

ГЕНЕТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ *TRITICUM AESTIVUM* L. ПО УСТОЙЧИВОСТИ К *BLUMERIA GRAMINIS* DC. F. SP. *TRITICI* GOLOVIN

Т.В. Лебедева

Всероссийский научно-исследовательский институт растениеводства им. Н.И. Вавилова,
Санкт-Петербург, Россия, e-mail: nosovam@mail.ru

Проанализированы 887 образцов мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) коллекции ВИР по устойчивости к популяции мучнисторосяного гриба *Blumeria graminis* f. sp. *tritici* Golovin с генами авирулентности к *Pm12 Pm16*. Среди 355 яровых форм обнаружено 17 устойчивых и 13 умеренно восприимчивых образцов. Дана характеристика генетического разнообразия видов пшеницы и ржи как источников эффективных генов устойчивости к заболению.

Ключевые слова: мягкая пшеница, устойчивость, мучнистая роса, биоразнообразие.

Мягкая пшеница (*Triticum aestivum* L.) – одна из самых важных зерновых культур, однако ее производство лимитировано биотическими и абиотическими стрессами. Мучнистая роса пшеницы, вызываемая грибом *Blumeria graminis* f. sp. *tritici* Golovin, является вредоносной в районах России с влажным климатом. Заболевание способно в короткий промежуток времени охватить значительные площади, вызывая стабильные эпифитотии. Вредоносность мучнисторосяного гриба выражается в изменении ассимиляционной поверхности листьев, снижении их фотосинтетической активности. У сильно пораженных растений изменяется ход физиологических процессов: возрастает потеря воды, резко увеличивается дыхание, в связи с чем существенно уменьшается количество углеводов, поступающих в точки роста и зерновки. По этим причинам у пшеницы замедляется интенсивность роста стеблей, ослабевает способность к кущению, снижается абсолютный вес зерновок, уменьшается озерненность колосьев.

Важным средством борьбы с болезнями растений является выведение устойчивых к патогенам сортов сельскохозяйственных культур. К сожалению, устойчивость ограничена во времени из-за появления биотипов гриба с новой вирулентностью, способных захватить большие

площади посевов злаковых культур. Поэтому постоянный поиск новых эффективных генов устойчивости к болезням и внедрение их в перспективные сорта являются необходимыми этапами селекции.

С помощью генетических и фитопатологических тестов у *T. aestivum* описаны 34 локуса, которые ответственны за устойчивость к этому заболеванию (Hysing *et al.*, 2007; Yao *et al.*, 2007). Некоторые локусы – сложные: *Pm1* включает 5, *Pm3* – 7, *Pm5* – 5, *Pm8* – 2 аллеля (Zhou *et al.*, 2005). Изученные гены, определяющие устойчивость мягкой пшеницы к заболению, – доминантные, за исключением рецессивных генов *Pm5*, *Pm9* и *Pm26*. Гены устойчивости *Pm1a*, *Pm3a*, *Pm3b*, *Pm3c*, *Pm3d*, *Pm3e*, *Pm3f*, *Pm3g*, *Pm5b*, *Pm5c*, *Pm5d*, *Pm9*, *Pm24*, *Pm28* принадлежат собственно геному мягкой пшеницы. Более половины генов устойчивости привнесены в геном мягкой пшеницы от родственных ей видов и родов. Источником генов *Pm1b* и *Pm1c* явился диплоидный вид *T. monococcum* L., *Pm25* привнесен от *T. boeoticum* Boiss., *PmU* от *T. urartu* Thum. От тетраплоидных видов пшеницы трансгрессированы гены *Pm3d* (*T. durum* Desf.), *Pm16*, *Pm26*, *Pm30* (*T. diccoides* Körn.), *Pm4a*, *Pm5a* (*T. dicoccum* Schübl.), *Pm6*, *Pm27* (*T. timopheevii* Zhuk.), *Pm4b* (*T. carthlicum*

Nevski), *Pm1d* (*T. spelta* L.). Очень перспективным источником эффективных генов *Pm* являются эгилопсы. Вид *Aegilops speltoides* Tausch явился донором гена *Pm12*, *Ae. tauschii* Coss. – *Pm19*, *Pm33*, *Pm34*, *Pm35*, *Ae. longissima* Schweinf. et Musehl. – *Pm13*, *Ae. ovata* – *Pm29*. От *Haynaldia villosa* (L.) Schur. передан ген *Pm21*.

