

Джерела стійкості проти збудника бурої іржі та їх використання у процесі створення сортів пшениці м'якої

Г. М. Ковалишина, Ю. М. Дмитренко*

Національний університет біоресурсів і природокористування України, вул. Героїв Оборони, 15, м. Київ, 03041, Україна, *e-mail: u.dmitrenko@i.ua

Мета. Серед описаних у фаховій літературі ідентифікованих генів стійкості проти збудника бурої іржі виділити чужорідні, інтрогресовані у вид *Triticum aestivum* L. джерела, встановити їх походження та перспективи використання в селекційній практиці. **Результати.** Пшениця озима м'яка як основна зернова культура належить до групи рослин, яких найдавніше вирощують у контрольованих умовах. Протягом періоду вегетації вона зазнає згубного впливу збудників хвороб, тому пошук джерел стійкості проти них є першочерговим завданням селекції. Бурої іржі – одна з найпоширеніших і шкодочинних хвороб пшениці. Вона призводить до значних втрат урожаю та погіршення якості зерна. Популяція збудника *Puccinia recondita* вирізняється неабиякою адаптивною здатністю. Висока варіабельність вірулентності гриба призводить до накопичення патотипів, здатних долати гени стійкості пшениці. Найбільш екологічно безпечним методом контролювання захворювання є створення стійких сортів. Ефективність селекції на стійкість проти бурої іржі можна покращити, використовуючи різні *Lr*-гени стійкості. На цей час у геному пшениці та її родичів ідентифіковано й охарактеризовано за хромосомною локалізацією та ефективністю понад 90 (*Lr*) генів стійкості проти цього збудника. Виявлено, що майже всі ефективні на території України гени стійкості проти збудника бурої іржі, окрім *Lr10* та *Lr23*, є чужорідними, перенесеними в *Triticum aestivum* від інших видів: *Aegilops speltoides* – гени *Lr28*, *Lr35*, *Lr36*, *Lr47*, *Lr51*, *Lr66*; *Aegilops tauschii* – *Lr1*, *Lr21*, *Lr22a*, *Lr32*, *Lr39*, *Lr42*; *Triticum timopheevii* – *Lr18* та *Lr50*; *Thinopyrum elongatum* – *Lr19*, *Lr29*, *Lr24*; *Secale cereale* – *Lr25*, *Lr26* та *Lr45*; *Aegilops umbellulata* – *Lr9*, *Lr76*; *Triticum spelta* – *Lr44*, *Lr65*, *Lr71*; *Triticum dicoccoides* – *Lr53*, *Lr64*; *Aegilops triuncialis* – *Lr58*, *LrTr*; *Tr. timopheevii* spp. *viticulosum* – *LrTt1*; *Aegilops ventricosa* – *Lr37*; *Aegilops kotschyi* – *Lr54*; *Elymus trachycaulis* – *Lr55*; *Aegilops sharonensis* – *Lr56*; *Aegilops geniculata* – *Lr57*; *Aegilops peregrina* – *Lr59*; *Triticum turgidum* – *Lr61*; *Aegilops neglecta* – *Lr62*; *Triticum monococcum* – *Lr63*. **Висновки.** Залучення до схрещувань культурних та диких видів родичів пшениці дасть змогу отримати неоднорідний за стійкістю проти збудника бурої іржі селекційний матеріал.

Ключові слова: пшениця м'яка озима, гени стійкості, *Lr*-гени, збудник бурої іржі, генофонд, джерело стійкості.

Вступ

В умовах інтенсивного землеробства хвороби і шкідники є обмежувальним чинником збільшення врожаю. Небезпечною хворобою для пшениці озимої є іржа, яку ще Пліній вважав «найстрашнішим бичем хлібів». Іржа пшениці має три види: бурої (*Puccinia recondita* f. sp. *tritici* Rob. ex. Desm.), стеблова (*Puccinia graminis* f. sp. *tritici* Eriks. & E.Henn) та жовта (*Puccinia striiformis* West.). Найпоширенішою є бурої іржі, яка уражує пшеницю майже повсюдно [1].

Одним з основних способів попередження втрат урожаю й захисту рослин від патогена є селекція на імунітет. Селекція на стійкість проти іржастих хвороб є дуже складним процесом. Суть її визначається, насамперед, взаємовпливом двох живих систем: рослини-господаря та патогена («ген-на-ген»).

Впровадження у виробництво стійких сортів неминує призведе до виникнення нових рас паразита, а отже, й до швидкої втрати стійкості.

В Україні наукові дослідження з вивчення генетичних ознак стійкості проти збудника бурої іржі активно розгорнулися наприкінці 70-х – на початку 80-х рр. ХХ ст. Найбільших успіхів досягнуто в Миронівському інституті пшениці імені В. М. Ремесла (Новохатка В. Г., Борисенко О. М., Ковалишина Г. М.), Селекційно-генетичному інституті – Національному центрі насінництва та сортознавства (Бабаянц О. В., Бабаянц Л. Т.), Інституті захисту рослин НААН України (Лісовий М. П., Лісова Г. М., Созінов О. О., Козуб Н. О., Карелов А. В.) та Інституті рослинництва імені В. Я. Юр'єва НААН України (Петренко В. П.).

