,6	желтый
Л195 (<i>LrSp</i>)	598 ab	4,4	белый
Л200 (<i>Lr19 + LrSp</i>)	517 а	4,0	желтый
НСР _{0,5}	183	NS	

показатель с учетом превосходства этих линий над сортом Л503 по продуктивности зерна. Таким образом, у Л195 и Л200 проявляется положительное свойство – не снижать количество белка при повышении продуктивности. По содержанию клейковины Л195 и Л200 не отличались от сорта Л503, но по показателю ИДК1 линии оказались значимо сильнее.

По показателям альвеографа линии Л195 и Л200 превзошли сорт Л503, причем по отношению P/L и силе муки значимо, и это также агрономически положительное свойство. Однако по хлебопекарным показателям линии Л195 и Л200 уступили сорту Л503, в том числе по объему хлебцев значимо (табл. 4). Возможно, последнее стало следствием более высокой силы муки у пшенично-эги-

лопсных линий. Из литературных данных известно, что транслокация 2B/2S#2, несущая гены *Lr35/Sr39*, существенно повышает количество белка, водопоглотительную способность, понижает показатель SDS-седиментации, отношение P/L. По отношению к объему хлебцев был обнаружен эффект сорта-реципиента, данная транслокация в сорте Thatcher незначимо повышала, а в сорте Kagee значимо понижала этот показатель (Labuschagne et al., 2002). Как видно, влияние исследуемой нами транслокации 2D/2S на показатели качества муки и хлеба не совпадают с таковыми у транслокации 2B/2S#2 (Labuschagne et al., 2002), при этом в нашем случае эти показатели являются более пригодными для селекции на хлебопечение.

В целом наши исследования показали высокую эффективность генов устойчивости к листовой и стеблевой ржавчинам *LrSp/SrSp* в транслокации **2D/2S**, при этом наличие транслокации способствует повышению продуктивности зерна в годы эпифитотий патогенов, а в годы засух не понижает урожайность. Кроме того, в присутствии транслокации не понижается качество муки и хлеба, а некоторые показатели, в частности, сила муки, даже повышаются. Таким образом, данная транслокация может успешно использоваться в коммерческих сортах мягкой пшеницы.

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Список литературы

- Адонова И.Г., Петраш Н.В., Тимонова Е.М., Христов Ю.А., Салина Е.А. Создание и изучение устойчивых к листовой ржавчине линий мягкой пшеницы с транслокациями от *Aegilops speltoides* Tausch. Генетика. 2012;48(4):488-494.
- Гульязева Е.И., Иванова О.В., Маркелова Т.С., Сибикеев С.Н. Идентификация генов устойчивости к бурой ржавчине у интрогрессивных сортов и линий мягкой пшеницы, созданных в НИИСХ Юго-Востока. Вестник защиты растений. 2012;(1):38-44.
- Доспехов Б.А. Методика полевого опыта (с основами статистической обработки результатов исследований результатов исследований). М.: Агропромиздат, 1985.
- Одинцова И.Г., Агафонова Н.А., Богуславский Р.Л. Интрогрессивные линии мягкой пшеницы с устойчивостью к бурой ржавчине, переданной от *Aegilops speltoides*. Исходный материал и проблемы селекции пшеницы и тритикале: Сб. науч. тр. по прикл. ботан., генет. и селекции. Л.: ВИР, 1991а;142:106-110.
- Одинцова И.Г., Богуславский Р.Л., Агафонова Н.А. Возможность использования гаметоцидных генов в селекции на устойчивость к болезням. Тез. докл. IX Всесоюз. совещ. по иммунитету растений к болезням и вредителям. Минск. Сентябрь 1991. Минск, 1991б;2:199-200.
- Паушева З.П. Практикум по цитологии растений. М.: Агропромиздат., 1988.
- Badaeva E.D., Badaev N.S., Gill B.S., Filatenko A.A. Intraspecific karyotype divergence in *Triticum araraticum*. Plant Syst. Evol. 1994;192(1):117-145.
- Badaeva E.D., Zoshchuk S.A., Paux E., Gay G., Zoshchuk N.V., Roger D., Zelenin A.V., Bernard M., Feuillet C. Fat element – a new marker for chromosome and genome analysis in the Triticeae. Chrom. Res. 2010;18(6):697-709.
- Kerber E.R., Dyck P.L. Transfer to hexaploid wheat of linked genes for adult – plant leaf rust and seedling stem rust resistance from an amphiploid of *Aegilops speltoides* × *Triticum monococcum*. Genome. 1990;33:530-537.
- Labuschagne M.T., Pretorius Z.A., Grobbelaar B. The influence of leaf rust resistance genes *Lr29*, *Lr34*, *Lr35* and *Lr37* on bread making quality in wheat. Euphytica. 2002;124:65-70.
- Mago R., Verlin D., Zhang P., Bansal U., Bariana H., Jin Y., Ellis J., Hoxha S., Dundas I. Development of wheat-*Aegilops speltoides* recombinants and simple PCR-based markers for Sr32 and a new stem rust resistance gene on the 2S#1 chromosome. Theor. Appl. Genet. 2013 Dec;126(12):2943-55. Doi: 10.1007/s00122-013-2184-8. Epub 2013 Aug 30
- McIntosh R.A., Yamazaki Y., Dubcovsky J., Roger J., Morris C., Appels R., Xia X.C. Catalogue of Gene Symbols for Wheat. Proc. of the 12th Intern. Wheat Genetics Symp., 8–13 September 2013 Yokohama, Japan.
- Pradhan G.P., Prasad P.V.V., Fritz A.K., Kirkham M.B., Gill B.S. High temperature tolerance in *Aegilops* species and its potential transfer to wheat. Crop Sci. 2012;52:292-304.
- Roelfs A.P., Singh R.P., Saari E.E. Rust Diseases of Wheat. Concepts and Methods of Disease Management. Mexico, 1992. DF: CIMMYT.
- Schneider A., Molnar I., Molnar-Lang M. Utilization of *Aegilops* (goat-grass) species to widen the genetic diversity of cultivated wheat. Euphytica. 2008;163:1-19.
- Sibikееv S.N., Krupnov V.A., Voronina S.A., Elesin V.A. First report of leaf rust pathotypes virulent to highly effective *Lr*- genes transferred from *Agropyron* species to bread wheat. Plant Breeding. 1996;115:276-278.
- Singh R.P., Huerta-Espino J.H., Jin Y., Herrera-Foessel S., Njau P., Wan-yera R., Ward R.W. Current resistance sources and breeding strategies to mitigate Ug99 threat. Proc. of the 11th Intern. Wheat Genetics Symp., Brisbane, QLD, Australia. 2008.