

**ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ НАУЧНОЕ
УЧРЕЖДЕНИЕ
СИБИРСКИЙ НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ИНСТИТУТ
СЕЛЬСКОГО ХОЗЯЙСТВА**

На правах рукописи

КОРЕНЮК Екатерина Андреевна

**Исходный материал для селекции яровой мягкой пшеницы с
устойчивостью к бурой ржавчине
в условиях Омского Прииртышья**

Специальность 06.01.05 – селекция и семеноводство сельскохозяйственных
растений

Диссертация на соискание учёной степени кандидата сельскохозяйственных наук

**Научный руководитель
канд.биол.наук с.н.с.
Мешкова Л. В.**

Омск – 2015

Содержание

ВВЕДЕНИЕ	3
1. Теоретические основы селекции на иммунитет к бурой ржавчине	7
1.1 Биология возбудителя бурой ржавчины пшеницы	7
1.2 Идентификация расового состава патогена	10
1.3 Вариативность расового состава бурой ржавчины отдельных регионов России	12
1.4 Принципы поиска иммунных форм	13
1.4.1 Теория сопряжённой эволюции паразита и хозяина	14
1.4.2 Типы устойчивости растений к болезням	15
1.4.3 Использование молекулярных технологий в селекции на иммунитет	18
1.5 Источники генов устойчивости	19
1.6 Эффективность Lr-генов в различных регионах мира	26
1.7 Динамика вирулентности патотипов возбудителя бурой ржавчины	31
1.8 Международное сотрудничество по поиску доноров генов устойчивости	36
2. Условия, объекты и методика проведения исследований	40
2.1 Агроклиматическая характеристика южной лесостепи Омской области	40
2.2 Метеорологические условия в годы опытов	41
2.3 Объекты исследований	46
2.4 Методика исследований	48
3. Структура популяции возбудителя бурой ржавчины пшеницы	53
3.1 Вирулентность популяции возбудителя бурой ржавчины пшеницы в Омской области ...	53
3.2 Вирулентность популяции возбудителя бурой ржавчины пшеницы в Омской области и сопредельных регионах	65
3.3 Оценка устойчивости родительских форм и гибридов к тест-клонам	70
3.4 Оценка полевой устойчивости к бурой ржавчине	73
4. Генетический анализ основных хозяйственно-ценных признаков	75
4.1 Период всходы-колошение	78
4.2 Высота растения	81
4.3 Кустистость	83
4.4 Число зёрен главного колоса	89
4.5 Масса зерна главного колоса	92
4.6 Число зёрен растения	96
4.7 Масса зерна растения	98
4.8 Масса 1000 зёрен	100
4.9 Связь между количественными признаками	103
5. Результаты испытаний созданного гибридного материала в селекционных питомниках	107
6. Оценка селекционных линий в лаборатории качества зерна	109
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	110
РЕКОМЕНДАЦИИ ДЛЯ СЕЛЕКЦИОННОЙ ПРАКТИКИ	112
СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ И УСЛОВНЫХ ОБОЗНАЧЕНИЙ	113
СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ	114
ПРИЛОЖЕНИЯ	145

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность темы исследований. Пшеница (*Triticum spp.*) – наиболее распространённая на земном шаре продовольственная культура. Благодаря разностороннему использованию высокопитательного зерна она обеспечивает 20% энергии в рационе человечества [9, 169]. Наиболее значительное место в роде *Triticum* занимает мягкая пшеница – *Triticum aestivum*, доля которой в мировом производстве зерна составляет более 90% [7]. В России яровая мягкая пшеница занимает 2/3 посевных площадей [3], в том числе в Западно-Сибирском регионе – более 6 млн. га: в частности в Омской области – около 1,5 млн. га, что составляет 72,2% от общей площади посева зерновых [173]. Росту урожайности коммерческих сортов препятствуют болезни, от которых Россия ежегодно теряет от 8 до 20 млн. тонн зерна [142]. Наибольший вред наносит бурая ржавчина, массовые вспышки которой отмечаются каждые 4-6 лет из 10 [123]. По данным П.П. Лукьяненко [83], В.А.Чулкиной [186], Ю.Б. Коновалова [70] потери урожая при поражении посевов бурой ржавчиной могут составлять 30%, а в эпифитотийные годы, согласно А.М. Лубнину, С.С. Санину [156], К.М. Степанову и А.Е. Чумакову – 40-70% [81, 154].

В Западной Сибири среди аэрогенных инфекций мягкой пшеницы также наиболее вредоносной и повсеместно распространённой болезнью является бурая ржавчина [129], снижающая урожайность восприимчивых сортов в среднем на 0,5 т/га [189]. Потери от данного патогена в Омской области составляют около 400 тыс. т зерна, в целом по Западной Сибири – 1,5-2 млн. т [190]. Самым экологичным и эффективным методом в борьбе с болезнями, на который ещё в 1935 году указывал Н.И. Вавилов [20], а позднее в 1939 году В.Г. Траншель [157], является внедрение в производство генетически устойчивых сортов, созданных на основе природного иммунитета. Для предотвращения распространения болезни, возделываемые сорта должны различаться по генам устойчивости. Большинство резистентных сортов, выращиваемых в Омской области, были созданы с использованием высокоэффективного гена устойчивости Lr9 [135]. Однако, в

2007 году в Омской области было впервые зафиксировано поражение этих сортов [23, 99]: поиск доноров с генами отличными от Lr9, актуален в наши дни.

Таким образом, учитывая высокую динамичность возбудителя бурой ржавчины пшеницы, для успешной селекции на иммунитет необходимо отслеживать динамику изменения структуры популяции патогена для своевременного выявления в популяции новых вирулентных патотипов. Это даёт представление о генах устойчивости, сохраняющих или утративших резистентность. Создание новых сортов с учётом эффективных генов позволяет обеспечивать стабильные урожаи в условиях эпифитотий.

Цель исследований: создание исходного материала для селекции устойчивых сортов пшеницы с учётом вирулентности возбудителя бурой ржавчины.

Задачи исследований:

1. Изучить структуру популяции бурой ржавчины пшеницы по расовому, генотипическому и патотипическому составам.
2. Провести оценку исходных форм и гибридов яровой мягкой пшеницы на устойчивость к возбудителю бурой ржавчины на стадии проростков и взрослого растения.
3. Изучить генетический контроль устойчивости родительских форм с помощью фитопатологического теста (тест-клонов).
4. Определить комбинационную способность исходных сортов и линий и выявить доноры по основным хозяйственно-ценным признакам в топкроссной схеме скрещиваний.
5. Выделить линии, сочетающие устойчивость к бурой ржавчине с рядом ценных признаков урожайности для дальнейшей селекционной проработки лаборатории селекции яровой мягкой пшеницы.

Научная новизна работы.

– установлено влияние агроклиматических условий на расовый состав патогена: показано снижение расового разнообразия патогена с севера на юг;

- изучена генетическая система контроля устойчивости родительских форм к тест-клонам бурой ржавчины;
- определена комбинационная способность сортов и линий по элементам урожайности, выявлены доноры хозяйственно-ценных признаков;
- создан новый генетически разнообразный материал, сочетающий устойчивость к патогену на стадии проростков и взрослого растения с хозяйственно-ценными признаками.

Основные положения диссертации, выносимые на защиту:

1. Структура популяции бурой ржавчины пшеницы трёх агроклиматических зон Омской области и сопредельных регионов; сходство/ различие спорообразцов Омской и Челябинской областей и Красноярского края.
2. Доноры устойчивости к возбудителю бурой ржавчины пшеницы.
3. Доноры по основным хозяйственно-ценным признакам.
4. Селекционная ценность созданных и прорабатываемых в селекционных питомниках линий, устойчивых к грибным патогенам.

Теоретическая значимость. Определена частота встречаемости патотипов бурой ржавчины пшеницы в монопустульных спорообразцах; показано влияние агроклиматических условий пункта сбора и генотипа растения-хозяина на состав спорообразцов патогена; на основе сходства спорообразцов патогена Омской и Челябинской областей и отсутствия такового с монопустульными изолятами Красноярского края подтверждена возможность заноса инфекции из европейской части РФ в Западную Сибирь.

Практическая значимость.

Созданы линии яровой мягкой пшеницы, сочетающие устойчивость к листовым заболеваниям с высокими показателями хозяйственно-ценных признаков. В настоящее время они проходят испытание в СП-3 лаборатории селекции яровой мягкой пшеницы. Выделен донор устойчивости к бурой ржавчине – Лютесценс 4140.

Апробация результатов. Основные материалы диссертации доложены на заседаниях научно-методических советов СибНИИСХ (2009-2011 гг.); на

международных научно-практических конференциях: г. Волгоград, 13-15 мая 2009 г., г. Горки Республика Беларусь, 25-27 мая, 2011 г., п. Тимирязевский, 28-30 июня 2011 г., Большие Вяземы Московской области 17-21 июля 2012 г., Омск, 2-4 августа 2012 г.

Публикации. По результатам исследований опубликовано 7 работ, из них 3 в рецензируемых журналах, рекомендованных ВАК Минобрнауки РФ.

Личный вклад соискателя. Соискателем получены оригинальные данные по структуре природных популяций бурой ржавчины пшеницы трёх агроклиматических зон Омской области и сопредельных регионов; получен ценный генетически разнообразный гибридный материал; проведена лабораторная и полевая оценка устойчивости родительских форм и гибридов; изучен генетический контроль устойчивости полученных гибридов; определена комбинационная способность исходных родительских форм, проведена статистическая обработка экспериментальных данных.

Объем и структура диссертации. Диссертационная работа изложена на 165 страницах печатного текста. Состоит из введения, 6 глав, выводов, рекомендаций НИИ по селекции на устойчивость и донорам хозяйственно-ценных признаков, 19 приложений. Содержит 47 таблиц, 19 рисунков. Библиографический список включает 286 источников, в том числе 92 на иностранном языке.

Автор выражает глубокую благодарность за помощь в проведении исследований коллективам лабораторий иммунитета растений и селекции яровой мягкой пшеницы СибНИИСХ, научному руководителю – заведующей лабораторией иммунитета кандидату биологических наук, Л.В. Мешковой, ведущему научному сотруднику лаборатории яровой мягкой пшеницы кандидату сельскохозяйственных наук Л.П. Россеевой, кандидату сельскохозяйственных наук доценту В.С. Юсову.

1. Теоретические основы селекции на иммунитет к бурой ржавчине

1.1 Биология возбудителя бурой ржавчины пшеницы

Бурая ржавчина злаков – *Puccinia triticina* в настоящее время является самой распространённой из патогенных болезней не только в Российской Федерации, но и в мире [101]. Патогенность бурой ржавчины проявляется в нарушении физиологических и биохимических процессов. При поражении молодых растений задерживается образование корней и стеблей, вследствие чего растения бывают менее устойчивы к неблагоприятным климатическим факторам. У поражённых ржавчиной растений количество колосьев на одно растение и количество зерновок в колосе уменьшается, зерна низкого качества, легковесны, так как болезнь подавляет процессы синтеза и отложения крахмала, а также протеина в эндосперме. Сильное поражение пшеницы ржавчиной значительно снижает мукомольно-хлебопекарные качества зерна, препятствуя образованию в нем глютеиновых компонентов низкого молекулярного веса, улучшающих хлебопекарные качества муки. Все это сказывается на количестве и качестве урожая [153].

Ржавчина хлебных злаков вызывается грибами из класса Базидиомицеты (*Basidiomycetes*), порядка Ржавчинные (*Uredinales*). Ржавчинные грибы, поражающие хлебные злаки, относятся к семейству *Pucciniaceae*, роду *Puccinia*, имеют сложный цикл развития, включающий 3 стадии: весеннюю (эцидиальную), летнюю (урединиостадию) и зимнюю (телиостадию) [6].

Бурая ржавчина пшеницы поражает листовые пластинки и листовые влагалища растений. Вначале, преимущественно на верхней стороне листьев, появляются рассеянно (иногда кольцеобразно) ржаво-бурые овальные урединиопустулы длиной 1-2 мм и шириной 0,5 мм. На растениях сортов с повышенной реакцией вокруг уредопустул образуются хлоротические и некротические пятна. При сильном поражении растений почти вся листовая пластинка покрывается уредопустулами, что приводит к скручиванию листьев и их быстрому усыханию [6].

Возбудитель листовой ржавчины на территории России зимует, главным образом, в виде урединиомицелия в листьях озимой пшеницы и дикорастущих злаков. Образующиеся рано весной на озимой пшенице урединиоспоры при наличии капельной влаги прорастают и заражают здоровые растения. В период от уборки стерневых остатков пшеницы до появления всходов озимых, развитие и распространение заболевания отмечается на дикорастущих злаках. Их роль, как резерватов и источников распространения инфекции, возрастает в весенний период, так как развитие ржавчины на них начинается на 7 – 10 дней раньше, чем на посевах яровой пшеницы [6].

На развитие ржавчинных грибов, поражающих зерновые культуры, значительно влияют метеорологические факторы, поэтому интенсивность поражения зерновых культур ржавчиной варьирует по регионам, годам и даже в течение одного сезона. Погода оказывает большое влияние на течение латентного периода, на проявление болезни, спорообразование, рассеивание спор и их жизнеспособность.

Распространённость бурой ржавчины зависит от количества выпавших осадков и температурных условий. Возбудитель способен заражать растения только при наличии капельножидкой влаги, поэтому обильные росы способствуют развитию инфекции. Температурные условия влияют на скорость заражения пшеницы урединиоспорами. Их прорастание возможно при широком температурном диапазоне: от 2 до 31°C, оптимальной считается температура 15 - 25°C. При наличии росы растения заражаются при 5°C за 7 ч, а при 15 - 20°C – менее чем за 4 часа. Повышенная температура (более 36°) замедляет развитие возбудителя, уменьшает размер и количество пустул, при 30 - 35° симптомы болезни не проявляются, а пустулы закладываются под эпидермисом и не открываются. Температуру выше 40°C возбудитель может выдерживать не более трёх суток [88, 153, 156].

Таким образом, ведущий фактор эпифитотийного процесса – погодные условия вегетационного периода: соотношение тепла и влаги, которое выражается гидротермическим коэффициентом ($ГТК = (\text{сумма осадков} * 10) / \text{сумма}$

температур). По данным А.Е. Чумакова [187], в европейской части России при ГТК 0,8-1,0 наблюдается депрессия, при ГТК 1,2 - вспышка бурой ржавчины.

В Западной Сибири особенности гидротермического режима (большие суточные и сезонные перепады температур, малое количество и неравномерность осадков) препятствуют перезимовке и накоплению инфекции на озимых и дикорастущих злаках [172]. В этом регионе главную роль в распространении ржавчинных заболеваний играет занос инфекции воздушными массами: ветер разносит споры на различные расстояния от места их образования. При этом, чем ближе источник возбудителя инфекции, тем больше спор оседает на здоровые растения. Жизнеспособные урединиоспоры улавливали даже на высоте более 2000 м [11, 102, 153].

Контакт возбудителя с хозяином обеспечивает заражение и развитие инфекционного процесса в агроклиматических районах, благоприятных для возникновения болезни. Данные Б.Г. Рейтера [131] и В.А. Чулкиной [185] подтверждают, что массовое развитие бурой ржавчины на яровой пшенице в Западной Сибири является следствием заноса уредоспор возбудителя с озимых посевов южных районов европейской части нашей страны. Л.А. Михайлова и Л.Г. Тырышкин [105] считают возможным распространение инфекции бурой ржавчины в Западную Сибирь воздушными потоками из Северного Кавказа. В отдельные годы возможен занос инфекции из Средней Азии [112]. Ржавчина продвигается на северо-восток по мере созревания хлебов. Доказательством заноса инфекции служит регулярное появление в начале развития необычных для региона рас, которые быстро элиминируются из популяции.

Появление первых пустул ржавчины в Западной Сибири обычно отмечается в середине лета. Согласно работам К.Е. Мурашкинского [106], Б.Г. Рейтера [130] и Л.В. Мешковой [98] это характерно и для Омской области. Массовое проявление заболевания происходит в третьей декаде июля и в августе, когда количество осадков увеличивается, а температура понижается. В годы с высоким ГТК именно в этот период наблюдались вспышки бурой ржавчины: при ГТК

июля выше 1,5 создаётся большой запас инфекции и происходит массовое размножение патогена.

1.2 Идентификация расового состава патогена

Возбудитель бурой ржавчины пшеницы – *Puccinia recondita* Roberge Et Desmazieres forma specialis tritici – полный разнохозяйный паразит. В процессе сопряжённой эволюции он специализировался к своим питающим хозяевам – к родам и видам семейств растений [17]. Так, *Puccinia recondita* распадается на ряд специализированных форм: *forma specialis tritici* – на пшенице, *forma specialis avenae* – на овсе и т. д. [157]. Поэтому виды ржавчинных грибов могут развиваться только на ограниченном числе растений хозяев, причём можно отметить ещё более узкую специализацию, когда гриб различно относится к сортам хозяина. В этом случае речь идёт о физиологических расах [19, 157]. Физиологические расы отличаются одна от другой по наличию генов вирулентности или их комбинаций, которые могут быть обнаружены по реакции на растениях-хозяевах. По характеру этих реакций идёт идентификация – установление физиологических рас [15, 17]. Первоначально, при изучении рас в качестве «тестирующих» были отобраны сорта, которые вошли в специальные наборы, называемые сортовыми ключами. Каждый сорт на поражение реагирует своими специфическими реакциями, поэтому сорта, входящие в сортовые ключи, назвали сортами-дифференциаторами (т. е. они дифференцируют расы, биотипы). Впервые в истории фитопатологии наборы сортов-дифференциаторов для ржавчинных грибов, поражающих зерновые культуры, установлены в 20-х годах Э. Стекменом и его последователями. В набор сортовых ключей, как правило, входит 8-9 сортов. Подбираются сорта так, чтобы одинаковые реакции не повторялись. Эти эмпирические наборы признали международными, что позволило выявить географию распространения рас паразитов, установленных по единой методике. Для идентификации рас бурой листовой ржавчины использовали следующие сорта-дифференциаторы: Малакоф, Карина, Бревит, Вебстер, Лорос, Медитерранеан, Хусар и Демократ, предложенные Мейнсоном и

Джексоном в 1926 г. С помощью данного набора, было идентифицировано более 200 рас *Puccinia triticina*.

Со временем обнаружилось, что эмпирические наборы сортов-дифференциаторов не могут выявить генетическое разнообразие патогена, так как не способны охватить всего генетического разнообразия растений-хозяев. Тогда Г.Дж. Грин, а позднее Р.Л. Дик и Д.Дж. Самборский предложили метод изучения расового состава патогена по генетической дифференциации. Сущность метода в том, что в качестве дифференциаторов используются изогенные линии, каждая из которых содержит по одному гену устойчивости, введённому с помощью беккроссов в общую для всех линий генетическую основу универсально чувствительного сорта. При определении рас на генной основе результаты записываются по формуле, предложенной Г.Дж. Грином: вначале пишут эффективные гены устойчивости, через слэш – неэффективные. Чтобы генетическая дифференциация рас ржавчины была полезной для селекции, необходимо создавать генетические дифференциаторы, содержащие гены, эффективные для их биотипов, присутствующих в местных популяциях ржавчины. Для большей эффективности дифференциации рас на генетической основе необходимо по мере обнаружения рас с новым генотипом добавлять все новые гены в состав дифференциаторов [28].

В настоящее время в целях дифференциации клонов по вирулентности для возбудителя бурой ржавчины используют набор изогенных линий, полученных на основе сорта Thatcher. В данную серию входят гены резистентности Lr1, 2a, 2b, 2c, 3a, 3bg, 3ka, 9, 10, 11, 12, 13, 14a, 14b, 14ab, 15, 16, 17, 18, 19, 20, 21, 23, 24, 25, 26, 27+31, 28, 29, 30, 32, 33, 36, 37, 38, 39, 43, 44, 45, 46, 48, 49, 50. Линии были выведены в Канаде скрещиванием сорта Thatcher с различными сортами-источниками генов устойчивости - с последующими 6-7-кратными беккроссами. Анализ вирулентности клонов к изогенным линиям даёт представление о концентрации соответствующих генов вирулентности в популяциях.