Наразі ідентифіковано понад 200 рас і значну кількість біотипів збудника *Puccinia recondita*. Патоген гетерогенний за вірулентністю й агресивністю. На півдні України, за дослідженнями О. В. Бабаянц [2], ідентифіковано 57 рас, серед яких домінують раси 77

Hanna Kovalyshyna
<http://orcid.org/0000-0002-2715-7679>
Yuliia Dmytrenko
<http://orcid.org/0000-0002-3942-9125>

та 144. За роки досліджень середня частота їх виявлення становила 37 та 44% відповідно. Їх виявляли щороку, тоді як решту рас (1, 2, 4, 6, 12, 13, 15, 21, 25, 26, 28, 37, 39, 40, 42, 45, 48, 52, 53, 56, 57, 59, 61, 62, 86, 108, 109, 114, 117, 122, 123, 125, 129, 130, 140, 141, 149, 150, 151, 167, 184, 189, 192, 206, 222, НР3, НР7, НР8, НР9, НР10, НР11, НР12, НР13, НР14, НР15) – лише в деякі роки. Найбільшу кількість монопустульних ізолятів і вірулентність до носіїв *Lr*-генів мають раси 77, 144, 62, 114, 129. За даними Г. М. Лісової [3], у Лісостепу України основу місцевої популяції збудника бурої іржі пшениці становлять раси 6, 61, 62, 77, 123, 144, 149, 161, 163, 192, X-4, X-57, X-68 (виділяють у дослідженнях щороку) і 1, 2, 92, 157, 167, 176, X-6, X-10, X-34, X-57, X-69 (виділено протягом трьох років досліджень). Постійно з'являються нові, агресивніші раси, які долають генетичні системи стійкості рослин, тобто відомі гени стійкості втрачають ефективність.

Успішна селекція рослин, стійких проти хвороб, має спиратися на фундаментальні знання про генетичну природу стійкості рослини-господаря та вірулентності патогенів.

Існуючі стратегії селекції на стійкість в Україні переважно обмежуються інформацією щодо невеликої кількості генів стійкості, яких у той чи інший спосіб (переважно гібридизацією носіїв-сортів, ліній тощо) залучають до селекційного процесу з метою отримання потомства, стійкого проти хвороб. Тому важливою є інформація про зразки-носії нових, не вивчених раніше генів стійкості проти бурої іржі.

Мета роботи – серед описаних у фаховій літературі ідентифікованих генів стійкості проти збудника бурої іржі виділити чужорідні, інтрогресовані у вид *Triticum aestivum* джерела, встановити їх походження та перспективи використання.

Результати досліджень

У геномі пшениці та її родичів ідентифіковано й охарактеризовано за хромосомною локалізацією й ефективністю понад 90 (*Lr*) генів стійкості проти збудника бурої іржі [4], інформація про які щорічно збирається McIntosh R. A. та ін. і публікується в Каталогі генних символів пшениці [5–16].

Більшість генів стійкості проти збудників іржі, визначених у культурних сортів пшениць, походять від їхніх дикорослих родичів. Так, за інформацією, наведеною в каталогах генних символів, близько половини відомих генів стійкості проти бурої іржі – чужорідні,

інтрогресовані у вид *Triticum aestivum* від різних видів пшениці, егілопсу, пирію та ін. [5–17]. Таблиця містить дані про гени стійкості, перенесені до геному пшениці м'якої озимої від диких та культурних чужорідних видів, їх хромосомну локалізацію, групи зчеплення, з якими вони успадковуються, а також гексаплоїдні зразки та ізогенні лінії-носії досліджуваних генів.

Гени *Lr40*, *Lr41* і *Lr43* видалені з каталогу генних символів, тому що гени *Lr40* та *Lr41* – це синоніми генів *Lr21* та *Lr39*, а ген *Lr43* – комбінація генів *Lr21* і *Lr39*.

За результатами досліджень, ефективними джерелами генів стійкості проти збудника бурої іржі є такі родичі пшениці:

- *Aegilops speltoides* – гени *Lr28*, *Lr35*, *Lr36*, *Lr47*, *Lr51*, *Lr66*;
- *Aegilops tauschii* – *Lr1*, *Lr21*, *Lr22a*, *Lr32*, *Lr39*, *Lr42*;
- *Triticum timopheevii* – *Lr18* та *Lr50*;
- *Thinopyrum elongatum* – *Lr19*, *Lr29*, *Lr24*;
- *Secale cereale* – *Lr25*, *Lr26* та *Lr45*;
- *Aegilops umbellulata* – *Lr9*, *Lr76*;
- *Triticum spelta* – *Lr44*, *Lr65*, *Lr71*;
- *Triticum dicoccoides* – *Lr53*, *Lr64*;
- *Aegilops triuncialis* – *Lr58*, *LrTr*;
- *Tr. timopheevii* spp. *viticulosum* – *LrTt1*;
- *Aegilops ventricosa* – *Lr37*;
- *Aegilops kotschyi* – *Lr54*;
- *Elymus trachycaulis* – *Lr55*;
- *Aegilops sharonensis* – *Lr56*;
- *Aegilops geniculata* – *Lr57*;
- *Aegilops peregrine* – *Lr59*;
- *Triticum turgidum* – *Lr61*;
- *Aegilops neglecta* – *Lr62*;
- *Triticum monococcum* – *Lr63*.

За результатами досліджень О. В. Бабаянц [2], в Україні ідентифіковано нові високо-ефективні гени стійкості проти місцевих рас збудника бурої іржі від *Aegilops cylindrical* – *LrAc1*, *LrAc2*, *Triticum erebuni* – *LrTe1*, *LrTe2* та від амфідиплоїда *Ad4* (*Triticum dicoccoides* × *Triticum tauschii*) – гени *LrAd1* і *LrAd2*.

За даними вітчизняних дослідників, високий ефект у контролюванні збудника бурої іржі на території України дають гени *Lr9*, *Lr19*, *Lr37*, *Lr42* + *Lr24*, *Lr43* (*Lr21* + *Lr39*) + *Lr24*, *Lr9* + *Lr26*, *Lr10* + *Lr24* [19], *Lr23*, *Lr24*, *Lr25*, *Lr28*, *Lr35*, *Lr36*, *Lr41*, *Lr42* [3]. Гени вірулентності проти *Lr9*, *Lr19*, *LrAc1*, *LrAc2*, *LrTe1*, *LrTe2*, *LrAd1*, *LrAd2* виявляються нечасто, або ж вони відсутні [2]. Усі ефективні гени стійкості, окрім *Lr10* та *Lr23*, є чужорідними, перенесеними в *Triticum aestivum* від інших видів.