В прошлом веке бурное развитие цитогенетических исследований пшенично-ржаных гибридов, создание тритикале и гибридизация их с мягкой пшеницей привели к появлению большого числа форм пшеничного типа с устойчивостью к мучнистой росе, переданной от ржи (Ригин, Лебедева, 1990; Лебедева, 2005). Идентифицированы гены, контролирующие устойчивость от *S. cereale*: *Pm7*, *Pm8* и *Pm20* (Hsam, Zeller, 2002; Miranda *et al.*, 2006, 2007).

Результатом широкого использования ограниченного числа *Pm*-генов явилось преобладание в популяциях гриба *B. graminis* f. sp. *tritici* клонов с вирулентностью к генам *Pm1a*, *Pm2*, *Pm3a – d*, *Pm4a – b*, *Pm5*, *Pm6*, *Pm8*, *Pm9*.

По литературным сведениям сорта мягкой пшеницы Финляндии преимущественно защищает ген *Pm4b*, в устойчивых сортах Дании преобладают *Pm5* и *Pm6*. Селекционеры Швеции эффективно используют гены устойчивости *Pm1a*, *Pm2*, *Pm4b*, *Pm5*, *Pm6*, *Pm8*, *Pm9*, Норвегии – *Pm4b*, *Pm5*. В устойчивом к мучнистой росе сорimente Китая встречаются гены *Pm2*, *Pm4a*, *Pm4b*, *Pm5*, *Pm6*, *Pm8* (Husing *et al.*, 2007).

В связи с вышеизложенным мы попытались оценить генетическое разнообразие мягкой пшеницы по устойчивости к мучнистой росе и выделить наследственные варианты с эффективными генами в условиях России. С этой целью было исследовано 355 яровых и 532 озимых различных по происхождению образцов этого вида коллекции ВИР.

Оценку заболевания растений проводили при искусственном заражении проростков популяцией гриба *B. graminis* f. sp. *tritici* согласно методическим указанием (Кривченко и др., 1980). Выращивание растений и инкубирование гриба на них проводили на светоустановке при 12 ч со светом и температурой 16 °С; 12 ч без света и температурой 13 °С. 7-дневные проростки заражали путем стряхивания конидий с сильно пораженных мучнистой росой

растений мягкой пшеницы. Через 7 дней после инокуляции определяли степень поражения первого листа, используя качественную шкалу Майнса и Дитца (Mains, Dietz, 1930). Растения с поражением 0 и 1 балл относили к классу устойчивых, с поражением 3 и 4 балла – к классу восприимчивых.

Инокулюмом являлась популяция гриба, собранная с восприимчивых растений пшеницы, выращиваемых в поле в условиях Северо-Запада европейской части России и в теплице. Популяцию гриба анализировали с использованием изогенных и тест-линий (табл. 1).

Как следует из данных табл. 1, устойчивыми к этому инокулюму были тест-линии Wembley 14.31 (*Pm12* от *Ae. speltoides*) и BR93N (*Pm16* от *T. dicoccoides*). Остальные линии были поражены на 3 и 4 балла.

В этом эксперименте среди исследованных озимых форм пшеницы устойчивым оказался образец к-62396 Mac Nair 1587 (США) – балл 1; умеренно устойчивыми (балл 2) – образцы из США: к-59329 TAM 107, к-59341 Centura, к-62377 KS90 WGRC10, к-63934 KS93476; из России: к-60065 Зернокормовая 169, к-57208 Кубань 83, к-58747 Кубань 101. Остальные исследованные 524 образца озимой пшеницы оказались восприимчивыми к мучнистой росе.

Анализ устойчивости к мучнистой росе яровых форм мягкой пшеницы выявил следующие группы фенотипов.

Иммунные (балл 0): сорта России – к-64649 Лютесценс 13, к-64656 485ae5, к-64110 Юго-Восточная 2, к-64111 Юго-Восточная 4; образцы Чехии – к-64277 Aranka; Швеции – к-64433 SW Vals, к-64434 SW Milljet, к-64436 SW Variett, к-64435 SW Estrad.