При отсутствии изогенных линий, популяции патогенов дифференцируют на наборах сортов-дифференциаторов, добавляя к основному набору

дифференциаторов сорта, интересующие селекционеров как доноры устойчивости. Так, для Западной Сибири используют сорта-дифференциаторы, предложенные Л.А. Михайловой и Л.Г. Тырышкиным [105], которые, по данным гибридологического анализа, содержат гены устойчивости, отличные от генов линий сорта Thatcher [104].

В 1989 году D.L. Long и J.A. Kolmer [241] предложили метод кодирования рас с использованием тест - наборов на основе моногенных линий. В данную систему включены 4 набора изогенных линий: набор №1 составляют изогенные линии Lr1, Lr2a, Lr2c и Lr3; набор №2 – Lr9, Lr16, Lr24, Lr26; набор №3 – Lr3ka, Lr11, Lr17, Lr30; набор №4 – LrB, Lr10, Lr14a, Lr18. Реакция изолятов гриба на каждом из наборов изогенных линий, кодируемая низким (L) или высоким (H) инфекционным типом, имеет буквенное обозначение. Комбинация из 4 соответствующих букв представляет формулу расы [240].

1.3 Вариативность расового состава бурой ржавчины отдельных регионов России

Несмотря на огромное разнообразие физиологических рас бурой ржавчины, в конкретном регионе встречается ограниченное их количество, как правило, от 4 до 10.

А.И. Жемчужина и Е.Д. Коваленко [48], основываясь на наборе, предложенном D.L. Long и J.A. Kolmer, определили, что на территории Центрального региона России чаще встречаются расы – PGTT (12,9 %), RBPT (9,7 %), HDTT (9,7 %) и TBPT (9,7 5); Западно-Сибирского – TBTT (28,5 %), TLPT (17,0 %) и TBPT (15,4 %). Проанализировав расовый состав данных регионов, установили, что в Центральном регионе преобладают расы, вирулентные к Lr1, Lr2c, Lr3a; в Западной Сибири – вирулентные к Lr1, Lr2a, Lr2c, Lr3a. Такое распределение рас, по мнению авторов, объясняется преобладанием в Центральном регионе сортов озимой пшеницы с генами Lr1 и Lr3a, в Западной Сибири – геном Lr2a. Изучив спорообразцы с Омской 29, Омской 32 и Чернява 13 (полученные от В.П. Шаманина в 2010 г.), А.И. Жемчужина и Е.Д. Коваленко

отметили появление в Западно-Сибирском регионе потенциально опасных рас, вирулентных к Lr9 – TLPT, TLTT, TQPT и TQTT.

По данным Л.В. Мешковой и Л.П. Россеевой [98] в западносибирской популяции преобладает 77 раса (доля клонов 94 -100%). Е.А. Орлова и Л.П. Сочалова [117] установили доминирование в новосибирской популяции патогена 77 расы и незначительный процент рас – 20, 122 и 184. В Северо-Кавказском регионе преобладающее положение в 1980-1984 гг. занимала 77, в 1991-1994 – 25, в 1998-2002 гг. – 2, 15,16, 28, 52 расы; 25, 62, 77 и 179 расы проявляют тенденцию к снижению их доли в популяции патогена. Аналогичные данные по составу рас получены в результате анализа расового состава популяции фитопатогена, собранного на территории Краснодарского края. Сравнивая данные расового состава гриба за период с 1998-2002 гг., можно сделать вывод: набор доминирующих рас остался практически прежним: 15, 52, 2, 28. Несколько снизилась доля рас 62 и 179 [26]. По данным СГИ, до 1996 г. в Украине доминировала раса 77. В 1997 - 2002 гг. превалировала раса 144, а в 2003 – 77 раса бурой листовой ржавчины вновь стала основной [79].

В ряде работ показано, что на изменение расового состава популяции патогена оказывает влияние сортосмена [27, 29, 56, 58, 75, 100, 118, 177]. Обычно в начале распространения инфекции ржавчины на посевах нового устойчивого сорта количество её резко уменьшается, но затем происходит отбор более вирулентных рас и биотипов патогена. Появление и быстрое размножение последних может свести на нет достижения селекции. Поэтому постоянное изучение расообразования возбудителей, создание новых сортов, устойчивых к более агрессивным расам имеют первостепенное значение в борьбе против ржавчинных заболеваний.

1.4 Принципы поиска иммунных форм

Создание генетически защищённых от ржавчинных и других болезней сортов требует глубоких знаний о растениях-хозяевах и патогенах, закономерностях их взаимоотношений в зависимости от условий окружающей

среды. Наиболее важно для селекции представление о генетике устойчивости: информация о генах устойчивости, их локализации в хромосомах и взаимодействии, наследовании устойчивости и генетическом контроле различных её типов. Такая информация позволяет объективно составлять программу гибридизации и планировать стратегию селекции на иммунитет.

1.4.1 Теория сопряжённой эволюции паразита и хозяина

Теоретические принципы поиска иммунных форм были сформулированы в 1935 году в работах Н.И. Вавилова [18]. Позднее П.М. Жуковский [51] развил теорию сопряжённой эволюции паразита и хозяина на их совместной родине. Согласно этой теории, центры формирования видов растений одновременно являются и центрами формирования рас их паразитов. В результате сопряжённой эволюции в природе появляются и сохраняются устойчивые формы хозяина, несмотря на то, что паразит образует новые по вирулентности физиологические расы. Поэтому устойчивые виды и формы семенных растений надо искать на их первичной географической родине. Данное положение справедливо и в отношении вторичных центров происхождения культурных растений [16, 51].

Разнообразие генов устойчивости, которые имеются у высших растений в центрах их формирования, различие по генам вирулентности физиологических рас паразита, приспособленных к существованию на конкретных формах растений, свидетельствуют о том, что существует определённое взаимодействие между генами устойчивости у растений и генами вирулентности паразита. От этого взаимодействия зависит: будет ли растение поражаться или останется иммунным. Таким образом, сопряжённая эволюция растений-хозяев и их паразитов на совместной родине приводит к возникновению взаимосвязанных систем: растение-паразит.

Существование взаимодействующих генов у растений и их паразитов экспериментально доказал американский фитопатолог Н.Н. Флор [213], выдвинувший гипотезу «ген на ген». На основе своих исследований Н.Н. Флор сделал вывод о том, что каждому гену устойчивости или восприимчивости

растения-хозяина соответствует определённый комплементарный ген вирулентности или авирулентности паразита. Если аллели генов устойчивости и вирулентности доминантны, то растение устойчиво к болезни. Если же одна из взаимодействующих аллелей или обе из них находятся в гомозиготном рецессивном состоянии, то наблюдается восприимчивость к заболеваниям. Исходя из этого, Н.Н. Флор установил, что гены устойчивости доминантны, а гены вирулентности рецессивны [213].

1.4.2 Типы устойчивости растений к болезням

Устойчивость растений к болезням, в том числе к листовой ржавчине пшеницы, принято определять как специфическую (вертикальную) и неспецифическую (горизонтальную). Разделение на типы устойчивости предложено Ван дер Планком на основании наличия или отсутствия дифференциального взаимодействия расы патогена и генотипа растения-хозяина [283]. Дальнейшие исследования опровергли некоторые положения гипотезы Ван дер Планка. Так, доказано: гены растения и патогена, участвующие в расоспецифических взаимодействиях, могут иметь малый эффект и выражаться количественно; факторы, задерживающие развитие патогена и снижающие степень развития эпифитотий, могут быть как расоспецифическими, так и неспецифическими к расам, а также находиться под моногенным или полигенным контролем; при высокой степени устойчивости (иммунитете) остановка развития патогена происходит на ранних стадиях без проявления признаков поражения. При поражении сорта с набором генов расоспецифической устойчивости полевой популяцией паразита, состоящей из смеси вирулентных и авирулентных рас, проявления болезни вызовут только вирулентные расы, а следы расоспецифического взаимодействия могут быть незаметны невооружённым глазом. В результате устойчивость сорта будет проявляться как снижение числа инфекционных пятен, то есть как типичная горизонтальная устойчивость.

Однако, факты, противоречащие теории Ван дер Планка, не умаляют его заслуг: он первым показал, что сорта могут длительно сохранять устойчивость, сдерживая развитие эпифитотий.

Горизонтальная устойчивость понятие многозначное, поэтому при исследованиях возникали термины, отражающие ту или иную грань этого явления. Так, R. Johnson [227] в 1983 г. предложил определение «длительная устойчивость» (durable resistance), означающее устойчивость, сохраняющуюся эффективной в широко возделываемом сорте в течение долгого периода времени при условиях среды, благоприятных для развития болезни. Длительная устойчивость может детерминироваться моно-, олиго- и полигенами. Термин «толремность» означает способность популяции растений снижать скорость развития эпифитотий. Факторы, сдерживающие развитие эпифитотий, могут быть активными и пассивными и иметь различный генетический контроль.

Таким образом, новые исследования показали, что проявления устойчивости, относимые Ван дер Планком к горизонтальным, могут определяться различными взаимодействиями (расоспецифическими и неспецифическими) и иметь разный генетический контроль. Для селекции необходимы термины, обозначающие долговременную эффективность устойчивости сорта и способность сорта сдерживать развитие эпифитотий. Термин «горизонтальная устойчивость» можно использовать для определения формы устойчивости, сдерживающей развитие патогена и оказывающей умеренное давление на популяцию патогена. Для обозначения взаимодействия растений с расами патогена предпочтительно называть его расоспецифическим (специфическим) или неспецифическим к расам [192].

К настоящему времени сложилось представление о специфической устойчивости как признаке качественном, проявляющемся в виде реакции сверхчувствительности и являющемся результатом взаимодействия гена устойчивости растения и гена авирулентности патогена. Данный вид устойчивости контролируется олигогенами, которые, будучи использованными в коммерческих сортах, быстро теряют эффективность вследствие накопления в

популяции патогена мутаций по комплементарным генам авирулентности [235, 261, 263, 283]. Тем не менее, специфическая устойчивость пшеницы к бурой ржавчине, привлекательна для селекционеров, поскольку она легко передается в скрещиваниях от донора потомству. Селекция пшеницы в странах, где большое внимание уделяется устойчивости к бурой ржавчине (США, Канада, Австралия), в немалой степени базируется на использовании генов специфической устойчивости. При рациональном расходовании запасов генов этого типа она может быть перспективной для использования в защите от болезни [101].

Неспецифическая устойчивость считается количественным признаком; она проявляется в уменьшении числа пустул на единицу листовой поверхности, числа спор в пустуле и увеличении длительности латентного периода; реакции сверхчувствительности не наблюдается [235, 261, 263, 283]. В конечном итоге эта устойчивость проявляется в снижении скорости развития эпифитотии. Предполагается, что она полигенна, детерминирована малыми генами с аддитивным эффектом и сохраняется в течение более длительного времени, чем устойчивость специфическая в силу того, что популяция патогена имеет меньше шансов накопить мутации вирулентности, преодолевающие полигенную устойчивость [101]. Наследуемость неспецифической устойчивости пшеницы к листовой ржавчине оценивается на уровне 0,5-0,9. Это свидетельствует о том, что растения с данным типом устойчивости достаточно легко могут быть отобраны в процессе селекции [198, 199].

Неспецифическая устойчивость, как и любой признак, характеризующий растение, подвержена эволюционным изменениям. По теории П.М. Жуковского [51] устойчивые формы растений чаще возникают в ареале совместной родины патогена и растения-хозяина, там, где темпы изменчивости популяций патогена выше, чем в других регионах распространения хозяина. Вследствие этого на совместной родине отдельные гены специфической устойчивости обесцениваются быстро, и потому особую значимость для выживания вида растения приобретает неспецифическая устойчивость.

1.4.3 Использование молекулярных технологий в селекции на иммунитет

Перспективным также может быть создание сортов пшеницы, сочетающих несколько олигогенов или устойчивость специфическую и неспецифическую [52]. Так, комбинация в одном генотипе генов Lr26 и Lr19 обеспечивает высокую эффективность против листовой ржавчины сортам Омская 37, Омская 38 и Омская 41 [4, 196]. Пирамидирование генов возможно с помощью генетических маркеров (marker assisted selection – MAS breeding programs). К настоящему времени подобраны ДНК-маркеры, сцепленные с генами устойчивости Lr9 [272], Lr 19 [43], Lr24 [204], Lr25 и Lr29 [264], Lr35 [217], Lr39 [265], Lr47 [43]. «Маркер - вспомогательная селекция» активно используется во многих странах мира для переноса генов устойчивости в сорта. В Австралии первая государственная программа по созданию сортов пшеницы с использованием молекулярных технологий начата в 1996 году – National Wheat Molecular Marker Programm. Благодаря использованию молекулярных маркеров Lr-генов в селекции пшеницы в западной части Австралии созданы коммерческие сорта с генами Lr9, Lr19/Sr25, Lr24/Sr24, Lr34/Yr18, Lr46/Yr29 и Lr47. В США проект по внедрению MAS-технологий «Bringing Genomics to Wheat Fields» действует с 2001 года; с 2006 года программа дополнена исследованиями по прикладной геномике пшеницы и переименована в «Wheat-Coordinated Agricultural Project». Благодаря программе в североамериканские сорта пшеницы перенесены гены Lr21, Lr39 (Lr41), Lr47 и Lr37/Yr17/Sr38. В Канаде также используются молекулярные технологии. Примерами использования MAS для создания устойчивых к бурой ржавчине сортов являются – Lr34/Yr18, Sr24/Lr24. В Западной Европе большое внимание уделяется идентификации генов устойчивости к видам ржавчины. Использование молекулярных маркеров Lr-генов позволило создать линии пшеницы с генами Lr1, Lr9, Lr24 и Lr47 во Франции, линии с генами Lr9, Lr24, Lr25, Lr28, Lr29, Lr35, и Lr37 в Венгрии, линии с генами Lr24 и Lr19 в Чехии. В Индии с использованием стратегии

пирамидирования генов созданы линии и сорта, несущие сочетания генов Lr15 и Lr34; Lr19 и Lr24; Lr32 и Lr28; Lr9, Lr24 и Lr28; Lr28 и Lr48; Lr24 и Lr48 [244].

В России в настоящий период также начинают применять молекулярные технологии [43]. Наряду с ними, для пирамидирования генов устойчивости используется отдалённая гибридизация. Так, в лаборатории генетики и цитологии НИИСХ ЦРНЗ (1981-1996 гг.) методом отдалённой гибридизации мягкой пшеницы при облучении пыльцы её сородичей была создана коллекция «Арсенал», содержащая более 200 генотипов мягкой пшеницы с чужеродным генетическим материалом видов *Aegilops speltoides*, *Aegilops triuncialis*, *Triticum kiharae*. Среди образцов коллекции выявлены генотипы с устойчивостью к бурой ржавчине, мучнистой росе, септориозу и другим болезням. Ценность образцов мягкой пшеницы коллекции «Арсенал» состоит в сочетании широкой генетической основы по генам устойчивости к бурой ржавчине (пирамида генов устойчивости) с достаточно высокой продуктивностью колоса и крупнозёрностью, а также качеством зерна. Образец с чужеродным генетическим материалом *T. kiharae* 120/00ⁱ обладает уникальной комбинацией из шести генов устойчивости Lr1, Lr9, Lr10, Lr21, Lr24 и геном устойчивости взрослого растения Lr37. Сочетание ювенильных генов устойчивости Lr27+31 с генами устойчивости взрослого растения Lr12, Lr34 и геном Lr35 в образце 102/00ⁱ обеспечивает длительный иммунитет растению, поскольку для поражения патогену требуется преодолеть устойчивость нескольких генов [59]. В данное время идёт подготовительная работа по изданию образцов коллекции «Арсенал» в виде Каталога [76]. Используя список идентифицированных генов, можно подобрать доноры с эффективными генами Lr для различных регионов России. Это позволит оперативно включать в скрещивания необходимые гены устойчивости при выведении иммунных сортов.

1.5 Источники генов устойчивости

Как отмечено выше, Н.И. Вавилов в 1935 [18, 20], D.R. Knott [231] в 1989 г. указывали, что наиболее выгодным способом защиты растений, позволяющим

снизить потери урожая, является использование сортов, устойчивых к заболеваниям. Однако, возбудители ржавчинных заболеваний отличаются высокими темпами микроэволюционных процессов в популяциях, в результате чего возникают мутации по генам вирулентности и формируются новые физиологические расы, способные преодолевать устойчивость сортов [123]. Это требует постоянного вовлечения в селекцию пшеницы новых доноров резистентных генов [17].

У мягкой пшеницы найдены сорта и эколого-географические группы, которые отличаются комплексным иммунитетом и охватывают огромное разнообразие местных и селекционных сортов. Прежде всего, в этом отношении выделяются пшеницы Китая, среди которых обнаружено большое число местных сортов, обладающих резко выраженным иммунитетом к бурой ржавчине. Сравнительной стойкостью к ржавчине отличаются многие формы Северной Индии. Из европейского материала особый интерес представляют аборигенные сорта, свойственные северной Италии (Ломбардия), южной Франции и Испании.

Поиск доноров генов устойчивости и их идентификация – длительный процесс. Источником многих генов устойчивости к бурой ржавчине является гексаплоидная пшеница *Triticum aestivum*. Гены, приведённые ниже, были идентифицированы в её геноме.

P.L. Dusk совместно с D.J. Samborski [212] впервые идентифицировали: в 1966 году гены Lr12 (локализованный в хромосоме 4BL) [247] и Lr13 (в хромосоме 2BS) [222], в 1968 году – гены Lr16 (в хромосоме 2BS) и Lr17 (в хромосоме 2AS) [210, 211, 270]. Макинтош – в 1967 году [252] – ген Lr14 (в хромосоме 7BL), имеющий две аллели: a, b; в 1968 году [242] – ген Lr15 (в хромосоме 2DS); в 1984 году [275] – ген Lr27 (в хромосоме 3BS), комплементарно взаимодействующий с Lr31. Броудер в 1972г. [257] идентифицировал ген Lr20 (в хромосоме 5AL).

Источником генов устойчивости Lr48 (хромосома 2BS), Lr49 (хромосома 4BL), Lr52 (хромосома 5BS), Lr67 (хромосома 4D) также является *Triticum aestivum* [254].

Огромный запас готовых иммунных форм был выявлен среди пшениц, характеризующихся 28 хромосомами. Эти виды в их развитии приурочены к берегам Средиземного моря, к Закавказью и Малой Азии (твёрдые пшеницы, двузернянки и др.). Особенно выделяется в этом отношении Центральное Закавказье и Дагестан. П.М. Жуковский [51] и Е.Е. Леппик [237] ещё в 70-х годах XX века обозначили Закавказье как ареал центральноазиатского генцентра происхождения пшениц и возбудителя бурой ржавчины. На основании чего, предположили, что нахождение устойчивых форм пшеницы именно здесь наиболее вероятно. Позже, в Западной Грузии, был найден вид пшеницы Тимофеева (*T. timopheevii*), обладающий поразительной устойчивостью ко всем видам ржавчины, включая все разнообразие физиологических рас в пределах этих видов. Выработка иммунитета, вероятно, обусловлена, помимо генетической обособленности, также и тем, что этот вид приурочен к тёплым влажным районам, благоприятным для поражения различными заболеваниями [17, 18, 146].

К настоящему времени из *T. timopheevii* в геном гексаплоидной пшеницы интрогрессированы гены Lr 18, (хромосома 5BL) и Lr50 (хромосома 2BL) [254].

Также иммунны к разным видам ржавчины: *T. durum*, *T. persicum*, *T. turgidum*, ряд географических рас *T. dicoccum* [101]. Из *T. turgidum* – интрогрессирован ген Lr23 (хромосома 2BS) [250]; *T. dicoccoides* – гены Lr53 (хромосома 6BS) и Lr64 (хромосома 6AL); *T. durum* – ген Lr61 (хромосома 6 BS) [254].