Перелік відомих генів стійкості проти хвороб пшениці постійно поповнюється, однак

Відомі гени стійкості проти бурі і ржі пшениці

№ п/п	Lr-ген	Вид, з якого перенесено	Хромосомна локалізація	Зразки-носії генів стійкості	Примітка
1	Lr1	<i>Aegilops tauschii</i> Coss. ¹	1B	'Line 87E03-S2B1', 'Centenario', 'Chicora S', 'Daws', 'Dirkwin', 'Glenlea', '9H37', 'Hyslop', 'Luke', 'Malakoff', 'McDermid', 'Mexico 120', 'Newton', 'Norco', 'Shabati Sonora', 'Sonora 64', 'Tarsa', 'Uruguay', 'Walliday'	
2	Lr9	<i>Ae. umbellulata</i> Zhuk.	6BL	'Transfer', 'Abe', 'Arthur 71', 'McNair 2203', 'Clemson 201', 'McNair 701', 'PI 468940', 'Riley 67', 'Sullivan'	
3	Lr18	<i>Triticum timopheevii</i> Zhuk. ²	5BL	'Africa 43', 'Red Egyptian PI 170925', 'Red Egyptian PI 17016-2c', 'Sabikei 12', 'Timvera', 'Timvera Derivative', 'FTF'	
4	Lr19	<i>Thinopyrum elongatum</i> ³	7DL	'Dobrynya', 'Ekada 6', 'L503', 'L505', 'L513', 'Mutant 28', 'Samsar', 'Sunan', 'Volgouralskaya'	Usually associated with Sr25
5	Lr21 (син. Lr40)	<i>Ae. tauschii</i> var. <i>meyeri</i> ¹	1DS	'RL 5406', 'Lovitt', 'McKenzie', 'WGRc2', 'WGRc7'	
6	Lr22a	<i>Ae. squarrosa</i> var. <i>strangulata</i> Eig ¹	2DS	'RL 5404', 'RL6044'	APR*
7	Lr24 (син. LrAg)	<i>Th. elongatum</i> ³	3DL	'Cody', 'Cutter', 'McCormick', 'Ogallala', 'Osage', 'Payne', 'Wanken', 'Amigo', 'Teewon'	Always present with Sr24
8	Lr25	<i>Secale cereale</i> L.	4BS	'Transec', 'Transfed'	Always present with Pm7, Lr25, closely linked with Lr48
9	Lr26	<i>Secale cereale</i> L.	1BL	'Petkus', 'AGS 2000', 'Bacanora 88', 'Cougar', 'Pioneer 26R61', 'GR876', 'Tris', 'Sabina'	Derivatives of Petkus rye – Yr9 & Sr31, Pm8
10	Lr28	<i>Ae. speltoides</i> Tausch	4AL	'C-77-1', 'CS 2A/2M 4/2', 'CS 2D/2M 3/8'	
11	Lr29	<i>Th. elongatum</i> ³	7DS	'CS7D-Ag#11', 'RL6080'	
12	Lr32	<i>Ae. tauschii</i> ¹	3DS	'RL6086', 'RL 5713', 'BW196'	
13	Lr35	<i>Ae. speltoides</i>	2B	'RL 5711'	APR*
14	Lr36	<i>Ae. speltoides</i>	6BS	'Line 2-9-2', 'Line E84018'	
15	Lr37	<i>Ae. ventricosa</i> Tausch	2AS	'Madsen', 'Rendezvous', 'VPM1', 'Hyak', 'VPM1 derivatives', 'Mx12', 'Mx22'	Recessive, always present with Sr38 and Yr17
16	Lr38	<i>Th. intermedium</i> ⁴	1DL/2AL/3DS/5AS/6DL	'T25', 'W49' = 'T33', 'T4', 'T24', 'T7', '7A1#2(7D)', '7A1#2(7A)', 'RL6097'	
17	Lr39 (син. Lr41)	<i>Ae. tauschii</i> ¹	2DS	'Fuller', 'KS90WGRc10', 'Overley', 'Postrack', 'TA4186', 'Thunderbolt'	
18	Lr42	<i>Tr. tauschii</i> ¹	1D	'AR93005', 'Fannin'	
19	Lr44	<i>Tr. spelta</i> L.	1BL	'Tr. spelta 7831', 'Tr. spelta 7839', 'RL 6147'	
20	Lr45	<i>Secale cereale</i>	2AS	'ST-1', 'RL6144'	
21	Lr47	<i>Ae. speltoides</i>	7AS	'Bionta 2004', 'Pavon derivative PI 603918', 'CI 17882', 'CI 17884', 'CI 17885', 'KS', '90H450'	
22	Lr50	<i>Tr. armeniacum</i> ²	2BL	'KS96WGRc36', 'U2657', 'U3067', 'U3193'	
23	Lr51	<i>Ae. speltoides</i>	1BL	'T1'	
24	Lr53 (Lr58)	<i>Tr. dicoccoides</i> (Körn. ex Asch. & Graebn.) Schweinf.	6BS	'98M71' = 'AUS 91388'	