Устойчивые (балл 1): сорта России – к-64657 Лютесценс 393 ae 9-1, к-64101 Воронежская 10; ЮАР – к-64138 SST-25, Сирии – 64141 Cham 6; Австралии – к-64211 Excalibur, к-64212 Angas, к-64214 Cascades.

Умеренно устойчивые (балл 2): образцы России – к-64120 Харьковская 22, к-64643 Тулайковская 100; Австралии – к-64130 Warigal 85-062, к-64131 RAC 610, к-64208 Jarralinka; Пакистана – к-64145 Niab 542; Непала – к-64244 LGP120Ar (WG); Аргентины – к-64259 Buck Fogan; Швеции – к-52309 Kadett, к-52798 Varvete 11691, к-64707 Zebra; Германии – к-63474 Devon;

Таблица 1

Реакция тест-сортов и линий пшеницы на заражение популяцией *B. graminis* f. sp. *tritici* Северо-Запада России

| Сорт/линия (проростки) | <i>Pm</i> гены | Балл | Сорт/линия (проростки) | <i>Pm</i> гены | Балл |
|------------------------|----------------|------|---------------------------|----------------|------|
| Axminster / 8Cc | <i>Pm1a</i> | 4 | Norin 26 | <i>Pm10+15</i> | 4 |
| Ulka / 8Cc | <i>Pm2</i> | 4 | Wembley 14.31 | <i>Pm12</i> | 0 |
| Asosan / 8Cc | <i>Pm3a</i> | 4 | BRG 3N | <i>Pm16</i> | 0 |
| Chul / 8Cc | <i>Pm3b</i> | 3 | Amigo | <i>Pm17</i> | 3 |
| Sonora / 8Cc | <i>Pm3c</i> | 4 | XX186 | <i>Pm19</i> | 4 |
| Khapli / 8Cc | <i>Pm4a</i> | 4 | к-62165, BR-34 | x | 3 |
| Armada | <i>Pm4b</i> | 4 | к-64656, 485ae5 | <i>Pm12</i> | 0 |
| Hope | <i>Pm5</i> | 4 | к-64649, Лютеценс 13 | <i>PmKu</i> | 0 |
| Tr114 / 2 Starke | <i>Pm6</i> | 4 | к-64433, SW Vals | x | 0 |
| Transec | <i>Pm7</i> | 4 | к-64434, SW milljet | x | 0 |
| Disponent | <i>Pm8</i> | 4 | к-64435, SW Estrad | x | 0 |
| Normandie | <i>Pm1+2+9</i> | 3 | к-64436, SW Variett | x | 1 |
| Penjamo 62 | <i>Pm10</i> | 4 | к-64657, Лютеценс 393ae91 | <i>PmCp</i> | 1 |

Италии – к-63478 Quattro. Остальные изученные сорта и образцы яровой пшеницы в фазе проростков обладали высокой восприимчивостью к популяции мучнисторосяного гриба.

Необходимо отметить, что в родословной линии 485ae5 (к-64656, Россия) присутствует сорт Wembley 1431, устойчивость которого обусловлена геном *Pm12* от *Ae. speltooides*. В генотип устойчивого сорта Лютеценс 13 (к-64649) введен ген *PmKu* от *T. spelta* ssp. *kuckuckianum*. Невосприимчивость к мучнистой росе Лютеценс 393ae 9-1 (к-64657) контролируется рецессивным геном *PmCp* (Шевченко, 1993; Сюков 2003). Устойчивость к мучнисторосяному грибу анализируемых сортов (балл 0 и 1) сохранялась в течение всего онтогенеза растений.

Линия из Бразилии BR-34 (к-62165), которая сохраняла устойчивость в течение ряда лет, была скрещена с восприимчивым образцом Кзыл-Бас (к-44279). Расщепление в F₂ на устойчивые (275) и восприимчивые (78) проростки указывает на наличие одного доминантного гена резистентности у BR-34 ($\chi_{3;1} = 1,59$). Обнаружение нами клона гриба с генами авирулентности *Pm12* и *Pm16*, поразившего линию BR-34 на 3 балла, указывает на различие факторов устойчивости к *B. graminis* f. sp. *tritici* *PmX* (BR-34), *Pm12* и *Pm16* (Lebedeva, Zuev, 2008).