В качестве доноров устойчивости следует рассматривать и всю группу пшениц с числом хромосом $2n=14$ (так называемые однозернянки), включающую исключительно стойкие формы и даже в целом характеризующуюся иммунитетом к большинству паразитов пшеницы. Географическая зона их разнообразия приурочена к Закавказью, включая Западную Грузию и, отличающиеся максимумом разнообразия культурных и диких однозернянок, Армению и Нагорный Карабах. Дикие однозернянки широко распространены также в Турции, в горной Сирии, в Крыму и в Греции. Однако, из-за генетической обособленности данной группы практическое использование однозернянок связано с

трудностями, возникающими при скрещивании видов с разным числом хромосом. Тем не менее, из данной группы в геном мягкой пшеницы также были перенесены гены устойчивости к бурой ржавчине: из *T. monococcum* был интродуцирован ген Lr63, локализованный в хромосоме 3AS [225, 254].

Наибольший интерес для интрогрессии генов ювенильной устойчивости к бурой ржавчине, по мнению Л.Г. Тырышкина и др. [159], представляют образцы *T. boeoticum*, так как до настоящего времени из этого вида ни один ген не был привнесён в мягкую пшеницу.

Устойчивость культурных видов зависит от места происхождения растений и патогенов. Так, исследования Г.В. Волковой [25] по определению влияния видов пшеницы различного географического происхождения на проявление устойчивости к патогенам, показали, что высокую устойчивость к северокавказской популяции возбудителя бурой ржавчины проявляли коллекционные образцы ВИР им. Н.И. Вавилова: диплоидные виды *T. monococcum* (100 %) и *T. urartu* (30,3 %); тетраплоидные – *T. timopheevii* (94,9 %), *T. dicoccum* (57,5 %), *T. araraticum* (33,3 %) и *T. persicum* (33,3 % от числа изученных). Таким образом, на основании полученных данных, Г. В. Волкова подтверждает, что виды пшеницы, принадлежащие по происхождению к региону Закавказья, были более устойчивыми, чем виды иного происхождения. Полученные выводы согласуются с теорией сопряжённой эволюции.

Исследования М.И. Кисилёвой [66] и Е.Д. Коваленко [68] по оценке разнообразия видов и разновидностей пшеницы из коллекции USDA-ARS по устойчивости к бурой ржавчине показали, что устойчивость в большей степени зависела от уровня ploидности: высокой гомогенной устойчивостью обладали все диплоидные образцы; среди тетраплоидных устойчивые выявлены у *T. ispahanicum*, *T. turgidum subsp. carthlicum*, *T. turgidum subsp. turanicum*; образцы гексаплоидной пшеницы (за исключением *T. zhukovskyi*) – *T. aestivum subsp. spelta*, *T. aestivum subsp. compactum*, *T. aestivum subsp. sphaerococcum*, *T. aestivum subsp. aestivum* – поражаются патогеном.

Подобные исследования проводятся и в Западной Сибири. Работы Л.Я. Плотниковой и Л.В. Мешковой [120] по изучению образцов *T. timopheevii* показали, что ни один из них не был полностью иммунен к бурой ржавчине. В результате эволюционных процессов, в популяции *Puccinia triticina* создалась основа для преодоления видового иммунитета *T. timopheevii* – появились новые вирулентные патотипы гриба, преодолевающие устойчивость данного вида: анализ генотипов показал, что все изоляты несли гены вирулентности р9, р36, р24, р38 и р50.

Из выше изложенного следует, что патоген быстро эволюционирует, и, даже считавшиеся ранее эталоном устойчивости образцы из коллекции ВИР, перестают быть таковыми: количество резистентных генов с каждым годом сокращается. В связи с этим, следует обратить внимание на сородичей пшеницы – культурные и дикие виды злаков (пырей, различные виды эгилопса), которые также могут служить источниками эффективных Lr-генов [17].

В настоящее время для расширения генофонда пшеницы по генам устойчивости широко используются гены родов *Secale*, *Aegilops* и *Thinopyrum* (*Agropyron*).

Рожь (*Secale cereale*) является источником генов Lr25, Lr26 и Lr45 [254]. Ген Lr25 (локализован в хромосоме 4BL) и ген Lr26 (в хромосоме 2BL) идентифицировал Р.А. Макинтош в 1988 году [249].

Потребность в обогащении генома пшеницы за счёт богатейшего запаса генетического материала диких видов возникла в связи с ограниченностью генетического пула, используемых в производстве сортов пшеницы с генами устойчивости к биотическим и абиотическим стрессам. В настоящее время, значительная часть эффективных генов устойчивости к болезням пшеницы происходит из этого генофонда [45].

Из диких видов наибольший интерес представляют виды *Aegilops* и *Thinopyrum*. Перенос генов от данных видов в пшеницу затруднён, но может быть достигнут посредством прямой гибридизации, рекомбинации гомологичных хромосом, возвратных скрещиваний. Таким образом, перенос из генома диких

сородичей новых генов в геном пшеницы составляет одно из решений проблемы устойчивости.

Многие агрономически важные признаки, включая устойчивость к грибным заболеваниям, перенесены в мягкую пшеницу с помощью отдалённой гибридизации от различных видов *Aegilops* [32]. Наиболее продуктивным источником новых генов устойчивости к листовой ржавчине пшеницы оказался вид *Aegilops tauschii*. Из него в геном мягкой пшеницы перенесены 9 генов: Lr21, Lr22a, Lr32, Lr39, Lr40, Lr41, Lr42, Lr43 и Lr44 [95, 103, 225, 226]. E.R. Kerber идентифицировал: в 1974 году гены Lr21 (в хромосоме 1DS) [269] и Lr22 (в хромосоме 2DS); в 1987 году – ген Lr32 (в хромосоме 3DS) [230]; в 1992 году – Lr44 (в хромосоме 1B) [209]. T. S. Cox – в 1994 году – гены: Lr39, Lr40, Lr41, Lr42, Lr43 [202].

Большой интерес в качестве устойчивости к грибным болезням пшеницы вызывает диплоидный вид *Aegilops speltoides* [45]. Из различных коллекционных образцов *Ae. speltoides* в мягкую пшеницу перенесены 6 генов устойчивости к бурой ржавчине – Lr28, Lr35, Lr36, Lr47, Lr51, Lr66 [95, 103, 126]. Ген Lr28 локализованный в хромосоме 4AL идентифицировал в 1982 году R.A. McIntosh; ген Lr35 (в хромосоме 2BL) – в 1990 году E.R. Kerber и P.L. Dyck [229]; ген Lr36 (в хромосоме 6BS) – в 1990 году J. Dvorak, P. Resta и R.S. Kota [206]. Недавно идентифицированные гены Lr 47 (в хромосоме 7AS), Lr51 (в хромосоме 1BL) и Lr66 (в хромосоме 3A) представляют интерес для селекции из-за малой распространённости в популяции мягкой пшеницы [254].

И.Г. Одинцова [270] в результате скрещивания мягкой пшеницы с *Ae. speltoides* и последующих беккроссов создала гексаплоидные линии, несущие транслокацию, в которую включены гены устойчивости к листовой и стеблевой ржавчине. В этой же транслокации имеется гаметоцидный ген, функция которого заключается в элиминации гамет, несущих аллели восприимчивости.

Из *Aegilops ventricosum* в геном гексаплоидной пшеницы перенесён ген Lr37 (локализован в хромосоме 2AS, идентифицирован Барианой в 1991 году) [195]. Из *Aegilops umbellulata* интрогрессирован ген устойчивости пшеницы к бурой

ржавчине Lr9 [36, 89, 158, 164, 280]. Этот ген был идентифицирован Ю.А. Христовым [176] в сложном гибриде (к-54049) из Австралии. Р.А. Цильке [184], позднее Б.Г. Рейтер [128] и Л.П. Россеева [128] установили, что он локализован в 6В хромосоме, в которой также локализован ген Lr9. Е.И. Гультяева с сотр. [43] с помощью ДНК-маркеров определила наличие гена Lr9 в сортах яровой мягкой пшеницы Удача, Памяти Рюба, Челябинс 2; в озимых - Сплав и Немчиновская 24. Устойчивость сортов Памяти Рюба и Челябинс 2, как отмечает автор этих сортов В. А. Тюнин, обеспечивает ген LrTr от Терции и Лютесценс 102 [163]. Исходя из этого, можно сделать предположение, что гены Lr9 и LrTr идентичны.

В нашей стране для улучшения пшеницы путём введения в её генотип чужеродных генов в качестве донора наиболее часто используют вид пырея *Thinopyrum intermedium*. А. Винхус, изучая связь хромосом с устойчивостью к ржавчинным заболеваниям у этого вида, обнаружила пырейную хромосому, контролирующую устойчивость к бурой, жёлтой и стеблевой ржавчине и осуществила замещение каждой хромосомы пшеницы хромосомой пырея [285, 286].

От пырея *Thinopyrum elongatum* в геном мягкой пшеницы были трансформированы гены Lr19, Lr24, Lr29 и Lr38. Ген Lr19 (в хромосоме 7DL) [273] впервые интродюцировал в пшеницу Броудер в 1972 году [201]. Ген Lr24 (в хромосоме 3DL), обеспечивающий устойчивость в фазу всходов и взрослого растения Р.А. McIntosh открыл в 1976 году [251, 279]; ген Lr29 (в хромосоме 7DS) – в 1988 году [249, 254]. Хорошие результаты по устойчивости были показаны при комбинации генов Lr9 и Lr24 [158, 164].

От пырея *Thinopyrum Intermedium* был перенесен ген Lr38 (в хромосоме 6D, Б. Фрибе, 1992 год) [103, 119, 214].

По литературным данным, к настоящему времени известно 67 Lr-генов устойчивости к бурой ржавчине, локализованных в хромосомах *Triticum aestivum* [254].

Поиски эффективных генов устойчивости продолжаются во всем мире. Наиболее перспективные из них включаются в селекционные программы для

выведения устойчивых сортов. Так, во Всероссийском научно-исследовательском институте биологической защиты растений (г. Краснодар) среди образцов озимой, яровой, а также редких видов пшениц и эгилопса, было выделено 158 источников, обладающих групповой устойчивостью к бурой ржавчине [27].

Следует отметить, что вклад тех или иных генов в создание устойчивости неодинаков, что влияет на географию и частоту их использования. Так, по данным P.L. Dyck [207, 208], ген Lr34 появился в Южной Америке в начале 20 века при интродукции сорта Chinese Spring, в дальнейшем широко включавшемся в родословную сортов. Л.А. Михайлова [101] установила, что ген Lr34 является интерактивным: при наличии в генотипе других генов устойчивости (например, Lr10, Lr13, Lr23, Lr26) он снижает показатели количественной устойчивости. R.P. Singh [274] показал, что ген Lr34 сцеплен с геном устойчивости к жёлтой ржавчине Yr18. Сорта из различных стран мира, проявляющие устойчивость по типу длительной устойчивости к листовой ржавчине, имеют ген устойчивости Lr34 (один или в сочетании с другими генами) и сохраняют резистентность к патогену до настоящего времени [200, 232, 258]. Исходя из этого A.P. Roelfs [267] и J.A. Kolmer [232], а также Л.Я. Плотникова [122] полагают, что ген устойчивости взрослых растений Lr34 в сочетании с 2-3 генами, обладающими аддитивным эффектом, обеспечивают наиболее прочную устойчивость к листовой ржавчине на протяжении вегетационного периода во всем мире. Генотипы пшеницы, несущие Lr34, можно отобрать по морфологическому маркеру - некрозу верхушек листьев [274].

Ген Lr46 локализован в хромосоме 1BL. Это ген «медленного ржавления», обеспечивающий нерасоспецифическую частичную устойчивость взрослого растения, тесно сцеплен или комплементарно взаимодействует с геном устойчивости к жёлтой ржавчине Yr29 [218].

1.6 Эффективность Lr-генов в различных регионах мира

Зависимость эффективности Lr-генов от региона объясняется различием по генам вирулентности в популяциях возбудителя. Анализ эффективности и

длительности действия идентифицированных генов устойчивости показал, что в различных районах мира широко используются и сохраняют длительную высокую эффективность гены ювенильной устойчивости Lr16 и Lr21, возрастной устойчивости Lr13 и Lr34. Общую устойчивость – на проростках и на взрослых растениях – проявляют гены Lr9, Lr19, Lr23, Lr24 [232].

Согласно «Каталогу генных символов...» [254] в мировой селекции наиболее активно используется ген устойчивости к бурой ржавчине Lr 24, большое количество сортов с его участием создано в Австралии, Южной Африке, США, Канаде и др. странах. Ген Lr13 имеется в 57% сортов пшеницы, выращиваемых в Великобритании [277].

Сорта пшеницы, выращиваемые в Австралии в 1980-1990-х годах, имели высокий уровень устойчивости вследствие широкого использования генов Lr13, Lr24, Lr37 и Lr34. Ген Lr13 обеспечивает устойчивость в Австралии в течение более чем 20 лет и, несмотря на столь длительный срок, мутации по вирулентности в популяции патогена не накопились. Патотип, вирулентный к Lr13, был занесён из Новой Зеландии и довольно часто обнаруживался на коммерческом сорте Sunstar. Однако, в нем не накапливались мутации по другим генам авирулентности, вследствие чего комбинации генов Lr13 с Lr1, Lr2, Lr3, Lr14a, Lr23 с геном устойчивости взрослых растений Lr22b обеспечивали защиту против австралийских патотипов. Также в Австралии выращиваются сорта с генами Lr12, Lr28 и Lr48, который относится к высокоэффективным [248, 260, 276].

По данным J.A. Kolmer [234], в юго-восточных штатах США хорошую устойчивость проявляют линии и сорта пшеницы, имеющие гены Lr12 и Lr34 вместе или по одному. В Канаде устойчивые сорта защищены следующими генами: Lr11, Lr21, Lr22a; среднеустойчивые сорта имеют гены: Lr1, Lr10, Lr12, Lr16, Lr34 [233]. К группе высокоэффективных в США и Канаде относят гены Lr21 и Lr35. Также ген Lr35 высоко эффективен в Западной Европе.

Сорта с геном Lr12 выращиваются в Китае и странах Южной и Северной Америки [197, 255]. С геном Lr19 в сочетании с Lr9 выращиваются сорта в

Венгрии [284]. Ген Lr28, согласно А.А. Kumar [236], V. Lind, E. Gulyaeva [238], В.Д. McCallum [246] и А. Mesterhazy [256], является эффективным в Западной Европе, Индии, Пакистане и Китае. В Индии также высоко эффективны гены устойчивости Lr44, Lr46 и Lr48 [245, 271, 276]. Последний используется в селекции также в Северной Америке и Мексике [245].

В пределах СНГ длительное время демонстрируют эффективность гены Lr19, Lr23, Lr24. Эти гены включены в селекционные программы многих селекционных центров [8, 125].

По данным отдела фитопатологии и энтомологии СГИ в Украине эффективными генами являются Lr9, Lr19 и Lr23, частично эффективными – Lr24, Lr37. Частое использование при создании новых сортов доноров устойчивости с геном Lr23 привело к возникновению в популяциях патогена вирулентных к нему клонов [220]. Тем не менее, согласно литературным данным [113], можно предположить, что ген Lr23 представляет сложный локус. Вероятно, он сцеплен с другими генами, обеспечивающими длительную устойчивость. Таким образом, несмотря на высокую частоту встречаемости в популяции (до 100%) и широкое использование в селекции, ген Lr23 не потерял значения, поскольку сорта, защищённые им, проявляют высокий уровень полевой устойчивости.

В Казахстане, по данным М. Койшыбаева [69], высокоэффективны в отношении местной популяции *Puccinia triticina* линии с генами Lr9, Lr24, Lr29, Lr35, Lr37, а также сорт Gatcher с пирамидой генов Lr10 + Lr27 + Lr31.

В России широкие исследования по изучению структуры популяции патогена проводятся во ВНИИ защиты растений и ВНИИФ. Большую работу в данном направлении проделали Л.А. Михайлова, Е.И. Гульяева, Н.В. Мироненко, Е.Д. Коваленко, А.И. Жемчужина и другие. По результатам мониторинга, проведённого Е. И. Гульяевой с коллегами с использованием 52-х Lr-линий (Lr1- Lr52), было установлено, что гены Lr24, Lr28, Lr29, Lr39 (Lr41) и Lr47 наиболее эффективны во всех регионах России. Согласно Е.Д. Коваленко [68], абсолютно эффективными ко всем патотипам возбудителя во всех регионах

возделывания пшениц являются гены ювенильной устойчивости Lr24, Lr29, Lr38, Lr41, Lr42, Lr45, Lr47.

Молекулярный скрининг российских сортов, осуществлённый Е.И. Гультьевой [43], не выявил среди них носителей гена Lr24. Она отмечает и отсутствие коммерческих сортов с геном устойчивости Lr29. Т.е. использование данных генов перспективно при селекции на иммунитет, так как разнообразит сорта по генам устойчивости, что поможет противостоять накоплению вирулентных патотипов в популяции патогена. Также Е. И. Гультьева рекомендует для селекции ржавчиноустойчивых сортов гены Lr28 и Lr47, которые, по её мнению, представляют потенциал для селекции в России.

При создании сортов с длительной устойчивостью некоторые гены рекомендуется использовать в селекции в сочетании с другими генами для обеспечения большей защиты посевов от патогена. Так, ген Lr13 следует использовать в сочетании с Lr34 и Lr16; ген Lr22a – с Lr11, Lr13 [224].

Селекционная работа по созданию устойчивых сортов должна быть ориентирована на потребности конкретного региона, исходя из фитосанитарной обстановки сложившихся агробиоценозов. Так, Е.И. Гультьева [41, 60], на основании проведённых исследований, полагает, что в Северо-Западном регионе (Псковской, Ленинградской, Новгородской областях), где бурая ржавчина проявляется на пшенице ближе к концу вегетации растений, главная роль должна принадлежать сортам с неспецифической и возрастной устойчивостью. Она рекомендует использовать для селекции ржавчиноустойчивых сортов гены Lr21, Lr28, Lr37 и Lr44, обеспечивающие защиту на более поздних периодах развития культуры. Непосредственно в Ленинградской области лабораторией ВИР в ходе полевой и лабораторной оценок установлено, что наиболее эффективными на протяжении всего развития пшеницы являются гены: Lr9, Lr19, Lr24, Lr25, Lr29 и Lr38. Умеренно эффективны на более поздних этапах развития пшеницы гены: Lr21, Lr28, Lr37 и Lr44 [42]. Не обнаружено ни одного вирулентного патотипа к линии с геном Lr41: этот ген пригоден для селекции на устойчивость пшеницы к бурой ржавчине [103].

Проводимые в отделе селекции яровых зерновых культур НИИСХ ЦРНЗ исследования по оценке эффективности Lr-генов с использованием полного набора изогенных линий сорта Thather позволили выявить, что невосприимчивыми к возбудителю бурой ржавчины в условиях Подмосковья являются формы с генами Lr9, Lr12, Lr19, Lr23, Lr27 + 31, Lr22a, Lr24, Lr28 [110].

По данным Г.В. Волковой [24] на юге России большинство ювенильных генов устойчивости неэффективно против возбудителя бурой ржавчины. Однако, абсолютную устойчивость продолжают контролировать гены: Lr9, Lr42, Lr43 и Lr47. Низкий процент клонов выявлен к линиям: Lr19, Lr24, Lr29, Lr32, Lr41, Lr45. Следовательно, указанные гены способны сдерживать развитие инфекции на раннем этапе онтогенеза растения-хозяина и могут быть использованы в селекционной практике. Используя споровые образцы, собранные в Краснодарском, Ставропольском краях и Ростовской области, на основе трёхлетних исследований эффективности генов устойчивости пшеницы во взрослом состоянии растений на инфекционном фоне, Г.В. Волкова ранжировала их следующим образом: высокоэффективные гены Lr – 9, 24, 35, 41, 42, 43 + 24, 47; эффективные гены Lr – 12, 17, 18, 19, 22a, 23, 25, 28, 29, 32, 36, 37, 38, 45, 52; слабоэффективные гены Lr – 21, 44; неэффективные гены – 1, 2a, 2b, 2c, 3, 3bg, 3ka, 10, 11, 13, 14a, 14b, 15, 16, 20, 22b, 26, 30, 33, 34, 40.