Продовження таблиці

№ п/п	Lr-ген	Вид, з якого перенесено	Хромосомна локалізація	Зразки-носії генів стійкості	Примітка
25	Lr54	<i>Ae. kotschyi</i> Boiss.	2DL	'S14'	
26	Lr55	<i>Elymus trachycaulis</i> Gould	1B	'KS04WGR45'	
27	Lr56 (LrS12)	<i>Aegilops sharonensis</i> Eig	6A	'Line 0352'	
28	Lr57	<i>Ae. geniculata</i> Roth	5 DS	'TA5602', 'TA5603'	Completely linked with Yr40
29	Lr58	<i>Ae. triuncialis</i> L.	2BL	'TA5605'	
30	Lr59	<i>Ae. peregrina</i> (Hack.) Maire & Weiller	1AS	'Line 0306'	
31	Lr61	<i>Tr. turgidum</i> L.	6BS	'Guayacan 2', 'Guayacan INIA'	
32	Lr62	<i>Ae. neglecta</i> Req. ex Bertol.	6A	'03M119-71A'	Associated with Yr42
33	Lr63	<i>Tr. monococcum</i> L.	3AS	'TMR5-J14-12-24', 'RL 6137'	
34	Lr64	<i>Tr. dicoccoides</i>	6AL	'RL 6149'	
35	Lr 65 (LrAlt)	<i>Tr. spelta</i>	2AS	'Selection ARK'	Lr65 was estimated to be about 10 cM from Lr17
36	Lr 66 (LrS13)	<i>Ae. speltooides</i>	3A	'Line 07M127-3'	
37	Lr71 (LrAK12c)	<i>Tr. spelta</i>	1B	'LrARK12c' = <i>Tr. spelta</i> Altgold Rotkorn selection	
38	Lr76 (LrUmb)	<i>Ae. umbellulata</i>	5DS	'TL 393-4'	
39	Lr7m	<i>Tr. monococcum</i>	6A		
40	Lr7r	<i>Ae. triuncialis</i>		<i>Ae. triuncialis</i> derivatives, 'WL711 BC2F5'	
41	Lr7t1	<i>Tr. timopheevii</i> spp. <i>viticulosum</i>	2A	'Line 842'	Recessive

* APR – adult plant resistance – расоноспецифична стійкість, що проявляється тільки в дорослому стані рослини.

Аналізуючи види, які за каталогами генних символів є різними джерелами генів стійкості, ми використали дані The Plant List [18] і об'єднали їх за синонімами назв:

1 – *Aegilops tauschii* Coss. = *Ae. tauschii* var. *meyeri* (Griseb.) Tzvelev = *Ae. squarrosa* var. *strangulata* = *Triticum tauschii* (Coss.) Schmalh.

2 – *Triticum timopheevii* Zhuk. = *Triticum armeniacum* (Jakubz.) Makush.

3 – *Thinopyrum elongatum* (Host) D.R.Dewey = *Elymus elongatus* (Host) Runemark.

4 – *Elymus hispidus* (Opiz) Melderis = *Thinopyrum intermedium* (Host) Barkworth & D.R.Dewey = *Triticum intermedium* Host.

їх залучення вітчизняними селекціонерами для створення стійких сортів обмежується через недостатню інформацію про наявність таких генів у сортах чи лініях, які використовують у селекційному процесі. Аналіз вітчизняних наукових досліджень виявив, що близько половини відомих генів стійкості в Україні не вивчали, а отже, не відомі ефективність їх і перспективи включення в селекційні дослідження. Це гени *Lr17b*, *Lr38*, *Lr44* – *Lr77*, *LrBi16*, *LrFun*, *LrGam6* та ін.

Високоєфективним і широко використовуваним методом отримання нових стійких сортів у світовій селекції є залучення до схрещувань культурних і диких видів родичів пшениці. У разі залучення у віддалені схрещування видів рослин необхідно враховувати: 1) ступінь філогенетичного споріднення між видами; 2) дані про особливості прояву ознак у цих видів.

За повідомленням Л. О. Паршиної [20], споріднені види з пшеницею м'якою *Tr. aestivum* ($2n = 6x = 42$, *BBAADD*) на основі їх таксономічної належності та геномної конституції поділяють на три групи генних пулів (генофондів): первинний, вторинний і третинний. У цих групах види розподілено залежно від ступеня близькості їхніх геномів до геному пшениці м'якої.

До первинного генофонду відносять види пшениці, геноми яких мають спільне походження з геномами пшениці м'якої. Тетраплоїдні види: пшениця тверда *Triticum durum* ($2n = 4x = 28$, *BBAА*) і *Tr. turgidum* ($2n = 4x = 28$, *BBAА*), а також диплоїдні види: донори А геному – *Tr. monococcum* (включаючи *var. urartu* і *var. boeoticum*) і D геному – *Aegilops squarrosa*. Пшениця м'яка і представники первинного генофонду добре схрещуються. У результаті кон'югації між гомологічними хромосомами пшениці м'якої і цих видів відбувається рекомбінація, що зумовлює перенесення чужорідних генів у геном пшениці м'якої. Наступний відбір 42-хромосомних рослин на тлі стресових чинників дає змогу виділяти потрібні генотипи.

Завдяки використанню первинного генофонду в геном пшениці м'якої було перенесено значну кількість генів, що контролюють стійкість рослин проти стресових чинників і прояв господарсько-цінних ознак. Підтвердженням цього є шість генів стійкості, перенесених від *Tr. tauschii* (*Ae. squarrosa*), а також ряд генів стійкості проти стеблової та жовтої іржі, борошнистої роси, септоріозу.

До вторинного генофонду належать близькі до пшениці м'якої поліплоїдні види родів *Triticum* і *Aegilops*, в яких є спільний з нею

геном або геном, близький за походженням до геному пшениці. Наприклад, геном *A^t Tr. timopheevii* ($2n = 28$, *A^tAGG*), близький за походженням до геному А пшениці. *Tr. timopheevii*, є джерелом двох генів стійкості проти збудника бурої іржі, а також борошнистої роси та стеблової іржі. Крім того, у вторинний генофонд включено тритикале – *Triticale* ($2n = 56$, *AABBDDRR* і $2n = 42$, *AABRRR*), що мають спільні з пшеницею м'якою геноми.

Третинний генофонд представлений видами, філогенетично віддаленими від пшениці м'якої. Це роди триби Triticeae: жито – *Secale* L., ячмінь – *Hordeum* L., пирій – *Elytrigia* Desv. (= *Agropyron* Gaertn.; = *Thinopyrum*) та ін. Гібридизація м'якої пшениці з представниками цього генофонду певною мірою ускладнюється через дію механізмів несумісності, що потребує застосування методів їх подолання. Прогамної несумісності, що виявляється в період проростання пилкових трубок після запилення, уникають обробкою квіток розчинами фітогормонів. Ембріональної несумісності, зумовленої раннім відмиранням гібридних зародків, уникають культивуванням їх на штучних живильних середовищах.