Большое число генов мягкой пшеницы, определяющих устойчивость к мучнистой росе, происходят от родственных ей видов и родов. Нами была выявлена изменчивость между видами пшеницы и ржи по реакции на заражение этой болезнью растений в фазе проростков. Как оказалось, все виды пшеницы, за исключением *T. turgidum* L., являются перспективными источниками эффективных генов устойчивости к болезни. Высокоустойчивые образцы у видов *T. dicoccum* (Schrank) Schuebl., *T. carthlicum* Nevski, *T. aethiopicum* Jakubz. выявлены в пределах от 15 до 18 %. Такие виды обладали сравнительно большим количеством умеренно устойчивых форм (до 25 %). Среди 812 исследованных образцов *T. aestivum* 5,6 % устойчивых и 9,3 % умеренно устойчивых форм (Лебедева, 1994).

Более подробно нами исследован генетический потенциал вида *T. monococcum* L. по устойчивости к *B. graminis* f. sp. *tritici*. Путем гибридологического анализа и использования тест-клонов среди 102 образцов коллекции ВИР выявлен значительный полиморфизм по этому признаку. Определены образцы с 1 или 2 доминантными или рецессивными генами устойчивости. Выделены группы образцов с одинаковыми генами устойчивости (Лебедева, Пеша, 2006).

Таблица 2

Расщепление по устойчивости к мучнистой росе в фазе проростков гибридов F₂ от скрещивания устойчивых образцов *T. dicoccum* с восприимчивым к-15840

| Комбинация скрещивания | Соотношение устойчивых и восприимчивых растений | χ^2 | |
|------------------------|---|----------|-------|
| | | 3 : 1 | 1 : 3 |
| к-417 × к-15840 | 102 : 26 | 1,5 | – |
| к-7514 × - “ - | 129 : 41 | 0,07 | – |
| к-10456 × - “ - | 204 : 79 | 1,28 | – |
| к-12133 × - “ - | 246 : 71 | 1,15 | – |
| к-19577 × - “ - | 21 : 85 | – | 1,52 |
| к-18774 × - “ - | 33 : 108 | – | 0,25 |
| к-45926 × - “ - | 24 : 78 | – | 0,12 |

Дифференциация по реакции на заражение грибом найдена у вида *T. dicoccum*. 422 образца вида заразили клоном гриба, авирулентным к генам *Pm3d*, *Pm4b*, *Pm6*, *Pm12* и *Pm16*; 15,6 % образцов оказались устойчивыми к этому инокулюму. Устойчивые образцы *T. dicoccum* разного происхождения скрестили с восприимчивой формой к-15840 из Марокко. Проростки F₂ гибридов анализировали на 7-й день после инокуляции данным клоном (табл. 2).

Таким образом, обнаружен доминантный аллель *Pm*, контролирующей устойчивость образцов к-417 (Оренбургская обл.), к-7514 (Свердловская обл.), к-10456 (Татарстан) и к-12133 (Болгария). Непоражаемость болезнью к-18774 (Беларусь) и к-45926 (Армения) обусловлена рецессивными аллелями генов *Pm*.

В селекционной работе используются значительно меньше генов *Pm*, так как факторы устойчивости, интрогрессированные в геном мягкой пшеницы, имеют разные эффективность и продолжительность защиты растений от поражения грибом. Оказалось, что гриб преодолевает устойчивость сортов с чужеродными генами так же легко, как и устойчивость, обусловленную генами от близкородственных видов пшениц. Изучение чужеродной генетической изменчивости представляет не только теоретический, но и практический интерес для селекции как направление поиска новых эффективных генов устойчивости и улучшения пшеницы. Анализ закономерностей наследования невосприимчивости к болезни на уровне вида, механизма передачи чужеродных генов и их

взаимодействия с генотипом мягкой пшеницы имеет непосредственное значение для создания иммунных сортов мягкой пшеницы.