Согласно исследованиям А.И. Жемчужиной и Н.С. Коваленко [49], проведённым на территории Центрального, Волго-Вятского и Западно-Сибирского регионов, к эффективным генам устойчивости относятся: Lr24, Lr26, Lr28, Lr29, Lr38, Lr41, Lr42, Lr45, Lr47, Lr51, Lr53, LrTr; к среднеэффективным – Lr44; к слабоэффективным: Lr1, Lr2b, Lr2c, Lr3a, Lr3bg, Lr3ka, Lr10, Lr14a, Lr14b, Lr17, Lr18, Lr21, Lr23, Lr27 + Lr31, Lr30, Lr32, Lr33, Lr39, Lr40. Однако, и здесь отмечается разная степень эффективности некоторых генов в зависимости от регионов. Так, Lr2a эффективен в Центральном регионе, но слабоэффективен в Западно-Сибирском и Волго-Вятском регионах. Ген Lr9 сохранил высокую эффективность в Центральном и Волго-Вятском регионах, но стал среднеэффективным в Западно-Сибирском. Ген Lr11 был среднеэффективным в

Центральном и Западно-Сибирском регионах, но слабоэффективным в Волго-Вятском регионе. Гены Lr15 и Lr 20 среднеэффективны в Центральном, но неэффективны в Западно-Сибирском и Волго-Вятском регионах. Гены Lr16, Lr19 и Lr25 эффективны в Волго-Вятском и Западно-Сибирском регионах, но среднеэффективны в Центральном. Ген Lr36 эффективен в Западной Сибири, среднеэффективен в Центральном и Волго-Вятском регионах. Ген Lr46 эффективен в Волго-Вятском и среднеэффективен в Центральном и Западно-Сибирском регионах. Несмотря на то, что гены Lr26 и Lr28 поражаются незначительным количеством изолятов (поражение не больше 10 %) А.И. Жемчужина, Н.С. Жемчужина и Е.Д. Коваленко не рекомендуют включать их в гибридизацию, т. к. гибриды с этими генами будут способствовать накоплению в популяции гриба изолятов, вирулентных к ним.

1.7 Динамика вирулентности патотипов возбудителя бурой ржавчины

Данные исследований по снижению эффективности тех или иных генов в зависимости от региона ещё раз подчёркивают необходимость мониторинга патогена и созданных доноров устойчивости.

Так, в Поволжье в 1970-1980-х годах наиболее эффективными генами были Lr9, 19, 23, 24. Однако, в связи с широким использованием этих генов, по данным Т.С. Маркеловой [87], в 2002-2004 гг. были выявлены вирулентные к ним патотипы. По данным В. В. Сюкова [155], вирулентность к гену Lr19 стабильно нарастает не только в Поволжском, но и в Уральском регионе. В подтверждение сказанного, А.И. Жемчужина и Е.Д. Коваленко [68] сообщили, что в результате активного использования гена Lr19 для получения новых сортов, в Поволжье и в Уральском регионе появились новые фенотипы с геном вирулентности р19. Значительное увеличение посевных площадей под сортами с геном Lr19 привело к быстрому распространению новой расы на посевах пшеницы в Центрально-Черноземном, Центральном, Волго-Вятском, Северо-Западном и других регионах Европейской зоны России, а также – в Западной и Восточной Сибири и Приморском крае.

В период с 2000 по 2007 годы Е.Д. Коваленко, А.И. Жемчужина [68], наблюдая за расами с геном р19 в Нижневолжском регионе, установили, что, если первоначально изоляты с р19 обнаруживали только в сортах Лютесценс 503 и Лютесценс 505, то в последующие годы расы с р19 выделяли из образцов, собранных с обычных районированных сортов озимой и яровой пшеницы. На основе этих данных, был сделан вывод о том, что изоляты *Puccinia triticina*, вирулентные к Lr19, закрепились в природных популяциях патогена и могут быть обнаружены на обычных районированных сортах и гибридных образцах пшеницы практически во всех регионах, где выращивается пшеница. Как правило, ген р19 определялся во всех идентифицируемых расах, как на сортах с геном Lr19, так и без него.

В Поволжье широко использовавшиеся в селекционных программах гены Lr3а, Lr10, Lr16, Lr26 практически потеряли свою эффективность. Многолетнее изучение популяции при помощи набора моногенных линий идентифицированными генами устойчивости приводит к выводу, что поволжская популяция *Puccinia triticina* эволюционно активна, причём вирулентность ее возрастает. Частота появления новых вирулентных патотипов увеличивается. Об этом свидетельствует анализ поражения сортов с различными генами устойчивости. Как указывалось выше, практически полностью потеряна эффективность гена Lr19, а также Lr23. Появились и постепенно накапливаются клоны патогена с генами вирулентности р24, р25. Высокую степень иммунитета продолжает детерминировать ген устойчивости Lr28 [38]. Структура популяции бурой ржавчины отличается высокой динамичностью, которая определяется как появлением новых вирулентных патотипов в результате селекции устойчивых сортов, так и заносом инфекции в Поволжье из западных и юго-западных регионов России, стран СНГ и Западной Европы. Эти данные полностью совпадают с анализом структуры популяции бурой ржавчины в зоне Саратова [22], что подтверждает принадлежность Среднего и Нижнего Поволжья к единой области формообразования и распространения *Puccinia triticina*.

Анализ динамики поражения сортов яровой мягкой пшеницы с разными генами устойчивости показывает, что примерно через каждые 5 лет происходит появление новых генов вирулентности. При отсутствии тенденции к нарастанию поражения универсально восприимчивого сорта Саратовская 42 бурой ржавчиной (поражается от 40 до 100%), можно явно наблюдать тенденцию поражения бурой ржавчиной сорта Тулайковская 1 (гены Lr13 + Lr23). Ещё более быстрыми темпами идёт накопление патотипов, вирулентных к гену Lr19 (сорта: Л-503, Самсар, Юлия, Волгоуральская, Экада 6). Вплоть до 1995 года эти сорта не поражались бурой ржавчиной. В настоящий момент отмечается поражение до 30%, а в отдельных случаях до 60% [38].

С.Н. Сибикеев, Т.С. Маркелова и др. [143] рекомендуют для эффективной защиты посевов пшеницы от бурой ржавчины использовать ген Lr19 в сочетании с генами Lr26 и Lr37. Они также отмечают, что вследствие сцепления генов Lr19 и Sr25, подобные комбинации также эффективно будут защищать пшеницу от расы стеблевой ржавчины Ug99.

В целом, снятие с районирования сортов со специфической устойчивостью ведёт к уменьшению или исчезновению из популяций соответствующих генов вирулентности. И напротив, при расширении посевных площадей под озимой пшеницей Московская 39 с геном расоспецифической устойчивости Lr1 частота встречаемости расы с комплементарным геном вирулентности p1 увеличилась от 40 до 100% [68].

В результате изучения вирулентности популяций *Puccinia triticina* Е.Д. Коваленко, А.И. Жемчужина и др. [68] установили увеличение частоты встречаемости во всех регионах патотипов с генами вирулентности p16, 27+31, 32; в Центральном регионе – p2c, 19, 20, 28, 36; в Центрально-Чернозёмном – p2b, 2c, 19, 20, 25, 26; на Северном Кавказе – p2b, 2c, 25; на Средней Волге – p20, 25, 26; на Нижней Волге – p15, 20, 23, 26, 36; в Западной Сибири – p9, 20, 23, 28, 36. В то же время, снижение частоты встречаемости отмечено в Центральном регионе у гена p26; в Центрально-Чернозёмном – p23, на Северном Кавказе – p14b и p21;

на Средней Волге – р28 и р26; на Нижней Волге – р2а, р2b, р3ка, р14b, р28; в Западной Сибири – р2b, 3ка, 14b, 15.

Различается по регионам и частота встречаемости клонов, вирулентных к Lr1, Lr2a, Lr26. В европейской части России, СНГ, на Кавказе она низкая в отличие от Западной Сибири и Урала [103].

Массовое возделывание сортов, защищённых идентичными генами устойчивости, способствует быстрой адаптации паразита, что в конечном итоге может привести к смене расового состава и, как следствие, поражаемости данных сортов. Так, в Западной Сибири в благоприятные по увлажнению годы наблюдается эпифитотийное развитие бурой ржавчины. Это в значительной мере обуславливается генетическим однообразием устойчивости сортов к бурой ржавчине. В Омской области широкое внедрение в производство сортов, имеющих сходные гены устойчивости (Терция, Соната, Тулеевская, Дуэт и др.), после эпифитотии в 2007 г., привело к появлению в популяции патогена патотипов, вирулентных к сортам с геном устойчивости LrTr и изогенным линиям с генами устойчивости Lr9 и Lr38 [23, 99, 188]. Л. В. Мешкова [96] полагает, что появление патотипа р9 в 2007 году не было спровоцировано инфекцией из Поволжья или других регионов, а вызвано её местным происхождением, обусловленным повсеместным возделыванием сортов, устойчивость которых контролировалась одним геном резистентности – Lr9. В ряде работ показано, что генетическая однородность устойчивости сортов, возделываемых на больших территориях, ускоряет отбор патогена по генам вирулентности [30, 56, 67, 99, 127, 148, 151, 152, 253]. Изучение инфекционного материала, полученного в 2008 году показало расширение ареала патотипа р9, он был выявлен в спорообразцах из Казани и Тамбова, а в 2009 году отмечен в Кирове и Красноярске [96, 135]. Чтобы предотвратить подобное развитие событий, необходимо в скрещивания на иммунитет включать гены, сохраняющие высокую и среднюю эффективность в регионе: Lr19, 24, 26 и 28 [21, 99, 123]. Пока же, большинство сортов яровой мягкой пшеницы, выращиваемых в Омской области, поражается бурой

ржавчиной. Среди устойчивых, поражение которых не превышает 5-15 %, можно отметить: Челябинская юбилейная, Омская 37, Омская 38 [13].

В Новосибирской популяции также после эпифитотии 2007 года были выявлены патотипы, вирулентные к генам Lr9, Lr19, Lr23, Lr30 и Lr38 [117, 152]. Это несёт потенциальную угрозу для устойчивости сортов, имеющих в генотипе данные гены. Эффективными для защиты пшеницы от бурой ржавчины в условиях Новосибирской области, согласно исследованиям Л. П. Сочаловой и И.Е. Лихенко [148, 152], являются гены Lr24, Lr28, Lr36, Lr38, Lr45 и Lr47.

Успех подбора эффективных генов для селекции на устойчивость к патогенам во многом определяется широтой проводимого мониторинга. Так, сравнение вирулентности урениальных образцов бурой ржавчины, собранных на посевах пшеницы с 2008 по 2010 год в Омской, Челябинской областях и Красноярском крае, показало: независимо от пункта сбора инфекции, а также сорта, не выявлено изолятов патогена, поражающих изогенную линию Lr28. Высокой эффективностью – устойчивостью к более 90% изолятов – обладают линии с генами Lr19, 45 и 47, частично: Lr26 и Lr9. Кроме того, как и в предыдущие годы, в популяциях патогена Омска и Челябинска отсутствуют гены, вирулентные к линиям с генами Lr3 и Lr11, тогда как в Красноярской популяции нет генов, поразивших Lr2a, Lr2b и Lr15. Эти гены идентифицированы в Омской популяции (от 0,5 % до 14,9 %), но в меньшем количестве, чем в популяции Челябинска (от 12,1 % до 90,5 %) [96].

Таким образом, в результате многолетнего анализа частоты встречаемости генов вирулентности в популяциях бурой ржавчины в разных регионах России были выявлены: эффективные гены ювенильной (Lr24, 29, 38, 41, 42, 45, 47, 51, 53) и возрастной устойчивости (Lr22a); среднеэффективные гены ювенильной (Lr9, 19, 28, 32, 43, 44, 46) и возрастной устойчивости (Lr12, 13, 35, 37, 13+34). Установлено, что наиболее широко в селекционных программах используются гены Lr13, Lr23, Lr24, Lr26 [27].

Кроме того, на основе скрининга сортов российской селекции, Е.И. Гуляева [35] определила высокоэффективные гены устойчивости к бурой

ржавчине, которые будут перспективными в селекции сортов в России – Lr24, Lr28, Lr29, Lr39 (41), Lr47, Lr50, среди генов устойчивости взрослых растений – Lr22a, Lr35, Lr37, Lr48 и Lr49. Пирамидирование данных генов, а также их использование для создания сортов с длительной устойчивостью, позволит повысить генетическое разнообразие выращиваемых сортов и стабилизировать популяции патогена.

Также, по результатам оценки устойчивости более 5000 сортов отечественной и зарубежной селекции в инфекционных питомниках, коллективами ВНИИ фитопатологии, Московского НИИ сельского хозяйства и НИИ имени П.П. Лукьяненко было выявлено, что высокий уровень частичной устойчивости в сортообразцах пшеницы могут обуславливать один или несколько генов ювенильной устойчивости, а также гены возрастной устойчивости. Сочетание 2-3 генов (расоспецифической, возрастной устойчивости и др.) может создавать аддитивный эффект, который проявляется в виде замедления развития бурой ржавчины на образцах пшеницы в полевых условиях. Образцы с генами: Lr46, Lr44, Lr27 + Lr31, Lr25 + Lr28, Lr10 + Lr20, Lr26 + Lr46, Lr9 + Lr46, Lr13 + Lr34, Lr12 + Lr37 и др. характеризуются высоким уровнем частичной устойчивости и могут обеспечивать длительную устойчивость [68].

1.8 Международное сотрудничество по поиску доноров генов устойчивости

Исследования популяции бурой ржавчины, а также поиск эффективных генов устойчивости ведутся в старейших научных учреждениях с начала прошлого века: в Сибирском НИИ сельского хозяйства (СИБНИИСХ) – с 1918 г. под руководством П.Н. Давыдова, С.Н. Новицкого, К.Е. Мурашкинского, В.А. Верещагина, Э.Э. Гешеле, Ф.В. Прокудиной, А.И. Широкова, Н.Б. Юдкиной, М.Г. Евдокимова. В настоящее время работы по изучению патогенов ведутся в лаборатории иммунитета растений под руководством канд. биол. наук Л.В. Мешковой. В других учреждениях России данной проблемой занимаются: Е.И. Гуляева, Л.А. Михайлова (Всероссийский НИИ защиты растений, Санкт-Петербург); Е.Д. Коваленко, А.И. Жемчужина, С.С. Санин (Всероссийский НИИ

фитопатологии, Москва); Г.В. Волкова (КНИИБЗР, Краснодар); Т.С. Маркелова (НИИ сельского хозяйства Юго-Востока, Саратов); Ю.А. Христов, Л.П. Сочалова (Сибирский НИИРС, Новосибирск) и др.

Тем не менее, несмотря на усилия российских исследователей, в нашей стране запас генетического материала мягкой пшеницы и дикий сородичей, контролирующего устойчивость к воздействию вредных факторов, практически исчерпан. Ограничение разнообразия генов служит одним из лимитирующих факторов селекционной работы и создаёт благоприятные условия для развития эпифитотий болезней. Поэтому, для расширения генетического разнообразия, важно сотрудничество с международными центрами, в которых возможно нахождение новых генов устойчивости. Работы по обмену генетическим материалом уже ведутся. Так, большая селекционная работа по созданию сортов, устойчивых к бурой ржавчине, ведётся совместно с созданной в 2000 г. Казахстанско-Сибирской сетью (КАСИБ). Благодаря изучению сортообразцов КАСИБ были выделены перспективные генотипы, представляющие интерес в качестве исходного материала в селекции на устойчивость к листовым патогенам [10].

Сотрудничество с зарубежными фирмами Франции, ФРГ, США, Индии, Финляндии в области защиты растений позволяет разрабатывать и внедрять экологически безопасные и полифункциональные средства защиты сельскохозяйственных культур. Во ВНИИ защиты растений совместно с немецкими и финскими учёными создана коллекция генотипов озимой и яровой пшениц – доноров генов устойчивости к фузариозу колоса, септориозу и бурой ржавчине [133].

Практическим инструментом для отбора устойчивых форм растений являются коллекции видов селекционных учреждений (банки генов). Изучение коллекций диких видов ВИРа, Гатерслебенской коллекции (Германия), коллекции Калифорнийского университета (США) выявило большое количество диких видов пшениц, пыреев, эгилопсов, иммунных к ржавчинным, головнёвым

заболеваниям, мучнистой росе, корневым гнилям. У разных видов выделены формы, обладающие комплексным иммунитетом к заболеваниям [121].

Установлено, что международные селекционные центры ИКАРДА (Сирия) и СИММИТ (Мексика) обладают значительным запасом исходного материала пшеницы для селекции на иммунитет к бурой ржавчине. И здесь наибольший интерес представляют образцы с комплексной устойчивостью. В основном, это сложные гибриды, преимущественно из Мексики, а также из Сирии, США, Индии, России [89].

Широкое сотрудничество с учёными всего мира способно обеспечить селекционера генетически разнообразными донорами устойчивости с целью повышения результативности селекции на иммунитет. Достижения в данной области помогут снабдить население планеты продовольствием в необходимом объёме.

Для успешной селекции на иммунитет к бурой ржавчине важно знать динамику изменения структуры популяции патогена как в течение отдельного вегетационного периода растений, так и по годам. Мониторинг изменчивости возбудителя бурой ржавчины позволяет своевременно отслеживать появление в популяции новых вирулентных изолятов патогена, выявлять их вирулентные свойства и определять частоту встречаемости в зависимости от сортимента выращиваемых сортов.

Подводя итоги, следует отметить, что для борьбы с эпифитотиями ржавчины необходимо:

- проводить постоянный мониторинг популяции патогена для своевременного выявления новых генов вирулентности;
- осуществлять поиск эффективных генов устойчивости растения-хозяина;
- создавать сорта, различающиеся по генам резистентности и сорта с пирамидой генов для обеспечения более длительной устойчивости к патогену;
- за счёт мозаичного размещения ограничивать посев на больших площадях сортов с одинаковыми генами устойчивости, в целях изоляции популяций бурой ржавчины;

- для снижения накопления генов вирулентности в популяции патогена чаще проводить сортосмену.

- иметь в качестве доноров сорта с идентифицированными генами устойчивости.

Указанные меры позволят планировать использование в селекции генов устойчивости для создания сортов, сохраняющих резистентность длительное время.

2. Условия, объекты и методика проведения исследований

Исследования проводились в 2009-2011 гг. в лаборатории иммунитета растений ФГБНУ Сибирского научно-исследовательского института сельского хозяйства в полевых и лабораторных условиях.

2.1 Агроклиматическая характеристика южной лесостепи Омской области

Опытное поле лаборатории иммунитета ФГБНУ «СибНИИСХ» расположено на северо-западной окраине города Омска и по природному районированию относится к южной лесостепи. Почва данного участка – луговочернозём, содержащий достаточное количество элементов минерального питания (по результатам исследований лаборатории агрохимии института), что благоприятно сказывается на росте и развитии пшеницы.

Южная лесостепь Омской области относится к зоне неустойчивого увлажнения. Средняя многолетняя годовая сумма осадков составляет 300-350 мм, за период с устойчивой среднесуточной температурой воздуха выше 10° осадков выпадает 190-220 мм. Влагообеспеченность растений в период активной вегетации, характеризующаяся гидротермическим коэффициентом 1,0-1,2, удовлетворительная. В зоне часто наблюдаются атмосферные и почвенные засухи. Их продолжительность, интенсивность и частота увеличивается с севера на юг [1, 2].