Кон'югації між хромосомами пшениці м'якої і хромосомами видів, що входять у третинний генофонд, не відбувається. Однак можливе заміщення між гомеологічними хромосомами пшениці та хромосомами цих видів, або утворення пшенично-чужорідних транслокацій (однієї хромосоми з плечей гомеологічних хромосом різних видів).

Транслоковані хромосоми утворюються в самозапилених нащадків генотипів, у яких у моносомному стані знаходяться одна хромосома пшениці і одна хромосома жита. У мейозі ці хромосоми представлені у вигляді уніваленти. Під час розходження хромосом від екватора до полюсів у них відбуваються розриви по центромері, що призводить до утворення окремих плечей хромосом. Із з'єднанням по центромері окремих плечей хромосом пшениці та жита утворюються транслоковані хромосоми [21].

Найвідомішою є пшенично-житня транслокація короткого плеча житньої хромосоми *1R* на довге плече пшеничної хромосоми *1B* [22]. Близько 650 сортів м'якої пшениці, вирощуваних у різних країнах світу, несуть пшенично-житню транслокацію *1BL/1RS*. Поширення сортів із цією транслокацією зумовлено тим, що на короткому плечі хромосоми жита *1RS* локалізований комплекс генів, відповідальних за стійкість проти грибних патогенів: бурої іржі (*Lr26*), стебло-

вої (*Sr31*) та жовтої іржі (*Yr9*) і борошнистої роси (*Pm8*). Прикладом успішного практичного використання заміщених і транслокованих форм пшениці є гібридизації пшениці м'якої з *Tr. timopheevii*, *Ae. speltoides* і різними видами пирію для отримання генів, що контролюють стійкість проти раси стеблової іржі *Ug99* (Уганда 99).

Висновки

У геномі пшениці та її родичів уже ідентифіковано та охарактеризовано за хромосомною локалізацією й ефективністю понад 90 (*Lr*) генів стійкості проти збудника бурої іржі. Виявлено, що майже всі ефективні на території України гени стійкості проти збудника бурої іржі, окрім *Lr10* та *Lr23*, є чужорідними, перенесеними в *Triticum aestivum* від інших видів: *Aegilops speltoides* – гени *Lr28*, *Lr35*, *Lr36*, *Lr47*, *Lr51*, *Lr66*; *Aegilops tauschii* – *Lr1*, *Lr21*, *Lr22a*, *Lr32*, *Lr39*, *Lr42*; *Triticum timopheevii* – *Lr18* та *Lr50*; *Thinopyrum elongatum* – *Lr19*, *Lr29*, *Lr24*; *Secale cereale* – *Lr25*, *Lr26* та *Lr45*; *Aegilops umbellulata* – *Lr9*, *Lr76*; *Triticum spelta* – *Lr44*, *Lr65*, *Lr71*; *Triticum dicoccoides* – *Lr53*, *Lr 64*; *Aegilops triuncialis* – *Lr58*, *LrTr*; *Tr. timopheevii* spp. *viticulosum* – *LrTt1*; *Aegilops ventricosa* – *Lr37*; *Aegilops kotschyii* – *Lr54*; *Elymus trachycaulis* – *Lr55*; *Aegilops sharonensis* – *Lr56*; *Aegilops geniculata* – *Lr57*; *Aegilops peregrina* – *Lr59*; *Triticum turgidum* – *Lr61*; *Aegilops neglecta* – *Lr62*; *Triticum monococcum* – *Lr63*.

Залучення до схрещувань культурних і диких видів родичів пшениці дасть змогу отримати селекційний матеріал, неоднорідний за стійкістю проти збудника бурої іржі.