Литература

- Кривченко В.И., Суханбердина Э.Х., Вершинина В.А., Лебедева Т.В. Методические указания. Изучение устойчивости злаковых культур к мучнистой росе. Л: ВИР, 1980. 55 с.
- Лебедева Т.В. Генетика устойчивости пшеницы к мучнистой росе // Генетика. 1994. Т. 30. № 10. С. 1343–13511.
- Лебедева Т.В. Генетика устойчивости пшеницы к мучнистой росе // Идентифицированный генофонд растений и селекция / Под ред. Б.В. Ригина, Е.И. Гаевской. СПб: ВИР, 2005. С. 527–543.
- Лебедева Т.В., Пеуша Х.О. Генетический контроль устойчивости пшеницы *Triticum monoccum* L. к мучнистой росе // Генетика. 2006. Т. 42. № 1. С. 1–7.
- Ригин Б.В., Лебедева Т.В. Взаимодействие генов пшеницы и ржи в контроле устойчивости к мучнистой росе // Сб. науч. трудов по прикл. ботан., генет. и селекции. 1990. Т. 132. С. 60–64.
- Сюков В.В. Генетические аспекты селекции яровой мягкой пшеницы в Среднем Поволжье: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Саратов, 2003. 52 с.
- Шевченко С.Н. Создание устойчивого к мучнистой росе селекционного материала яровой мягкой пшеницы в условиях среднего Поволжья: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. СПб: ВИР, 1993. 15 с.
- Hsam S.L.K., Zeller F.J. Breeding for powdery mildew resistance in common wheat (*Triticum aestivum* L.) // The Powdery mildews. A comprehensive treatise / Ed. R.R. Bélanger, W.R. Bushnell, A.J. Dik, T.L.W. Carver. Minnesota: APSpress, 2002. P. 219–238.

- Hysing S.-C., Merker A., Liljeroth A. *et al.* Powdery mildew resistance in 155 Nordic bread wheat cultivars and landraces // *Hereditas*. 2007. V. 144. P. 102–119.
- Lebedeva T.V., Zuev E.V. Genetic diversity of *Triticum aestivum* L. on powdery mildew resistance (*Blumeria graminis* DC. f. sp. *tritici* Golovin) // The Sixth Intern. Conf. on bioinformatics of genome regulation and structure. BGRS. 2008. Novosibirsk, Russia. June 22–28, 2008. Novosibirsk, 2008. P. 139.
- Mains E.B., Dietz S.M. Physiologic form of barley mildew *Erysiphe graminis* DC // *Phytopath.* 1930. V. 20. № 3. P. 229–239.
- Miranda L.V., Murphy J.P., Marshall D., Leath S. *Pm34*: new powdery mildew resistance gene transferred from *Aegilops tauschii* Coss. to common wheat (*Triticum aestivum* L.) // *Theor. Appl. Genet.* 2006. V. 113. P. 1497–1504.
- Miranda L.V., Murphy J.P., Marshall D. *et al.* Chromosomal location of *Pm35*, a novel *Aegilops tauschii* derived powdery mildew resistance gene introgressed into common wheat (*Triticum aestivum* L.) // *Theor. Appl. Genet.* 2007. V. 114. P. 1451–1456.
- Yao G., Zhang J., Yang L. *et al.* Genetic mapping of two powdery mildew resistance genes in einkorn (*Triticum monococcum* L.) accessions // *Theor. Appl. Genet.* 2007. V. 114. № 2. P. 351–358.
- Zhou R., Zhu Z., Kong X. *et al.* Development of wheat near-isogenic lines for powdery mildew resistance // *Theor. Appl. Genet.* 2005. V. 110. P. 640–648.

GENETIC DIVERSITY OF COMMON WHEAT *TRITICUM AESTIVUM* L. FOR RESISTANCE TO *BLUMERIA GRAMINIS* DC. F. SP. *TRITICI* GOLOVIN

T.V. Lebedeva

Vavilov All-Russian Research Institute of Plant Industry, St.-Petersburg, Russia,
e-mail: nosovam@mail.ru

Summary

887 wheat accessions from the collection of Vavilov All-Russian Research Institute of Plant Industry were analysed for powdery mildew resistance. Seedlings of 532 winter and 355 spring wheat varieties were inoculated with *Blumeria graminis* f. sp. *tritici* Golovin population with avirulence genes *Pm12* and *Pm16*. Among spring wheat set 17 resistant and 13 moderately resistant varieties have been found. Genetical diversity of wheat and rye species as a source of powdery mildew resistance genes was discussed.