Температурный режим характеризуется удовлетворительной теплообеспеченностью. Сумма средних суточных температур за период с температурой выше 10° составляет 1850-2050°, продолжительность этого периода в среднем 100-130 дней. Продолжительность вегетационного периода составляет в среднем 155-160 дней. Безморозный период в среднем – 110-120 дней. Ночные заморозки в воздухе весной прекращаются 21-22 мая и появляются осенью 10-22 сентября. Средняя продолжительность солнечного сияния за год равна 2040 часам, а длина дня в летние месяцы составляет 15 - 18 часов. Обилие солнца и тепла в значительной мере компенсирует кратковременность безморозного периода и обеспечивает вегетацию растений [1, 2].

Устойчивый снежный покров образуется в среднем 10 ноября; максимальной высоты достигает в марте (в среднем 20-30 см); сходит – 6-11 апреля. Продолжительность периода с устойчивым снежным покровом в среднем составляет 150-160 дней [1, 2].

2.2 Метеорологические условия в годы опытов

Погодные условия оказывают значительное влияние на развитие растений пшеницы и проявление бурой ржавчины. Метеорологические данные периода вегетации за 2009-2011 гг. представлены на рисунке 1 (прил. 1).

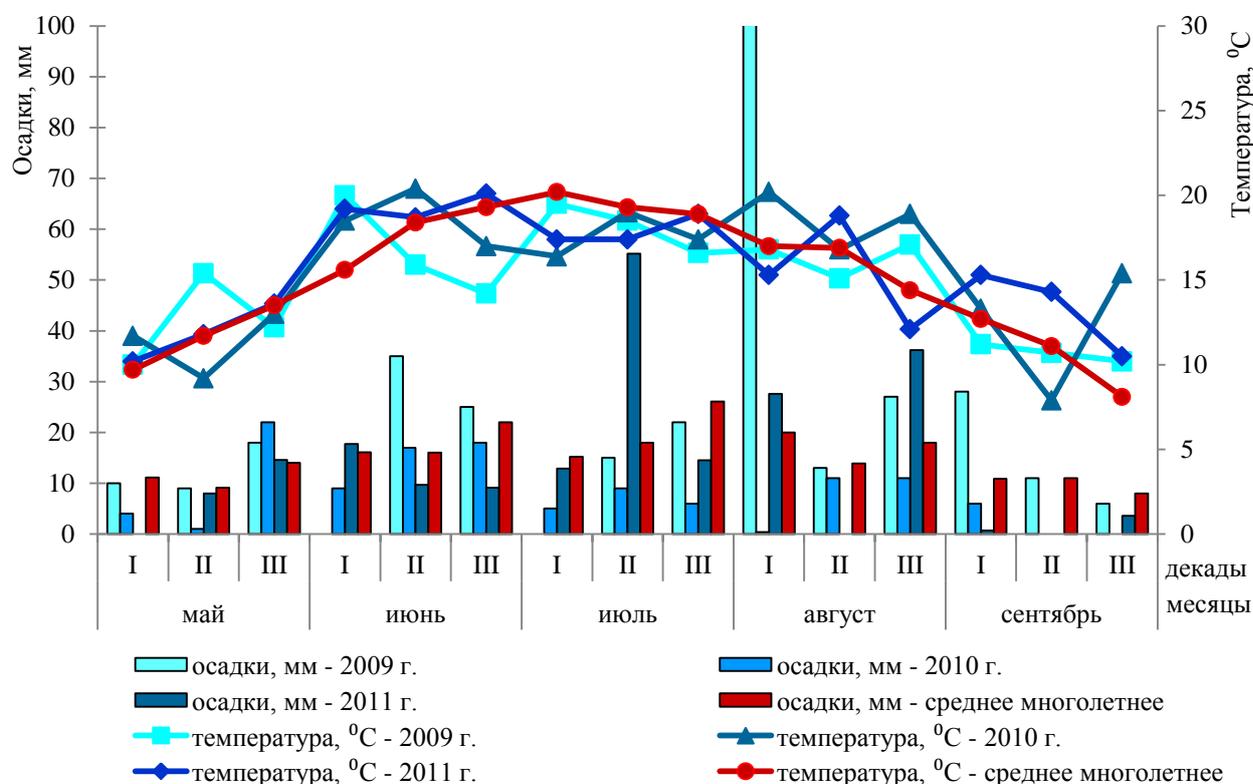


Рисунок 1 – Среднемесячная температура воздуха и сумма осадков в южной лесостепи Омской области, 2009 - 2011 гг. (ГМС Омск)

В начальный период роста и развития требования к температуре у растений пшеницы невысоки. Семена начинают прорастать при температуре 1-2°C; для получения всходов минимальной температурой является 4-6°C, но наиболее дружное прорастание наблюдается при температуре 10-12°C. В наших исследованиях в 2009 г. посев проводился 23 мая, в 2010 и 2011 гг. – 25 мая. Появление всходов отмечалось: в 2009 г. – 1 июня, в 2010 г. – 31 мая, в 2011 г. – 2

июня. В 2009 г. прохождение фазы всходов наблюдалось при температуре ниже нормы ($13,5^{\circ}\text{C}$) на $1,4^{\circ}\text{C}$, что составляло $12,2^{\circ}\text{C}$; в 2010 г. – на $0,5^{\circ}\text{C}$ ($13,0^{\circ}\text{C}$). В 2011 г. температура была близка к норме: $13,6^{\circ}\text{C}$. Количество выпавших осадков превышало норму (14 мм): в 2009 г. – на 4 мм, в 2010 г. – на 8 мм, в 2011 г. – на 0,6 мм.

Таким образом, оптимальные температуры, сложившиеся после посева в третью декаду мая и достаточное количество осадков способствовали появлению быстрых и дружных всходов, что особенно важно, поскольку в фазу всходов происходит дифференциация и рост зародышевых органов.

Средняя многолетняя температура первой декады июня составляет $15,4^{\circ}\text{C}$, количество осадков – 16 мм. За годы наших исследований погодные условия в первую декаду июня отличались по сумме осадков: в 2009 г. осадки отсутствовали; в 2010 г. – выпало 9,0 мм (что в 2 раза ниже нормы); в 2011 г. – 17,7 мм, что на уровне среднемноголетних значений. Температура воздуха в этот период была выше нормы: в 2009 г. на $4,6^{\circ}\text{C}$, в 2010 г. на $3,1^{\circ}\text{C}$ и в 2011 г., на $3,8^{\circ}\text{C}$. Погодные условия ускорили рост и развитие растений.

Кущение может идти при температуре $2-4^{\circ}\text{C}$, при 5°C и выше оно идёт интенсивнее, при $25-30^{\circ}\text{C}$ – приостанавливается; оптимальная температура – $13-18^{\circ}\text{C}$ [55, 85]. В фазу кущения, которая отмечалась во второй декаде июня, закладываются следующие элементы продуктивности: габитус растения (число листьев, коэффициент кущения) и число члеников колосового стержня. Средняя многолетняя температура второй декады июня составляет $18,4^{\circ}\text{C}$, количество осадков – 16 мм. Прохождение фазы кущения в 2009 г. отмечалось во вторую декаду июня при температуре $15,9^{\circ}\text{C}$ и количестве осадков 35 мм; в 2010 г. – $20,4^{\circ}\text{C}$ и 17 мм; в 2011 г. – $18,7^{\circ}\text{C}$ и 9,7 мм. В 2009 г. температура была ниже нормы на $2,5^{\circ}\text{C}$, в 2010 г. – выше на 2°C , в 2011 г. – близка к норме; количество осадков превышало норму в 2009 г. на 19 мм, в 2010 г. на 1 мм, в 2011 г. – было ниже нормы на 6,3 мм. Пониженные температуры в сочетании с большим количеством осадков во время кущения способствуют формированию дополнительных побегов кущения и члеников колосового стержня: такие условия

сложились в 2009 г., что способствовало увеличению урожайности. В целом погодные условия были благоприятны для образования дополнительных побегов.

Температура в третьей декаде июня составляла 14,2°C в 2009 г. и 17°C в 2010 г. – это ниже средних многолетних показателей (19,3°C) на 5,1°C и 2,3°C по годам соответственно. В 2011 г. температура превышала норму и составляла 20,1°C. Количество выпавших осадков было близко к норме (22 мм) и составляло 25 мм в 2009 г. и 18 мм в 2010 г. В 2011 г. осадков выпало 9,1 мм, что ниже нормы на 12,9 мм.

В фазу выхода в трубку культура предъявляет наибольшие требования к влаге. Данный период является критическим: в это время засуха оказывает отрицательное влияние на формирование урожая. В наших исследованиях количество осадков в фазу выхода в трубку в 2010-2011 гг. было близким к норме, в 2009 г. – ниже нормы.

Фаза колошения во все годы исследования проходила во второй декаде июля при температурах близких к оптимальной. При норме 19,9°C температура составляла: в 2009 г. – 18,5°C, в 2010 г. – 19,0°C, в 2011 г. – 17,4°C (на 1,4°C, 0,9°C и 2,5°C ниже нормы, соответственно). Далее, в III декаде июля, при норме 18,9°C, температура составляла – 16,6°C, 17,4°C и 18,9°C (на 2,3°C, 1,5°C и 0°C ниже нормы), по годам соответственно. Количество осадков за этот период в 2009 г. было близким к норме и составляло 15 мм во II декаде (при норме 18 мм) и 22 мм в III декаде (при норме 26,0 мм). За аналогичный период 2010 г. осадков выпало значительно меньше нормы: 9 мм во II декаде, 6 мм в III декаде. В 2011 г. количество осадков намного превышало норму во II декаде июля и составляло 55,2 мм; в III декаде июля осадков выпало 14,5 мм. В фазе колошения происходит гаметогенез и завершение процессов формирования всех органов соцветия и цветка. Таким образом, оптимальные температуры благоприятно сказывались на плотности колоса и фертильности цветка, однако обильное количество осадков в дальнейшем в 2009 г., во II декаде июля в 2011 г., и напротив, их недостаток в 2010 г. оказали отрицательное воздействие на формирование выполненной зерновки и, как следствие, урожайности растений. В III декаде июля отмечено

появление первых пустул ржавчины: в 2009 г. и в 2010 г. – 29 июля, в 2011 г. – 31 июля.

В первой декаде августа температура была ниже нормы в 2009 г. на $0,2^{\circ}\text{C}$, в 2011 г. на $1,7^{\circ}\text{C}$ и составляла $-16,8^{\circ}\text{C}$ и $15,3^{\circ}\text{C}$, по годам соответственно; в 2010 г. – выше нормы на $3,2^{\circ}\text{C}$ – $20,2^{\circ}\text{C}$. Наибольшее количество осадков, превысивших норму (22 мм) на 82 мм, отмечено в 2009 г. – 104 мм; наименьшее – в 2010 г.: выпало всего 0,4 мм. В 2011 г. количество осадков было близким к норме и составляло 27,6 мм. Значительное количество осадков в I декаду августа 2009 г. и 2011 г. способствовало развитию ржавчинной инфекции. Практически полное отсутствие осадков в 2010 г. привело к тому, что во второй декаде августа поражение сортов и гибридов в среднем было на 10% ниже, чем в аналогичный период 2009 г. и 2011 г.

Во второй декаде августа температура воздуха была ниже средней многолетней ($16,9^{\circ}\text{C}$) в 2009 г. на $1,8^{\circ}\text{C}$ ($15,1^{\circ}\text{C}$); в 2010 г. – близка к норме ($16,8^{\circ}\text{C}$); в 2011 г. – выше нормы на $1,7^{\circ}\text{C}$ ($18,8^{\circ}\text{C}$). Количество осадков также было близким к норме (15,0 мм) в 2009 г. (13 мм) и в 2010 г. (11 мм); в 2011 г. осадков не зафиксировано.

В третьей декаде августа температуры в 2009 и 2010 гг. были несколько выше средних многолетних значений ($14,2^{\circ}\text{C}$) и составляли соответственно $17,1^{\circ}\text{C}$ и $18,9^{\circ}\text{C}$. В 2011 г. температура была близка к норме и составляла $12,1^{\circ}\text{C}$. Количество осадков в 2009 г. превышало среднее многолетнее значение (18 мм) на 9 мм и составляло 27 мм; в 2010 г. – было ниже нормы на 7 мм (11 мм); в 2011 г. выпало наибольшее количество осадков – 36,2 мм, что на 18,2 мм выше нормы. Сложившиеся температурные условия и осадки были благоприятны для развития листостеблевых заболеваний: отмечалось значительное поражение растений бурой ржавчиной – большая часть сортов и гибридов поражалась на 70-90% во все годы исследований. На этом фоне линия Лютесценс 4140 показала высокую степень устойчивости: поражение не превысило 10%; стандарт Одинцовская 35-1 – поражение 0%.

Таким образом, по показателям теплообеспеченности и влагообеспеченности августа условия произрастания растений пшеницы были благоприятны для формирования массы зерновки и накопления в ней питательных веществ. Максимальное поражение растений бурой ржавчиной во все годы исследований отмечалось к концу августа.

В целом погодные условия за годы исследований были контрастными: 2009 г. можно охарактеризовать как прохладный, дождливый с ливневыми осадками, основная часть которых пришлась на III декаду июля (95 мм) и I декаду августа (104 мм). Иная картина сложилась в 2010 г.: температура воздуха была выше, а количество осадков значительно ниже (особенно в середине вегетационного периода). Таким образом, 2010 г. можно назвать достаточно засушливым. Условия вегетации 2011 г. характеризовались, как более тёплые с неравномерным количеством осадков.

Исходя из биологии возбудителя бурой ржавчины пшеницы, для заражения и дальнейшего распространения ему необходимы определённые условия окружающей среды. Наибольшее влияние на проявление болезни оказывают температура и влажность при их совместном действии. Для характеристики условий увлажнения применяется интегральный показатель – ГТК (гидротермический коэффициент). Величина ГТК, равная единице, указывает на равенство баланса влаги (приход равен расходу в 50 % лет). ГТК от 1 до 2 указывает на достаточное увлажнение, которое способствует заражению посевов. Расчёт ГТК по годам и месяцам показал его более низкие значения в 2010г., особенно в июле и августе: 0,36 и 0,65, соответственно (рис. 2, прил. 2).

Из анализа погодных условий за три года следует вывод: в сравнении с 2010 г., 2009 г. и 2011 г. были более благоприятными как для формирования высокого урожая, так и для поражения листовыми патогенами.

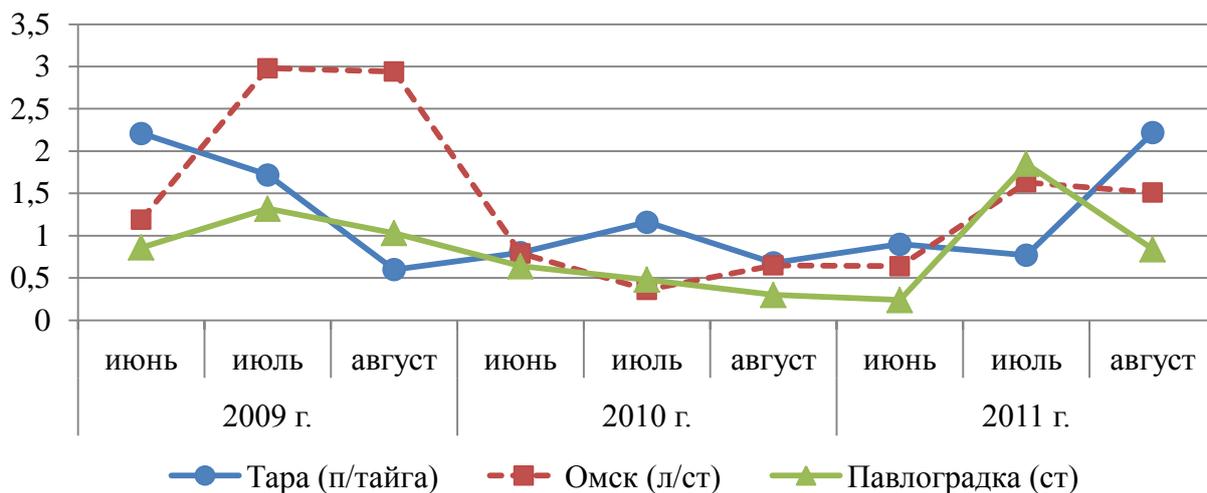


Рисунок 2 – Значения ГТК по агроклиматическим зонам Омской области, 2009-2011гг.

2.3 Объекты исследований

Объектом исследований служили 9 сортов и 18 гибридных популяций, полученных с их участием.

В качестве материнских форм взяты включённые в ГР РФ сорта: Омская 32, Омская 33, Страда Сибири, Светланка (СибНИИСХ), Омская 35 (СибНИИСХ и фирма «Кургансемена») и Дуэт (Челябинский НИИСХ и ОмГАУ), в качестве отцовских – Тулеевская (ОПХ Кийское, Кемеровская область), сорт включён в ГР РФ с 2002г, линия Lr38 (ВНИИФ) и линия Лютесценс 4140 (СибНИИСХ).

Материнские формы.

Омская 32. Получен индивидуальным отбором из популяции F₂ Лютесценс 162-84-1/Chris, (к-46962 США). Разновидность лютесценс. Среднеранний, вегетационный период 65-85 дней. Сильновосприимчив к бурой ржавчине [147].

Омская 33. Выведен методом гибридизации Омская 20/Лютесценс 204-80-1/Омская 28. Разновидность лютесценс. Среднеспелый, вегетационный период 84-87 дней. Умеренно восприимчив к бурой ржавчине, восприимчив к мучнистой росе [147].

Страда Сибири. Создан методом сложной гибридизации сортов [(Ранг/Гибрид 21)/Иртышанка 10]/(сл. Гибрид к-54049/Лютесценс 1633-3617) с последующим отбором элитных растений. Разновидность лютесценс.

Среднеранний, вегетационный период 76-83 дня. Высокая полевая устойчивость к листовым патогенам (бурая ржавчина, мучнистая роса) [147].

Светланка. Получен многократным индивидуальным отбором из гибридной популяции от скрещивания сортов Омская 23/Целинная 26. Разновидность лютесценс. Среднеспелый, вегетационный период 74-78 дней. Сильновосприимчив к бурой ржавчине, восприимчив к мучнистой росе [147].

Омская 35. Создан в результате отбора из гибридной комбинации Омская 29/Омская 30. Разновидность лютесценс. Среднепоздний, вегетационный период 87-90 дней. Умеренно восприимчив к бурой ржавчине, сильновосприимчив к мучнистой росе [147].

Дуэт. Получен индивидуальным отбором из гибридной популяции от скрещивания Эритроспермум 59/(Целинная 26/АНК -102). Разновидность эритроспермум. Среднеспелый, вегетационный период 84-92 дня. До 2007 г. был абсолютно устойчив к бурой ржавчине [147]. Содержит ген устойчивости Lr9 [43].

Отцовские формы (тестеры).

Тулеевская. Получен из гибридной комбинации с участием Лютесценс 105. Разновидность лютесценс. Сорт среднеранний, вегетационный период 74-83 дня. Умеренно устойчив к мучнистой росе. До 2007 г. не поражался бурой ржавчиной [147]. Содержит ген устойчивости Lr9 [43].

Изогенная линия Lr38. Разновидность лютесценс. По продолжительности периода вегетации эта линия нами отнесена к среднеспелым. Данная линия с 2005 г. по 2007 г. проявляла иммунитет ко всем изолятам бурой ржавчины Западной и Восточной Сибири, а также Челябинской области. По данным Макинтоша [252], ген Lr38 привнесён в мягкую пшеницу от *Thinopyrum intermedium* и локализован в 1DL, 2AL, 3DL, 5AS и 6DL хромосомах.

Лютесценс 4140. Линия создана в результате индивидуального отбора из гибридной комбинации Омская 20-3б/Терция/Од.35-1. Разновидность лютесценс. Линия среднеспелая. Проявляет высокую устойчивость к бурой ржавчине, среднюю к мучнистой росе.