Використана література

- Горленко М. В. Краткий курс иммунитета растений к инфекционным болезням. Изд. 3-е, испр. и доп. Москва : Высшая школа, 1973. 366 с.
- Бабаянц О. В. Імунологічна характеристика рослинних ресурсів пшениці та обґрунтування генетичного захисту від збудників хвороб грибної етіології у Степу України : автореф. дис. ... д-ра біол. наук : спец. 06.01.11 «Фітопатологія» / Нац. ун-т біоресурсів і природокористування України. Київ, 2011. 50 с.
- Лісова Г. М. Експресія генів стійкості пшениці до збудника бурої іржі в умовах Лісостепу України в 2000–2010 рр. *Захист і карантин рослин* : міжвід. темат. наук. зб. Київ, 2012. Вип. 58. С. 97–106.
- Ковалишина Г. М., Дмитренко Ю. М. Джерела стійкості проти збудника бурої іржі пшениці. *Професор С. Л. Франкфурт (1866–1954) – видатний вчений-агробіолог, один із дієвих організаторів академічної науки в Україні (до 150-річчя від дня народження)* : матер. Міжнар. наук.-практ. конф. (м. Київ, 18 листоп. 2016 р.). Київ : Наш формат, 2016. Ч. 1. С. 64–66.
- McIntosh R. A., Devos K. M., Dubcovsky J., Rogers W. J. Catalogue of gene symbols for wheat: 2004 Supplement. URL: <https://shigen.nig.ac.jp/wheat/komugi/genes/macgene/supplement2004.html>
- McIntosh R. A., Devos K. M., Dubcovsky J. et al. Catalogue of gene symbols for wheat: 2005 Supplement. URL: <https://shigen.nig.ac.jp/wheat/komugi/genes/macgene/supplement2005.pdf>
- McIntosh R. A., Devos K. M., Dubcovsky J. et al. Catalogue of gene symbols for wheat: 2006 Supplement. URL: <https://shigen.nig.ac.jp/wheat/komugi/genes/macgene/supplement2006.pdf>
- McIntosh R. A., Devos K. M., Dubcovsky J. et al. Catalogue of gene symbols for wheat: 2007 Supplement. URL: <https://shigen.nig.ac.jp/wheat/komugi/genes/macgene/supplement2007.pdf>
- McIntosh R. A., Devos K. M., Dubcovsky J. et al. Catalogue of gene symbols for wheat: 2008 Supplement. URL: <https://shigen.nig.ac.jp/wheat/komugi/genes/macgene/supplement2008.pdf>
- McIntosh R. A., Dubcovsky J., Rogers W. J. et al. Catalogue of gene symbols for wheat: 2009 Supplement. URL: <https://shigen.nig.ac.jp/wheat/komugi/genes/macgene/supplement2009.pdf>
- McIntosh R. A., Dubcovsky J., Rogers W. J. et al. Catalogue of gene symbols for wheat: 2010 Supplement. URL: <https://shigen.nig.ac.jp/wheat/komugi/genes/macgene/supplement2010.pdf>
- McIntosh R. A., Dubcovsky J., Rogers W. J. et al. Catalogue of gene symbols for wheat: 2011 Supplement. URL: <https://shigen.nig.ac.jp/wheat/komugi/genes/macgene/supplement2011.pdf>
- McIntosh R. A., Dubcovsky J., Rogers W. J. et al. Catalogue of gene symbols for wheat: 2012 Supplement. URL: <https://shigen.nig.ac.jp/wheat/komugi/genes/macgene/supplement2012.pdf>
- McIntosh R. A., Dubcovsky J., Rogers W. J. et al. Catalogue of gene symbols for wheat: 2013–2014 Supplement. URL: <https://shigen.nig.ac.jp/wheat/komugi/genes/macgene/supplement2013.pdf>
- McIntosh R. A., Dubcovsky J., Rogers W. J. et al. Catalogue of gene symbols for wheat: 2015–2016 Supplement. URL: <https://shigen.nig.ac.jp/wheat/komugi/genes/macgene/supplement2015.pdf>
- McIntosh R. A., Dubcovsky J., Rogers W. J. et al. Catalogue of gene symbols for wheat: 2017 Supplement. URL: <https://shigen.nig.ac.jp/wheat/komugi/genes/macgene/supplement2017.pdf>
- Wheat Leaf Rust Resistance Genes: Source, Genome Location, Low Infection Type and Tester Lines / United States Department of Agriculture. URL: <https://www.ars.usda.gov/ARUserFiles/50620500/Resistancegenes/Lrgene.xls>
- The Plant List. URL: <http://www.theplantlist.org>
- Ковалишина Г. М. Генетичне різноманіття сортів пшениці озимої за стійкістю проти бурої іржі. *Захист і карантин рослин* : міжвід. темат. наук. зб. Київ, 2013. Вип. 59. С. 137–146.
- Першина Л. А. Хромосомная инженерия растений – направление биотехнологии. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2014. Т. 18, № 1. С. 138–146.
- Щапова А. И., Кравцова Л. А. Цитогенетика пшенично-рожжанных гибридов. Новосибирск : Наука, 1990. 219 с.
- Давоян Р. О., Бебякина И. В., Давоян О. Р. и др. Синтетические формы как основа для сохранения и использования генофонда диких сородичей мягкой пшеницы. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2012. Т. 16. № 1. С. 44–51.

References

- Gorlenko, M. V. (1973). *Kratkiy kurs immuniteta rasteniy k infektsionnym boleznyam* [Short course of plant immunity to infectious diseases]. (3rd ed., rev.). Moscow: Vysshaya shkola. [in Russian]
- Babaiants, O. V. (2011). *Imunologichna kharakterystyka roslinnykh resursiv pshenytsi ta obgruntuvannia henetychnoho zakhystu vid zbudnykiv khvorob hrybnoi etiologii u Stepu Ukrainy* [Immunological characteristics of wheat plant resources and substantiation of genetic protection against pathogens of fungal aetiology in the Steppe region of Ukraine] (Extended Abstract

- of Dr. Agric. Sci. Diss.). National University of Life and Environmental Sciences of Ukraine, Kyiv, Ukraine. [in Ukrainian]
3. Lisova, H. M. (2012). Expression of wheat resistance genes to the brown rust pathogen in the conditions of the Forest-Steppe zone of Ukraine in 2000–2010. *Zahist i karantin roslin* [Protection and Plant Quarantine], 58, 97–106. [in Ukrainian]
 4. Kovalyshyna, H. M., & Dmytrenko, Yu. M. (2016). Sources of resistance to brown rust pathogen of wheat. In *Profesor S. L. Frankfurt (1866–1954) – vydatnyi vcheni-ahrobioloh, odyz iz diievykh orhanizatoriv akademichnoi nauky v Ukraini (do 150-richchia vid dnia narodzhennia): mater. Mizhnar. nauk.-prakt. konf.* [Professor S. L. Frankfurt (1866–1954) – outstanding scientist-agrobiologist, one of the effective organizers of academic science in Ukraine: abstract of Int. Applied Research Conf.] (Vol. 1, pp. 64–66). Nov. 18, 2016, Kyiv, Ukraine. [in Ukrainian]
 5. McIntosh, R. A., Devos, K. M., Dubcovsky, J., & Rogers, W. J. (2004). *Catalogue of gene symbols for wheat: 2004 Supplement*. Retrieved from <https://shigen.nig.ac.jp/wheat/komugi/genes/macgene/supplement2004.html>
 6. McIntosh, R. A., Devos, K. M., Dubcovsky, J., Rogers, W. J., Morris, C. F., Appels, R., & Anderson, O. D. (2005). *Catalogue of gene symbols for wheat: 2005 Supplement*. Retrieved from <https://shigen.nig.ac.jp/wheat/komugi/genes/macgene/supplement2005.pdf>
 7. McIntosh, R. A., Devos, K. M., Dubcovsky, J., Rogers, W. J., Morris, C. F., Appels, R., & Anderson, O. D. (2006). *Catalogue of gene symbols for wheat: 2006 Supplement*. Retrieved from <https://shigen.nig.ac.jp/wheat/komugi/genes/macgene/supplement2006.pdf>
 8. McIntosh, R. A., Devos, K. M., Dubcovsky, J., Rogers, W. J., Morris, C. F., Appels, R., Somers, D. J., & Anderson, O. D. (2007). *Catalogue of gene symbols for wheat: 2007 Supplement*. Retrieved from <https://shigen.nig.ac.jp/wheat/komugi/genes/macgene/supplement2007.pdf>
 9. McIntosh, R. A., Devos, K. M., Dubcovsky, J., Rogers, W. J., Morris, C. F., Appels, R., Somers, D. J., & Anderson, O. D. (2008). *Catalogue of gene symbols for wheat: 2008 Supplement*. Retrieved from <https://shigen.nig.ac.jp/wheat/komugi/genes/macgene/supplement2008.pdf>
 10. McIntosh, R. A., Dubcovsky, J., Rogers, W. J., Morris, C. F., Appels, R., & Xia, X. C. (2009). *Catalogue of gene symbols for wheat: 2009 Supplement*. Retrieved from <https://shigen.nig.ac.jp/wheat/komugi/genes/macgene/supplement2009.pdf>
 11. McIntosh, R. A., Dubcovsky, J., Rogers, W. J., Morris, C. F., Appels, R., & Xia, X. C. (2010). *Catalogue Catalogue of gene symbols for wheat: 2010 Supplement*. Retrieved from <https://shigen.nig.ac.jp/wheat/komugi/genes/macgene/supplement2010.pdf>
 12. McIntosh, R. A., Dubcovsky, J., Rogers, W. J., Morris, C. F., Appels, R., & Xia, X. C. (2011). *Catalogue Catalogue of gene symbols for wheat: 2011 Supplement*. Retrieved from <https://shigen.nig.ac.jp/wheat/komugi/genes/macgene/supplement2011.pdf>
 13. McIntosh, R. A., Dubcovsky, J., Rogers, W. J., Morris, C. F., Appels, R., & Xia, X. C. (2012). *Catalogue Catalogue of gene symbols for wheat: 2012 Supplement*. Retrieved from <https://shigen.nig.ac.jp/wheat/komugi/genes/macgene/supplement2012.pdf>
 14. McIntosh, R. A., Dubcovsky, J., Rogers, W. J., Morris, C. F., Appels, R., & Xia, X. C. (2014). *Catalogue Catalogue of gene symbols for wheat: 2013–2014 Supplement*. Retrieved from <https://shigen.nig.ac.jp/wheat/komugi/genes/macgene/supplement2013.pdf>
 15. McIntosh, R. A., Dubcovsky, J., Rogers, W. J., Morris, C. F., Appels, R., & Xia, X. C. (2016). *Catalogue Catalogue of gene symbols for wheat: 2015–2016 Supplement*. Retrieved from <https://shigen.nig.ac.jp/wheat/komugi/genes/macgene/supplement2015.pdf>
 16. McIntosh, R. A., Dubcovsky, J., Rogers, W. J., Morris, C., Appels, R., & Xia, X. C. (2017). *Catalogue Catalogue of gene symbols for wheat: 2017 Supplement*. Retrieved from <https://shigen.nig.ac.jp/wheat/komugi/genes/macgene/supplement2017.pdf>
 17. *Wheat Leaf Rust Resistance Genes: Source, Genome Location, Low Infection Type and Tester Lines* / United States Department of Agriculture. Retrieved from <https://www.ars.usda.gov/ARSUserFiles/50620500/Resistancegenes/Lrgene.xls>
 18. *The Plant List*. Retrieved from <http://www.theplantlist.org>
 19. Kovalyshyna, H. M. (2013). Genetic diversity of winter wheat varieties for resistance to brown rust. *Zahist i karantin roslin* [Protection and Plant Quarantine], 59, 137–146. [in Ukrainian]
 20. Pershyna, L. A. (2014). Chromosom engineering of plants – biotechnology direction. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selekcii* [Vavilov Journal of Genetics and Breeding], 18(1), 138–146. [in Russian]
 21. Shchapova, A. I., & Kravtsova, L. A. (1990). *Tsitogenetika pshe-nichno-rzhanyih gibridov* [Cytogenetics of wheat-rye hybrids]. Novosibirsk: Nauka. [in Russian]
 22. Davoyan R. O., Bebyakina I. V., Davoyan O. R., Zinchenko, A. N., Davoyan, E. R., Kravchenko, A. M., & Zubanova, Y. S. (2012). Use of synthetic forms as a basis for the preservation and use of the gene pool of wild common wheat relatives. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selekcii* [Vavilov Journal of Genetics and Breeding], 16(1), 44–51. [in Russian]

УДК 575.827:632.4:633.11

Ковалышина А. Н., Дмитренко Ю. М.* Источники устойчивости к возбудителю бурой ржавчины и их использование в создании сортов пшеницы мягкой // *Plant Varieties Studying and Protection*. 2017. Т. 13, № 4. С. 379–386. <https://doi.org/10.21498/2518-1017.13.4.2017.117742>

*Национальный университет биоресурсов и природопользования Украины, ул. Героев Оборона, 15, г. Киев, 03041, Украина, *e-mail: u.dmitrenko@i.ua*

Цель. Среди описанных в специальной литературе идентифицированных генов устойчивости к возбудителю бурой ржавчины, выделить чужеродные, интрогрессированные в вид *Triticum aestivum* L. источники, установить их происхождение и перспективы использования в селекционной практике. **Результаты.** Пшеница озимая мягкая как основная зерновая культура относится к группе растений, которые очень давно выращивают в контролируемых условиях. На протяжении периода вегетации она ощущает пагубное влияние возбудителя болезней, поэтому поиск источников устойчивости к ним является первоочередной задачей селекции. Бурая ржавчина – одна из самых рас-