При закладке полевых опытов высевали семена исходных родительских форм и гибридов, полученных в результате скрещивания по топкроссной схеме. Сущность метода топкроссов заключается в том, что изучаемые формы скрещивают с общими тестерами. Скрещивание анализируемых форм с несколькими тестерами повышает точность оценки их комбинационной способности. На начальных этапах селекции, когда селекционеру приходится работать с большим числом сортов или линий, метод имеет особое значение, т. к. сокращает объем работы, позволяя выделить наиболее ценные родительские формы по общей комбинационной способности.

Споровые образцы бурой ржавчины для анализа популяции патогена были собраны в конце июля - начале августа в трёх агроклиматических зонах Омской области: подтайга, южная лесостепь и степь. Исходя из того, что бурая ржавчина – аэрогенный патоген, и, основываясь на возможности заноса инфекции в Омскую область из других регионов России, в исследования были вовлечены спорообразцы из Восточной Сибири (Красноярск) и Южного Урала (Челябинск), которые могли оказать влияние на состав популяции патогена Западной Сибири.

Для оценки ювенильной устойчивости родительских форм и гибридов использовали природную популяцию и патотипы возбудителя с определённой генетической формулой.

2.4 Методика исследований

Полевые опыты закладывали на поле лаборатории иммунитета растений в 2009 - 2011 гг. Ручной сажалкой конструкции ОКБ СибНИИСХ высевались исходные родительские формы и гибридные популяции: в 2009 г. по схеме $P_{\text{♀}} - F_1 - P_{\text{♂}}$, где F_1 – гибриды первого поколения, $P_{\text{♀}}$ – родитель материнской формы, а $P_{\text{♂}}$ – родитель отцовской формы; в 2010 г. и в 2011 г. – родительские формы и гибриды первого и второго поколений по схеме: $P_{\text{♀}} - F_1 - F_2 - P_{\text{♂}}$. Родительские формы и гибриды первого поколения высевали по 1 ряду, гибриды второго поколения – по 6 рядков, норма высева 10 зёрен на погонный метр. Повторность четырёхкратная, площадь питания 10 см x 20 см. В период вегетации проводили

фенологические наблюдения, отмечали фазы всходов и колошения [93]. Устойчивость к бурой ржавчине оценивали по шкале Петерсона (прил. 4) [262].

После уборки был проведён анализ исходных родительских форм, а также гибридов F_1 и F_2 по высоте растения, общей и продуктивной кустистости, числу зёрен главного колоса и растения, массе зерна главного колоса и растения, массе 1000 зёрен. Полученные данные обработаны с использованием табличного процессора Microsoft Excel: дисперсионный анализ и коэффициенты корреляции на основе методики Б.А. Доспехова [47], анализ комбинационной способности по методике В.К. Савченко в изложении Р.И. Рутца [137].

В лаборатории селекции яровой мягкой пшеницы перспективные гибридные комбинации F_2 высевали в гибридном питомнике в 2010 г. Посев проводили сеялкой ССФК-7, размер делянок 3 м². Гибриды, проявившие устойчивость к мучнистой росе и бурой ржавчине были высеяны в 2011 г. в селекционном питомнике первого года (СП-1). Посев проведён сеялкой СПР-2 гнёздами в две строчки по схеме: $P_{\text{♀}} - F_3 - P_{\text{♂}}$. По каждой комбинации высеяно по 20 линий. В данном питомнике проводился селекционный отбор: в период максимального проявления заболеваний маркировались все устойчивые линии, а при созревании проводился отбор линий наиболее продуктивных и однородных по морфологическим признакам. Лучшие гибридные комбинации были высеяны в 2012 г. в селекционном питомнике второго года (СП-2, площадь делянки 5 м²). Уборку осуществляли комбайном «Неге»-125. В качестве стандартов при изучении сортообразцов использованы сорта селекции СибНИИСХ – Памяти Азиева и Омская 36 (среднеранняя группа), Омская 33 (среднеспелая группа), Омская 28 и Омская 35 (среднепоздняя группа). Фенологические наблюдения и учёты проводили по методике ГСИ [92].

Сбор споровых образцов на полях ГНУ СибНИИСХ и ОПХ «Омское» осуществляли в динамике через 8-10 дней, начиная с момента проявления заболевания на озимой пшенице и до конца вегетации яровой; базовыми сортами служили Омская 28 и Памяти Азиева. Кроме этого, в период массового появления заболевания инокулюм собирали в различных агроклиматических зонах Омской

области: с сортов, включённых в ГР РФ; также получали спорообразцы из других регионов (Красноярск, Челябинск). Возобновляли спорообразцы, выделяли и размножали монопустульные культуры патогена на универсально-восприимчивом сорте Саратовская 29.

Расовый состав бурой ржавчины пшеницы определяли на стандартном наборе сортов: Malakoff (Lr1), Corina (Lr2в), Brevit (Lr2с), Webster (Lr2а), Loros (Lr2с), Mediterranean (Lr2а+Lr3а), Hussar (Lr11) и Democrat (Lr3а) (Джонстон, 1956); фенотипическое разнообразие – с помощью тест-наборов моногенных линий D.L. Long и J.A. Kolmer: набор №1 составляют изогенные линии Lr1, Lr2а, Lr2с и Lr3; набор №2 – Lr9, Lr16, Lr24, Lr26; набор №3 – Lr3ка, Lr11, Lr17, Lr30; набор №4 – LrВ, Lr10, Lr14а, Lr18 (табл. 1). Реакция изолятов гриба на каждом из наборов изогенных линий, кодируемая низким (L) или высоким (H) инфекционным типом, имеет буквенное обозначение. Комбинация из 4 соответствующих букв представляет формулу расы [240].

Таблица 1 – Определение кода расы *Puccinia triticina*, Long и Kolmer

Код расы	Тип инфекции на изогенной Lr-линии				
	Набор №1	1	2а	2с	3
	Набор №2	9	16	24	26
	Набор №3	3ка	11	17	30
	Набор №4	В	10	14а	18
В		L	L	L	L
С		L	L	L	H
D		L	L	H	L
F		L	L	H	H
G		L	H	L	L
H		L	H	L	H
J		L	H	H	L
К		L	H	H	H
L		H	L	L	L
M		H	L	L	H
N		H	L	H	L
P		H	L	H	H
Q		H	H	L	L
R		H	H	L	H
S		H	H	H	L
T		H	H	H	H

* - L – низкий тип инфекции (устойчивость)

** - H – высокий тип инфекции (восприимчивость)

Вирулентность спорообразцов выявляли в светокультуре на стадии проростков по методике, предложенной Л.А. Михайловой и К.В. Квитко [101]. Тип реакции растения на внедрение патогена определяли по шкале Е.В. Mains и

H.S. Jackson [243] в модификации С.О. Ghonston и В.Е. Browder [216], где 0, 1, 2-устойчивость (R), 3, 4 - восприимчивость (S), X – гетерогенность (прил. 3). Патотипы патогена установили на основании данных по вирулентности, используя формулу Грина (вначале пишут эффективные гены устойчивости, через слэш – неэффективные).

Генотип патогена изучали на серии моногенных линий сорта Thatcher с генами устойчивости: Lr1, 2a, 2b, 2c, 3a, 3bg, 3ka, 9, 10, 11, 14a, 14b, 14ab, 15, 16, 17, 18, 19, 20, 21, 23, 24, 25, 26, 27+31, 28, 29, 30, 32, 33, 36, 37, 38, 39, 43, 44, 45, 46, 47 и 48.

Для статистического подтверждения сходства/различия популяций использовали формулу Л.А. Животовского [50]:

$$r = \sum \min/p_i, q_i/, \text{ где} \quad (1)$$

p_i и q_i – минимальные частоты i фенотипа в популяциях.

Для определения расонеспецифической устойчивости оценивали скорость нарастания болезни, которая выражается площадью под кривой развития болезни (ПКРБ) [103, 228]:

$$S = \frac{1}{2} (x_1 + x_2)(t_2 - t_1) + \dots (x_{n-1} + x_n)(t_n - t_{n-1}), \text{ где} \quad (2)$$

S – площадь под кривой развития болезни;

x_1 – интенсивность развития болезни на момент первого учёта, %;

x_2 – интенсивность развития болезни на момент второго учёта, %;

x_n – интенсивность развития болезни на момент последнего учёта, %;

$(t_2 - t_1)$ – количество дней между вторым и первым учётом;

$(t_n - t_{n-1})$ – количество дней между последним и предпоследним учётами

n – количество учётов.

Идентификацию генов устойчивости родительских форм и гибридов осуществляли по методике И.Г. Одинцовой [57] с помощью тест-клонов, выделенных при мониторинге спорообразцов бурой ржавчины (патотип № 1 проявлял устойчивость к гену Lr9 (R/9), патотип № 2 – восприимчивость к гену Lr9 (S/9)). По каждой гибридной комбинации прорабатывалось не менее 70-100 растений в 3-х кратной повторности. Оценка соответствия между наблюдаемыми

и теоретическими ожидаемыми частотами для выявления генетического контроля устойчивости проведена по критерию χ^2 [47, 170]:

$$\chi^2 = \sum (x^2 / m), \text{ где} \quad (3)$$

\sum – сумма всех выборочных данных;

x – число наблюдений;

m – ожидаемые частоты.

3. Структура популяции возбудителя бурой ржавчины пшеницы

Современные сорта кроме высоких показателей продуктивности должны обладать устойчивостью к неблагоприятным факторам окружающей среды, в частности, к болезням. Для разработки стратегии выведения устойчивого сорта необходимо знать особенности развития патогена, состав и вирулентность популяции возбудителя данного и сопредельных регионов, а также наличие/отсутствие генов устойчивости в уже возделываемых сортах.

3.1 Вирулентность популяции возбудителя бурой ржавчины пшеницы в Омской области

Анализ монопустульных изолятов, выделенных из уредициальных спорообразцов бурой ржавчины пшеницы трёх агроклиматических зон (подтайга, лесостепь и степь) с 15 сортов, включённых в ГР РФ и допущенных к использованию в Омской области, показал отличия по расовому, фенотипическому и генотипическому составу патогена изученных зон.

На стандартном наборе сортов - дифференциаторов с 2009 по 2011 гг. в спорообразцах патогена идентифицировано шесть физиологических рас гриба: 6, 12, 57, 61, 77 и 144 (рис. 3, прил. 5). Ежегодно присутствовала 77 раса, доминировавшая в большинстве спорообразцов.

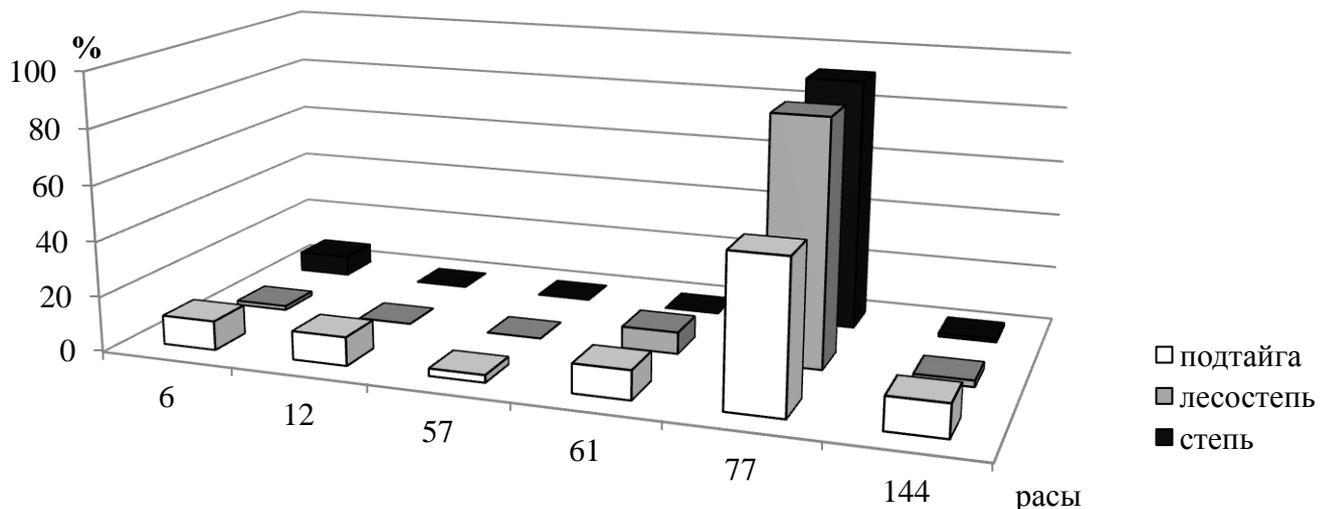


Рисунок 3 – Расовый состав бурой ржавчины пшеницы агроклиматических зон Омской области: подтайга, лесостепь, степь в среднем за 2009-2011 гг., %

Частота встречаемости, самой вирулентной 77 расы, зависела от складывающихся гидротермических условий агроклиматической зоны и сорта растения-хозяина и варьировала в диапазоне от 52,7% до 99,2%. Данные дисперсионного анализа подтвердили, что состав рас зависит от зоны возделывания сорта (доля влияния года = 2,55%, зоны = 6,59%). Наибольшее расовое разнообразие во все годы исследований отмечено в зоне подтайги (рис. 4, прил. 5); наиболее однородный расовый состав гриба – в степной зоне, где ежегодно присутствовало не более двух рас.

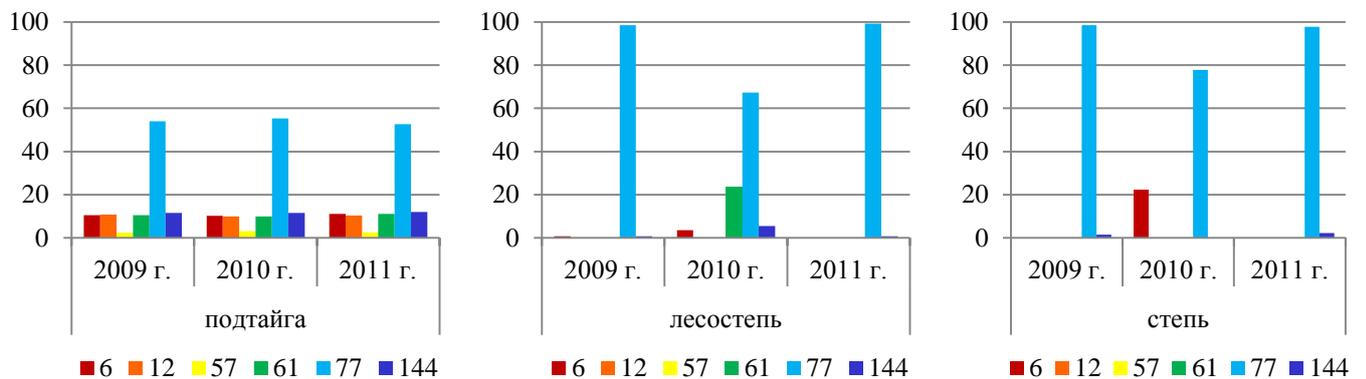


Рисунок 4 – Расовый состав бурой ржавчины пшеницы трёх агроклиматических зон Омской области, 2009-2011гг., %

Результаты анализа расового состава патогена показали снижение расового разнообразия патогена с севера на юг – от зоны подтайги к степи, несмотря на большее количество изученных монопустульных изолятов в зонах степи и лесостепи, где выращивается наибольший сортимент сортов пшеницы яровой различных групп спелости.

Согласно теории сопряжённой эволюции изменение расового и генотипического состава патогена также может быть вызвано изменением генотипа сорта растения-хозяина. Возделывание сортов, различающихся по генам устойчивости, приводит к мобилизации в популяции патогена новых рас. Исходя из родословных сортов Памяти Азиева (Саратовская 29/ Лютесценс 99-80-1) и Омская 32 (Лютесценс 162-84-1/Крис (США)), в их генотипах нет генов устойчивости. При этом, на них преимущественно развивалась наиболее вирулентная 77 раса (90,8-94,7 %). Родословные сортов Алтайская 92

(Новосибирская 67/(Безостая 1/Саратовская 29)) и Тарская 10 (Лютесценс 10-87-8-1/Лютесценс 166-87-5) предполагают наличие генов устойчивости. В составе спорообразца с сорта Алтайская 92 доля 77 расы составляла 19,3-28,6 %, преобладали 6 и 144 расы. В спорообразце с сорта Тарская 10 доля 77 расы составляла 9,6-15,2 %, преобладали 12 и 61 расы, а также присутствовала 57 раса, не встречающаяся в спорообразцах с других сортов (рис. 5, прил. 8). Различия в родословных и соответствующей частоте встречаемости на сортах различных рас патогена, в одних и тех же условиях, указывают на возможность присутствия в сортах генов устойчивости различного механизма действия. Таким образом, гидротермические условия зоны и генотип растения-хозяина обуславливали большее разнообразие и влияли на расовый состав патогена.

На сорте Тарская 10 в сравнении с сортом Памяти Азиева развитие заболевания задерживается, что подтверждается скоростью нарастания заболевания, выраженной площадью под кривой развития болезни (ПКРБ) (рис. 6, прил. 9). Это позволяет растению более продолжительное время сохранять листовую поверхность, что приводит к более длительному периоду воздействия патогена и отбору менее вирулентных рас. Так, из выявленных, 77 раса самая вирулентная, в исследуемом материале она поражала весь стандартный набор сортов-дифференциаторов, в то время как 57 и 61 расы только некоторые из них.

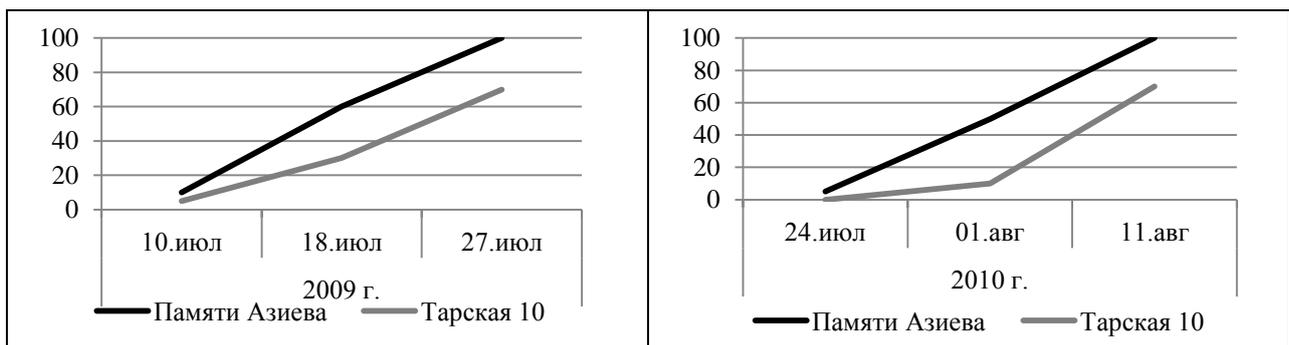


Рисунок 6 – Динамика поражения сортов бурой ржавчиной, %

То есть, сорт Тарская 10 отличался более низкой интенсивностью нарастания поражения бурой ржавчиной, чем сорт Памяти Азиева. Таким образом, создание сортов, на которых задерживается развитие заболевания, способствует предотвращению эпифитотий.

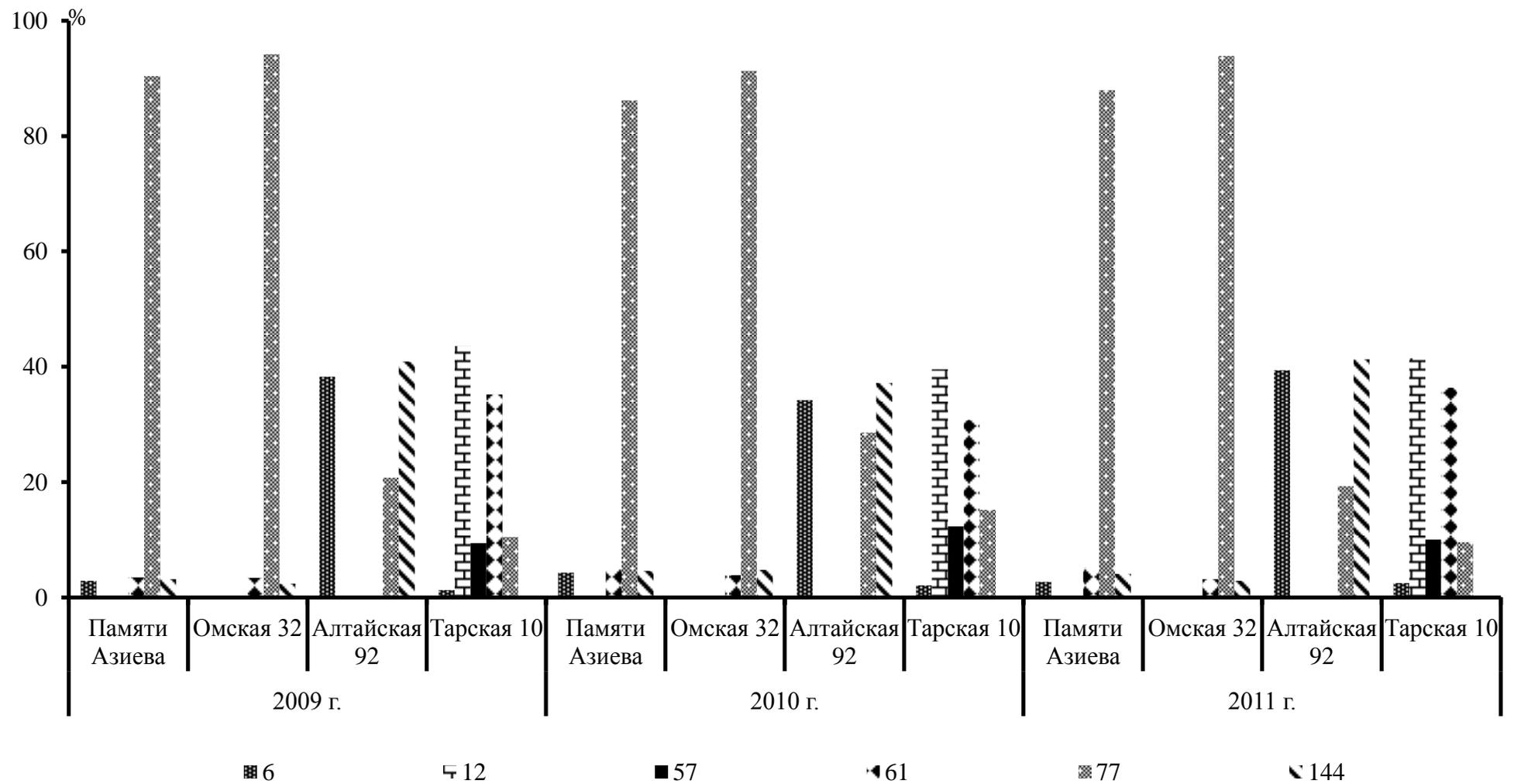


Рисунок 5 – Влияние генотипа растения-хозяина на расовый состав бурой ржавчины пшеницы в подтаёжной зоне Омской области, %.

Кроме того, для приведения данных к международному стандарту определяли фенотипическое разнообразие патогена по реакции устойчивости и восприимчивости 16 изогенных линий к монопустульным изолятам по ключу, предложенному в 1989 году D.L. Long и J.A. Kolmer [240]. Использование буквенного обозначения фенотипа расы патогена позволяет проводить сравнение состава популяций как внутри страны, так и за её пределами. Это помогает рационально и грамотно использовать источники и доноры устойчивости для разработки стратегии и тактики создания устойчивых сортов, отвечающих нуждам конкретного региона.

В результате проведённых исследований было выявлено 17 фенотипических рас (табл. 2).

Таблица 2 – Фенотипический состав популяций *Puccinia triticina* по зонам Омской области, в среднем за 2009-2011 гг., шт. / %

Фенотип (раса)	Количество изолятов по агроклиматическим зонам, шт. / %			в среднем по области, Σ / %
	Подтайга	Лесостепь	Степь	
TJTT	21 / 20,19	42/ 19,53	62/ 42,18	125 / 26,82
TGTT	21 / 20,19	59/ 27,44	36/ 24,49	116 / 24,89
TKTT	3 / 2,88	34/ 15,81	24/ 16,33	61 / 13,09
TQTT	10 / 9,62	32/ 14,88	0	42 / 9,01
TSTT	4 / 3,85	13/ 6,05	15/ 10,20	32 / 6,86
PJTT	17 / 16,35	5 / 2,32	1/ 0,68	23 / 4,93
THTT	4 / 3,85	11/ 5,12	7/ 4,76	22 / 4,72
FKTT	8 / 7,69	11/ 5,12	0	19 / 4,08
FJTT	6/ 5,77	3/ 1,40	0	9/ 1,93
PGTT	3 / 2,88	0	1/ 0,68	4 / 0,86
KKTT	4 / 3,85	0	0	4 / 0,86
TRTT	1 / 0,96	2/ 0,93	0	3 / 0,64
TJTP	0	2/ 0,93	0	2 / 0,43
PHTT	0	0	1/ 0,68	1 / 0,22
PKTT	1 / 0,96	0	0	1 / 0,22
TGTP	1 / 0,96	0	0	1 / 0,22
NJTT	0	1/ 0,47	0	1 / 0,22
Σ изолятов	104/22,32	215/46,14	147/31,54	466 / 100%
Σ фенотипов	14	12	8	17

Ежегодно во всех спорообразцах присутствовали фенотипические расы TJTT и TGTT. В зависимости от агроклиматической зоны доля расы TJTT

составляла от 19,53% в лесостепи до 42,18% в степи; расы TGTТТ – от 20,19% в подтайге до 27,44% в лесостепи. Высокая встречаемость двух рас в среднем по области (TJTТ – 26,82%, TGTТ – 24,89%) говорит об определённом единообразии по генам устойчивости сортов, возделываемых в регионе.

Количественная представленность фенотипов в популяции распределялась подобно физиологическим расам: от максимального количества в зоне подтайги (14 шт.), до минимального в степи (8 шт.). В разрезе лет изучения, наименьшее разнообразие фенотипов отмечено в 2011г., наибольшее в 2009г., варьирование по годам составляло от 3 до 9 (прил. 6).

Выявленные фенотипы незначительно различались по генам вирулентности, их характеристика представлена в таблице 3. Тем не менее, насыщенность каждой расы составляла 12-15 генов, что говорит о полигенной природе вирулентности, из которой вытекают трудности в создании устойчивых сортов.

Таблица 3 – Формула вирулентности фенотипов патогена в Омской области и частота их встречаемости, Σ / %.

Фенотип расы	Встречаемость фенотипов		Гены вирулентности (неэффективные гены Lr, p)
	Σ	%	
TJTТ	125	26,82	1,2a,2c,3a,16,24,3ка,11,17,30,B,10,14a,18
TGTТ	116	24,89	1,2a,2c,3a,16,3ка,11,17,30,B,10,14a,18
TKTТ	61	13,09	1,2a,2c,3a,16,24,26,3ка,11,17,30,B,10,14a,18
TQTТ	42	9,01	1,2a,2c,3a,9,16,3ка,11,17,30,B,10,14a,18
TSTТ	32	6,86	1,2a,2c,3a,9,16,24,3ка,11,17,30,B,10,14a,18
PJTТ	23	4,93	1,2c,3a,16,24,3ка,11,17,30,B,10,14a,18
THTТ	22	4,72	1,2a,2c,3a,16,26,3ка,11,17,30,B,10,14a,18
FKTТ	19	4,08	2c,3a,16,24,26,3ка,11,17,30,B,10,14a,18
FJTТ	9	1,93	2c,3a,16,24,3ка,11,17,30,B,10,14a,18
PGTТ	4	0,86	1,2c,3a,16,3ка,11,17,30,B,10,14a,18
KKTТ	4	0,86	2a,2c,3a,16,24,26,3ка,11,17,30,B,10,14a,18
TRTТ	3	0,64	1,2a,2c,3a,9,16,26,3ка,11,17,30,B,10,14a,18
TJTP	2	0,43	1,2a,2c,3a,16,24,3ка,11,17,30,B,14a,18
PHTТ	1	0,22	1,2c,3a,16,26,3ка,11,17,30,B,10,14a,18
PKTТ	1	0,22	1,2c,3a,16,24,26,3ка,11,17,30,B,10,14a,18
TGTP	1	0,22	1,2a,2c,3a,16,3ка,11,17,30,B,14a,18
NJTТ	1	0,22	1,2c,16,24,3ка,11,17,30,B,10,14a,18

Таким образом, несмотря на незначительность различий рас по генам вирулентности, различия по вирулентности в зависимости от генотипа растения-

хозяина могут быть значительными, что подчёркивает важность возделывания сортов с широкой генетической природой устойчивости.

Анализ вирулентности споробразцов по годам на наборе изогенных линий выявил разнообразие патогена: в 2009 г. обнаружено 23 патотипа, в 2010 г. – 22, в 2011 г. – 16. Только четыре из них: 9,19/S; 19,26/S; 9,19,24/S и 9,19,26/S встречаются ежегодно и, в зависимости от года, занимают от 0,83 до 40,0%. Эти патотипы различаются только по наличию генов вирулентности *p9*, *p24* и *p26* (прил. 7).

Расчёт частоты встречаемости патотипов изученных споробразцов по зонам области показал, что во все годы наибольшее разнообразие наблюдалось в южной лесостепи: в 2009 г. – 20 патотипов, в 2010 г. – 14 и в 2011 г. – 8. По количеству патотипов в споробразцах, как и по числу рас и фенотипов, наименьшее разнообразие выявлено в степной зоне, независимо от дифференцирующего набора и числа изученных монопустульных изолятов (прил. 7).

Суммируя данные анализа вирулентности изолятов за три года по всем зонам и, используя формулу Грина, было выявлено 39 патотипов возбудителя, по 28 в зонах подтайги и лесостепи и 17 в степи; 10 из них: 9,19/S; 9,26/S; 19,26/S; 9,19,24/S; 9,19,26/S; 9,24,26/; 19,24,26/S; 9,19,24,26/S; 9,19,23,24,26/S; 9,19,24,26,29/S встречаются повсеместно, с частотой от 0,86 до 22,32% (табл. 4). Широкое распространение одних и тех же патотипов подтверждает однообразие генетической основы возделываемых в области сортов.

Таблица 4 – Количество и частота встречаемости патотипов в споробразцах бурой ржавчины пшеницы в Омской области, в среднем за 2009-2011 гг., шт./%

Генотип патотипа R/S	Количество и частота встречаемости патотипов в агроклиматических зонах, шт. / %			По области, Σ / %
	подтайга	лесостепь	степь	
9/	1/0,96	0	0	1/0,21
26/	2/1,92	1/0,47	0	3/0,65
9,19/	4/3,85	25/11,63	13/8,85	42/9,01
9,26/	3/2,89	1/0,47	2/1,36	6/1,29
19,24/	1/0,96	1/0,47	0	2/0,43
19,26/	1/0,96	8/3,72	16/10,88	25/5,37

Таблица 4 – Продолжение

Генотип патотипа R/S	Количество и частота встречаемости патотипов в агроклиматических зонах, шт. / %			По области, Σ / %
	подтайга	лесостепь	степь	
24,26/	3/2,89	4/1,86	0	7/1,50
1,9,19/	4/3,85	0	0	4/0,86
2а,9,26/	1/0,96	0	0	1/0,21
9,19,23/	0	6/2,79	0	6/1,29
9,19,24/	3/2,89	9/4,18	5/3,40	17/3,65
9,19,26/	21/20,19	37/17,21	46/31,29	104/22,32
9,19,29/	0	3/1,39	9/6,12	12/2,58
9,24,26/	1/0,96	2/0,93	1/0,68	4/0,86
19,23,26/	0	1/0,47	0	1/0,21
19,24,26/	5/4,81	17/7,90	1/0,68	23/4,94
19,26,29/	0	2/0,93	1/0,68	3/0,65
19,26,36/	1/0,96	1/0,47	0	2/0,43
1,2а,9,19/	5/4,81	0	0	5/1,07
2а,2в,9,19/	1/0,96	0	0	1/0,21
2а,9,19,26/	7/6,73	3/1,39	0	10/2,15
9,19,23,24/	0	7/3,26	0	7/1,50
9,19,23,26/	0	1/0,47	0	1/0,21
9,19,24,26/	15/14,42	28/13,02	27/18,37	70/15,02
9,19,24,29/	0	0	2/1,36	2/0,43
9,19,26,29/	0	6/2,79	14/9,53	20/4,29
19,23,24,26 /	0	2/0,93	1/0,68	3/0,65
19,24,26,29/	0	8/3,72	0	8/1,72
1,2а,2в,9,19/	2/1,92	12/5,58	0	14/3,00
1,2а,2в,9,26/	0	1/0,47	0	1/0,21
1,2а,9,19,26/	1/0,96	0	0	1/0,21
2а,2в,9,19,26/	9/8,65	4/1,86	1/0,68	14/3,00
2а,9,19,24,26/	1/0,96	0	0	1/0,21
9,19,23,24,26/	1/0,96	5/2,33	3/2,04	9/1,93
9,19,23,26,29/	1/0,96	2/0,93	0	3/0,65
9,19,24,26,29/	3/2,89	17/7,90	4/2,72	24/5,15
1,2а,2в,9,19,26/	6/5,77	0	0	6/1,29
2а,2в,9,19,24,26/	1/0,96	0	1/0,68	2/0,43
2а,2в,9,19,26,29/	1/0,96	0	0	1/0,21
Σизолятов / Σпатотипов	104/28	215/28	147/17	466/100

Анализ генофонда спорообразцов по годам по вирулентности на расширенном наборе изогенных линий серии Thatcher показал, что линии с генами устойчивости Lr2c, 3, 3bg, 3ка, 10, 11, 14, 16, 17, 18, 20, 21, 27, 30, 32, 33,

43, 44, 46, 48 и В проявили восприимчивость ко всем выделенным изолятам. Не поразились ни одним из них линии с генами устойчивости Lr28, 41 и 47, что совпадает с данными, полученными при анализе Новосибирской популяции [149, 150]. Высокую эффективность ($r > 90\%$) ко всем монопустульным изолятам патогена проявила линия с геном Lr19, к большинству – Lr9. Средней эффективностью (r от 57 до 87%) к большинству патотипов обладала линия с геном Lr26, к отдельным - 2а, 2в и 29, (рис. 7, прил. 10).

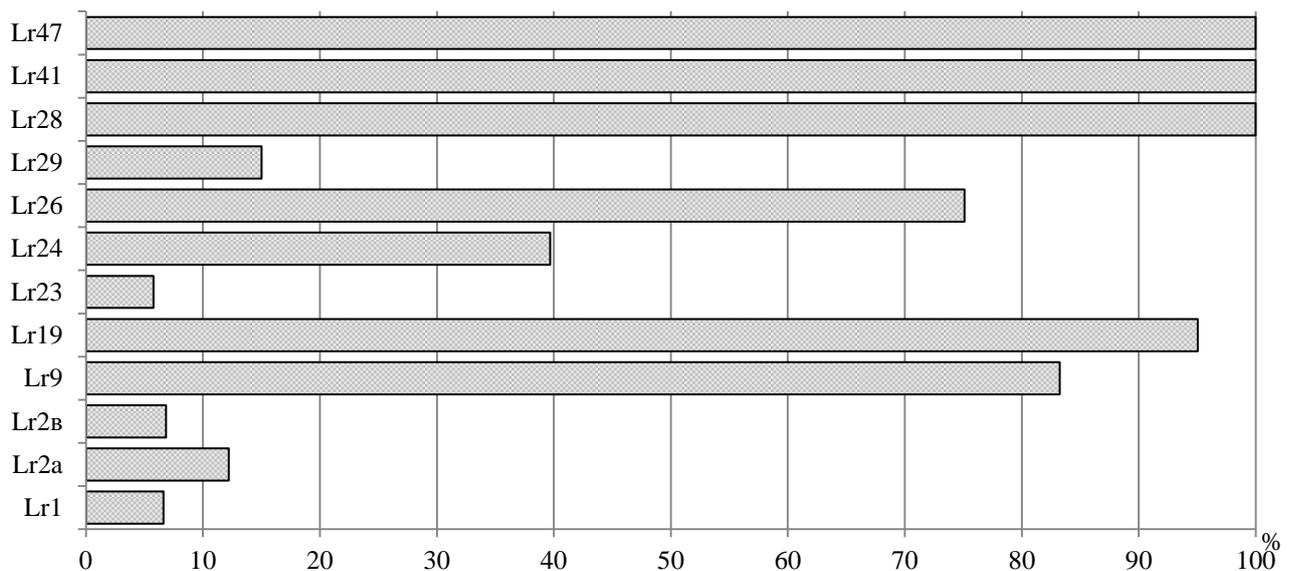


Рисунок 7 – Устойчивость изогенных линий сорта Thatcher к бурой ржавчине пшеницы в Омской области, 2009-2011 гг., %.

Следовательно, гены Lr9, 19, 26, 28, 41 и 47 могут обеспечить устойчивость в разных агроклиматических зонах области, при условии сдерживания увеличения площади посева под сортами их содержащими.

Исключение составлял генотип спорообразца с сорта Тарская 10 из зоны подтайги: линия Th Lr1 проявила устойчивость к 85% изолятов этого спорообразца, а линии Th Lr2а и Th Lr2в устойчивы на 70 и 40%, соответственно.

Анализ генофонда спорообразцов по зонам на моногенных линиях показал, что линии с генами Lr28, 41 и 47 проявили иммунитет ко всем изолятам, высокую и среднюю эффективность имели линии с генами резистентности Lr9, Lr19 и Lr26 их устойчивость составляла от 71,63 % до 97,96 %. Устойчивость линий с геном Lr24 несколько ниже: от 28,85 до 51,63 %, в зависимости от агроклиматической зоны (рис. 8, прил. 11).

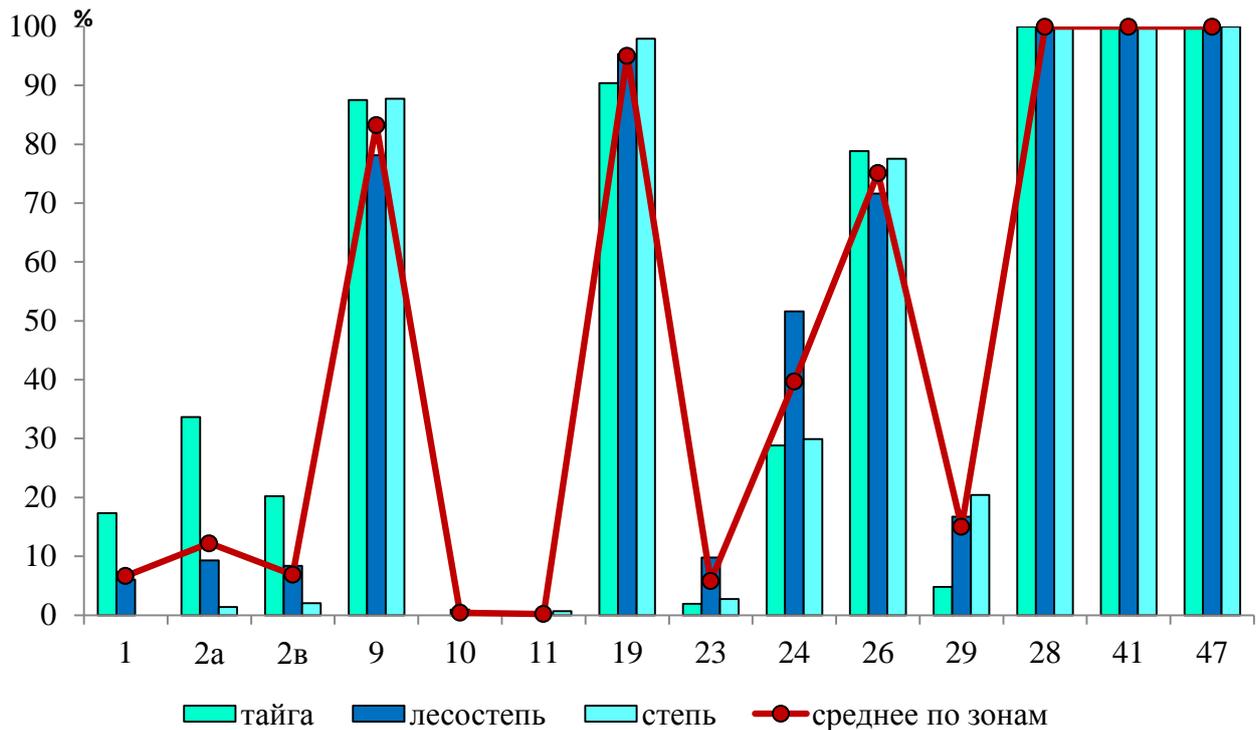


Рисунок 8 – Эффективность Lr-генов устойчивости к изолятам бурой ржавчины в зависимости от агроклиматической зоны.