пространенных и вредоносных болезней пшеницы. Она приводит к значительным потерям урожая и ухудшению качества зерна. Популяция возбудителя *Puccinia recondita* отличается высокой адаптационной способностью. Высокая вариабельность вирулентности гриба приводит к накоплению патотипов, способных подавлять гены устойчивости пшеницы. Наиболее экологически безопасным методом контролирования заболевания является создание устойчивых сортов. Эффективность селекции на устойчивость к бурой ржавчине можно улучшить, используя различные *Lr*-гены устойчивости. На сегодня в геноме пшеницы и ее родственников идентифицирова-

ны и охарактеризованы по хромосомной локализации и эффективности более 90 (*Lr*) генов устойчивости к этому возбудителю. Выявлено, что почти все эффективные на территории Украины гены устойчивости к возбудителю бурой ржавчины, кроме *Lr10* и *Lr23*, являются чужеродными, перенесенными в *Triticum aestivum* от других видов: *Aegilops speltoides* – гены *Lr28, Lr35, Lr36, Lr47, Lr51, Lr66*; *Aegilops tauschii* – *Lr1, Lr21, Lr22a, Lr32, Lr39, Lr42*; *Triticum timopheevii* – *Lr18* и *Lr50*; *Thinopyrum elongatum* – *Lr19, Lr29, Lr24*; *Secale cereale* – *Lr25, Lr26* и *Lr45*; *Aegilops umbellulata* – *Lr9, Lr76*; *Triticum spelta* – *Lr44, Lr65, Lr71*; *Triticum dicoccoides* – *Lr53, Lr 64*; *Aegilops triuncialis* – *Lr58, LrTr*;

Tr. timopheevii spp. *viticulosum* – *LrTt1*; *Aegilops ventricosa* – *Lr37*; *Aegilops kotschy* – *Lr54*; *Elymus trachycaulis* – *Lr55*; *Aegilops sharonensis* – *Lr56*; *Aegilops geniculata* – *Lr57*; *Aegilops peregrine* – *Lr59*; *Triticum turgidum* – *Lr61*; *Aegilops neglecta* – *Lr62*; *Triticum monococcum* – *Lr63*. **Выводы.** Привлечение к скрещиваниям культурных и диких видов родственников пшеницы позволит получить различный по устойчивости к возбудителю бурой ржавчины селекционный материал.

Ключевые слова: пшеница мягкая озимая, гены устойчивости, *Lr*-гены, возбудитель бурой ржавчины, генофонд, источник устойчивости.

UDC 575.827:632.4:633.11

Kovalyshyna, H. M., & Dmytrenko, Yu. M.* (2017). Sources of resistance to brown rust pathogen and their use in the development of soft wheat varieties. *Plant Varieties Studying and Protection*, 13(4), 379–386. <https://doi.org/10.21498/2518-1017.13.4.2017.117742>

*National University of Life and Environmental Sciences of Ukraine, 15 Heroiv Oborony Str., Kyiv, Ukraine, 03041, *e-mail: u.dmitrenko@i.ua*

Purpose. To select alien genes among those identified and described in special literature that are resistant to brown rust and introgressed in *Triticum aestivum* L. sources, determine their origin and prospects of use in breeding practice. **Results.** Soft spring wheat as the basic cereal crop belongs to the group of plants cultivated in controlled conditions for a long time. During the vegetation period it can be adversely affected by pathogens, so the search for sources of resistance to them is a priority task of breeding. Brown rust is one of the most widespread and harmful diseases of wheat. It causes significant yield losses and deterioration of grain quality. The population of the pathogen *Puccinia recondita* is highly adaptive. High variability of the fungus virulence leads to the accumulation of pathogens which can destroy genes of wheat resistance. The most environmentally safe method to control disease is creating resistant varieties. The effectiveness of breeding for resistance to brown rust can be increased by using different *Lr*-genes of resistance. Now in wheat genome and its relatives more than 90 (*Lr*) genes of resistance to brown rust pathogen are identified

and characterized for chromosomal localization and effectiveness. It was found that almost all genes of resistance to brown rust to be effective in Ukraine except *Lr10* and *Lr23* are alien transferred to *Triticum aestivum* from other species: *Aegilops speltoides* – genes *Lr28, Lr35, Lr36, Lr47, Lr51, Lr66*; *Aegilops tauschii* – *Lr1, Lr21, Lr22a, Lr32, Lr39, Lr42*; *Triticum timopheevii* – *Lr18* and *Lr50*; *Thinopyrum elongatum* – *Lr19, Lr29, Lr24*; *Secale cereale* – *Lr25, Lr26* and *Lr45*; *Aegilops umbellulata* – *Lr9, Lr76*; *Triticum spelled* – *Lr44, Lr65, Lr71*; *Triticum dicoccoides* – *Lr53, Lr 64*; *Aegilops triuncialis* – *Lr58, LrTr*; *Tr. timopheevii* spp. *viticulosum* – *LrTt1*; *Aegilops ventricosa* – *Lr37*; *Aegilops kotschy* – *Lr54*; *Elymus trachycaulis* – *Lr55*; *Aegilops sharonensis* – *Lr56*; *Aegilops geniculata* – *Lr57*; *Aegilops peregrine* – *Lr59*; *Triticum turgidum* – *Lr61*; *Aegilops neglecta* – *Lr62*; *Triticum monococcum* – *Lr63*. **Conclusions.** The use of cultivars and wildlife species of wheat relatives in crossing will allow to obtain breeding material to be inhomogenous as for resistance to brown rust pathogen.

Keywords: soft spring wheat, resistance genes, *Lr*-genes, brown rust pathogen, gene pool, source of resistance.

Надійшла / Received 05.10.2017
Погоджено до друку / Accepted 16.11.2017