То есть, сорта и линии, несущие гены устойчивости Lr9, 19, 24, 26, 28, 41 и 47 следует включать в скрещивания для выведения иммунных форм, с учётом особенностей структуры популяций, агроклиматических зон и их мозаичного размещения.

Влияние генотипа сорта на структуру популяции патогена подтверждается фенотипическим составом споробразцов патогена с сортов, отличающихся по наличию генов устойчивости: сорт Дуэт, имеющий ген Lr9 более восприимчив к расе TQTT; сорт Памяти Азиева, не имеющий генов устойчивости в значительной степени поражается расой TGTT (табл.7).

Таблица 7 - Фенотипический состав патогена в зоне лесостепи (Москаленский ГСУ), %

Сорт	Lr гены	Фенотип (раса), %								
		TJTT	TGTT	TKTT	TSTT	THTT	TQTT	FJTT	TRTT	NJTT
Памяти Азиева	-	15	80	5	0	0	0	0	0	0
Омская 28	-	35	25	20	0	10	0	5	0	5
Дуэт	9	0	0	0	15	0	75	0	10	0

Таким образом, различие сортов по генам устойчивости обуславливает

отбор различных рас патогена.

Влияние генотипа растения-хозяина на структуру популяции патогена подтверждается поражаемостью линий с Lr-генами инфекцией собранной с сортов, отличающихся по наличию генов устойчивости. Спорообразец с сорта Дуэт, обладающего геном Lr9 (LrTr), поражает изогенную линию с геном устойчивости Lr9 на 100 %; с сорта Памяти Азиева, не имеющего генов устойчивости – только на 35 % (южная лесостепь) (табл. 8).

Таблица 8 – Влияние генотипа растения-хозяина на генофонд патогена, %

Название сорта растения - хозяина	Поражаемость линий с Lr генами, %								
	2a	2b	9	15	19	24	26	29	36
	Подтайга								
Памяти Азиева	100	100	55	100	25	20	5	100	60
Омская 36	100	100	10	100	5	40	40	90	30
	Южная лесостепь								
Памяти Азиева	100	100	35	100	7,5	20	2,5	57,5	32,5
Новосибирская 15	100	100	0	100	0	10	0	90	10
Омская 28	90	95	0	90	0	80	30	100	0
Дуэт	100	100	100	100	10	15	10	70	65
	Степь								
Памяти Азиева	100	100	0	100	0	0	25	75	37,5
Омская 36	100	100	0	100	0	25	5	5	5
Омская 37	95	0	10	100	5	20	20	80	55

Кроме того, изоляты возбудителя бурой ржавчины, выделенные из спорообразца с сорта Дуэт, независимо от пункта и даты сбора, поражают не только изогенную линию с геном устойчивости Lr9, но и исходную родительскую форму (к-54049), что подтверждает их идентичность [99, 134]. Влияние сорта растения-хозяина на структуру популяции патогена в данной работе показано на примере преодоления гена устойчивости Lr9 [97], в ряде других работ – гена Lr19 [38, 88].

Для обоснования типичности сходства или различия расового состава спорообразцов патогена по агроклиматическим зонам были рассчитаны коэффициенты сходства (r). Во все годы исследования (2009-2011гг.) выявлено высокое сходство спорообразцов возбудителя бурой ржавчины зон лесостепи и степи: от 70,91 до 100 %; в 2010 и 2009 годах – зон подтайги и лесостепи: от

63,64 до 97,50 %. Установлено отличие спорообразцов зоны подтайги в 2011 г. ($r = 10\%$) как от лесостепи, так и от степи (табл. 9).

Таблица 9 – Коэффициенты сходства по расовому составу спорообразцов бурой ржавчины пшеницы по агроклиматическим зонам области, %

Агроклиматическая зона	Подтайга			Лесостепь		
	2009г.	2010г.	2011г.	2009г.	2010г.	2011г.
Лесостепь	97,50	63,64	10,00	-	-	-
Степь	98,50	74,49	10,00	98,75	70,91	100

Расчёт коэффициента сходства по фенотипическому и генотипическому составам патогена показал несколько более низкие значения, но в целом тенденция сходства и различия сохранилась (прил. 12).

На основании выше изложенного можно сделать следующие выводы:

- состав возбудителя зависел от агроклиматических условий зоны возделывания сорта и генотипа-растения хозяина, при этом наблюдалось снижение расового и фенотипического разнообразия патогена с севера на юг – от зоны подтайги к степи, независимо от числа изученных монопустульных изолятов;

- в большинстве спорообразцов доминировали: 77 физиологическая раса гриба, две фенотипические расы – TJTT и TGTT, патотип P9P19P26;

- влияние генотипа растения-хозяина на состав спорообразцов патогена обусловлено различиями в родословных: наличием/отсутствием сортов с устойчивостью по типу медленного ржавления и расоспецифических генов устойчивости;

- устойчивость большинства резистентных сортов, возделываемых в регионе, обусловлена геном Lr 9;

- гены: Lr2a, 2в, 9, 19, 26, 29, проявившие частичную, и гены: Lr28, 41, 47, проявившие полную устойчивость к выделенным изолятам, способны обеспечить устойчивость в разных агроклиматических зонах области; их следует использовать для выведения резистентных форм, применяя мозаичное размещение сортов, что снизит вероятность появления эпифитотий;

- по расовому, фенотипическому и генотипическому составу спорообразцы возбудителя бурой ржавчины агроклиматических зон лесостепи и степи имели

высокое сходство во все годы исследований, зон подтайги и лесостепи – в 2009 и 2010 гг.; отличие спорообразцов зоны подтайги от зон лесостепи и степи отмечено в 2011 г.

3.2 Вирулентность популяции возбудителя бурой ржавчины пшеницы в Омской области и сопредельных регионах

Массовое развитие бурой ржавчины на яровой пшенице в Западной Сибири, как считают Б.Г. Рейтер [132], В.А. Чулкина [185], Л.А. Михайлова [105], И.Г. Одинцова, Л.Ф. Шеломова [114, 115, 116] является следствием заноса урединиоспор возбудителя воздушными потоками с озимых посевов из Северного Кавказа и южных регионов европейской части страны. Доказательством заноса инфекции служит регулярное появление в начале развития болезни необычных для региона рас, которые быстро элиминируются из популяции [87, 112].

Основываясь на возможности заноса инфекции в Омскую область, в исследования были включены спорообразцы из Восточной Сибири (Красноярск) и Южного Урала (Челябинск), которые, предположительно, также могут оказать влияние на состав популяции патогена Западной Сибири. Мониторинг расового и генотипического состава спорообразцов патогена осуществляли аналогично анализу популяции бурой ржавчины Омской области. Результаты исследования показали значительное отличие расового состава спорообразцов Восточной Сибири от Западной Сибири и Южного Урала, что может говорить об изолированности и отсутствии влияния этой популяции на популяцию бурой ржавчины Омской области.

Так, в спорообразцах Омской и Челябинской областей ежегодно присутствовала 6 раса, в 2010 и 2011 гг. – 61 раса, не встречающиеся в Красноярске. Доля распространённой повсеместно 77 расы в популяции в Омске и Челябинске в 2009 и 2011 гг. превышала долю этой расы в Красноярске в 3-7 раз (табл. 12).

Таблица 12 – Расовый состав популяций бурой ржавчины пшеницы, %

Раса	Доля рас в популяциях по годам и пунктам сбора, %											
	2009 г.			2010 г.			2011 г.			в среднем за 2009-2011 гг.		
	Чел-к	Омск	Кр-ск	Чел-к	Омск	Кр-ск	Чел-к	Омск	Кр-ск	Чел-к	Омск	Кр-ск
6	12,66	0,48	0	4,76	13,89	0	3,57	0,67	0	6,99	3,65	0
10	0	0	0	0	0	2,94	0	0	10,87	0	0	4,60
12	8,86	0	0	61,90	0	0	14,29	5,33	0	28,35	1,72	0
20	0	0	3,39	0	0	23,53	0	0	2,17	0	0	9,70
57	1,27	0	0	0	0	0	1,78	1,33	0	1,02	0,43	0
61	5,06	0	0	23,82	12,96	0	3,57	4,67	0	10,82	4,51	0
68	0	0	0	0	0	2,94	0	0	0	0	0	0,98
77	60,76	98,56	20,34	9,52	62,04	29,41	69,64	88,00	13,04	46,64	86,69	20,93
117	0	0	1,70	0	0	0	0	0	0	0	0	0,57
122	0	0	49,15	0	0	41,18	0	0	73,91	0	0	54,75
144	11,39	0,96	0	0	11,11	0	5,37	0	0	5,59	3,00	0
167	0	0	0	0	0	0	1,78	0	0	0,59	0	0
172	0	0	25,42	0	0	0	0	0	0	0	0	8,47

Между популяциями Южного Урала и Западной Сибири в большинстве лет исследования отмечается высокое сходство. Это подтверждается и статистически (табл. 13). В среднем за три года коэффициенты сходства популяций Омска и Челябинска составляли 59,95 %; Омска и Красноярска, также как Челябинска и Красноярска – 20,93 %.

Таблица 13 – Сходство популяций бурой ржавчины пшеницы, %

Пункт сбора	Коэффициенты сходства популяций, %			
	2009 г.	2010 г.	2011 г.	2009-2011 гг
Омск/Челябинск	62,20	27,24	80,74	59,95
Омск/Красноярск	20,34	29,41	13,04	20,93
Челябинск/Красноярск	20,34	9,52	13,04	20,93

Исходя из данных по расовому составу, а также коэффициентам сходства можно заключить, что в популяции патогена из Челябинска и Омска присутствуют расы отличные от рас популяции из Красноярска.

Однако, популяции Омска и Челябинска также не идентичны по расовому составу и соотношению рас по годам: состав инокулюма, собранного в разных регионах с одних и тех же сортов, показывает большую зависимость отличий по генам авирулентности от места сбора, а не сорта (табл. 14.). В инокулюмах с сортов Новосибирская 15 и Памяти Азиева, собранных в Омске, преобладают генотипы с

генами авирулентности: 9, 19, 26, 28, 41 и 47; в инокулюмах из Челябинска – кроме: 9, 19, 28, 41 и 47, также, в зависимости от сорта, велика доля авирулентных генов: 1, 2а, 15 и 26.

Таблица 14 – Влияние пункта сбора инокулюма с сортов Новосибирская 15 и Памяти Азиева на генотипический состав патогена, %

Lr гены	Содержание генов авирулентности, %			
	2010 г.		2011 г.	
	Новосибирская 15		Памяти Азиева	
	Омск	Челябинск	Омск	Челябинск
1	0	80,9	0	21,4
2а	0	90,5	0	25,0
2в	0	28,6	0	8,9
9	93,3	100	97,8	94,6
15	0	80,9	0	26,8
19	100	100	100	100
23	0	0	0	0
24	0	0	0	7,1
26	100	4,8	76,1	67,9
29	13,3	0	15,2	35,7
36	20	0	0	0
28	100	100	100	100
41	100	100	100	100
47	100	100	100	100

Анализ данных генотипического состава популяций в целом по регионам подтверждает различия по генам авирулентности в зависимости от места сбора инокулюма (табл. 15). В среднем за три года, в спорообразцах Омской области преобладали генотипы с высоким содержанием генов авирулентности: 9, 19, 26, 28, 41 и 47, в отдельные годы – 24; в спорообразцах из Челябинска: 2а, 9, 19, 28, 41 и 47, в отдельные годы – 1, 15, 24 и 26; в спорообразцах из Красноярска: 3а, 3ка, 9bg, 11, 19, 26, 28, 41 и 47, в отдельные годы – 24.

Таким образом, в регионах Омской, Челябинской областей и Красноярском крае эффективными генами устойчивости являются Lr9, 19, 26, 28, 41, 47. Кроме того, в Омской области сохраняет свою эффективность ген устойчивости Lr24; в Челябинской области – Lr1, 2а, 15 и 24; в Красноярске – Lr3 и 11.

Таким образом, анализ вирулентности популяции возбудителя бурой ржавчины пшеницы Западной Сибири и сопредельных регионов позволяет сделать следующие выводы:

– между популяциями бурой ржавчины Южного Урала и Западной Сибири в большинстве лет отмечалось высокое сходство; значительное отличие расового состава споробразцов Восточной Сибири говорит об изолированности данной популяции;

– отличия по генам авирулентности в большей степени зависят от региона, в меньшей – от сорта;

– в регионах Омской, Челябинской областей и Красноярском крае эффективными генами устойчивости являются Lr9, 19, 26, 28, 41, 47; а также: Lr24 в Омской области; Lr1, 2a, 15 и 24 – в Челябинской области; Lr 11 и 23 – в Красноярском крае.

Таблица 15 – Генотипический состав популяций бурой ржавчины пшеницы, 2009-2011 гг.

Пункт сбора		Содержание генов авирулентности, %													
		1	2a	2b	3a	9	10	11	15	19	23	24	26	29	28,41,47
Омск	2009 г.	0	0,96	0,96	0	75,00	0	0,48	1,92	93,27	3,85	74,52	87,02	19,23	100
	2010 г.	12,96	37,96	20,37	0	92,59	1,85	0	33,33	94,44	8,33	9,24	76,85	5,56	100
	2011 г.	11,33	9,33	5,33	0	88,00	0	0	0,67	98,00	6,67	13,33	57,33	16,00	100
	ср.	8,10	16,08	8,89	0	85,20	0,62	0,16	11,97	95,24	6,28	32,36	73,73	13,60	100
Красноярск	2009 г.	0	0	0	16,33	95,92	0	73,47	0	100	16,33	69,39	100	20,41	100
	2010 г.	2,9	0	0	29,4	97,1	0	55,9	0	100	8,8	8,8	97,1	8,8	100
	2011 г.	0	0	0	13,0	100	0	84,8	0	97,8	0	0	97,8	36,9	100
	ср.	0,97	0	0	19,58	97,67	0	71,39	0	99,27	8,38	26,06	98,30	22,04	100
Челябинск	2009 г.	16,46	39,97	17,72	0	96,20	1,27	0	45,57	93,67	2,53	83,54	86,08	18,99	100
	2010 г.	80,9	90,5	28,6	0	100	0	0	80,9	100	0	0	4,8	0	100
	2011 г.	21,4	25,0	8,9	0	94,6	0	0	26,8	100	0	7,1	67,9	35,7	100
	ср.	39,59	51,82	18,41	0	96,93	0,42	0	51,09	97,89	0,84	30,21	52,93	18,23	100

3.3 Оценка устойчивости родительских форм и гибридов к тест-клонам

Для эффективного использования родительских форм в качестве доноров устойчивости к бурой ржавчине необходимо знать не только генетическую природу их устойчивости, но и число генов её обуславливающих.

В результате мониторинга вирулентности спорообразцов бурой ржавчины пшеницы было подтверждено наличие в популяции Омской области патотипов вирулентных к гену Lr9. Это позволило отобрать тест-клоны патогена R/9 и S/9, которые в дальнейшем использовали для идентификации генов устойчивости исходных родительских форм.

Использование тест-клонов патогена (фитопатологический тест) позволяет предположить не только наличие у сортов и гибридных популяций генов устойчивости, но и выявить их однородность по резистентности. С этой целью в лабораторных условиях, на стадии проростков, проводилась оценка родительских форм и гибридных популяций, с использованием патотипов R/9 и S/9. Восприимчивость наблюдается, когда один из комплементарных генов (у растения или гриба) или оба они представлены рецессивными аллелями в гомозиготном состоянии во всех наборах комплементарных генов. Если же какой-нибудь из комплементарных наборов, как у хозяина, так и у гриба содержит доминантный ген, то растение или сорт будет устойчивым [14].

Оценка родительских форм к патотипу R/9 показала, что устойчивость проявили: тестеры Лютесценс 4140, Lr38, Тулеевская и материнская форма Дуэт; частичную устойчивость (MR) – Страда Сибири. К патотипу S/9 все сорта были восприимчивы, за исключением сорта Страда Сибири и линии Лютесценс 4140, показавших частичную устойчивость (MR) (табл. 16).

Таблица 16 – Оценка устойчивости родительских форм на стадии проростков к патотипам бурой ржавчины пшеницы

Родительские формы, St	R/9	S/9
Омская 32	S	S
Омская 33	S	S
Страда Сибири	MR	MR
Светланка	S	S
Омская 35	S	S
Дуэт	R	S

Таблица 16 – Продолжение

Тулеевская	R	S
Lr 38	R	S
Лютесценс 4140	R	MR
Памяти Азиева St (S)	S	S
Одинцовская 35-1 St (R)	R	R

Все растения гибридных популяций, полученных от скрещивания сорта Дуэт с Тулеевской и линией Lr38, в F₁ проявили резистентность к патотипу R/9; в F₂, расщепления по устойчивости не наблюдалось: все растения были резистентны, что предполагает присутствие в них гена устойчивости Lr9 или Lr38 (табл. 17). В комбинации Дуэт/Лютесценс 4140 в F₁ все растения были устойчивы, в F₂ наблюдалось расщепление 3R:1S, что свидетельствует о различии в контроле устойчивости родителей, обусловленном не только геном Lr9.

Таблица 17 – Расщепление в гибридных популяциях F₁, F₂ по устойчивости к патотипу бурой ржавчины R/9

Гибридные популяции	F ₁	F ₂			Соотношение R:S	χ^2
		Всего	R	S		
Омская 32/Л 4140	R	64	47	17	3:1	0,08
Омская 33/Л 4140	R	106	89	17	13:3	0,51
Омская 35/Л 4140	R	61	43	18	3:1	0,66
Светланка/Л 4140	R	68	48	20	3:1	0,71
Страда Сибири/Lr 38	R	70	61	9	13:3	1,60
Страда Сибири/Л 4140	R	66	54	12	13:3	0,01
Дуэт/Тулеевская	R	62	62	0	R	-
Дуэт/Lr38	R	67	67	0	R	-
Дуэт/Л 4140	R	66	52	14	3:1	0,51

Достоверно при $\chi^2 < 3,84$

Расщепление в F₂ в гибридных популяциях: Омская 32/Лютесценс 4140, Омская 35/Лютесценс 4140 и Светланка/Лютесценс 4140 также соответствует соотношению 3R:1S, т.е., между родительскими формами имеются различия минимум по 1 гену устойчивости.

Во втором поколении гибридов, от скрещивания сорта Страда Сибири с тестерами Lr38 и Лютесценс 4140, а также в комбинации Омская 33/Лютесценс 4140, полученное соотношение 13R:3S свидетельствует о контроле устойчивости двумя дубликатными генами (один доминантный и один рецессивный), т.е., родительские формы различаются минимум по 2-м генам устойчивости.

Таким образом, оценка гибридов F_1 и F_2 к тест-клону R/9 показала, что устойчивость у родительских форм детерминируется 1-2-мя генами. Анализ родословных даёт возможность предположить, что у сорта Страда Сибири присутствует ген Lr23, у Лютесценс 4140 – Lr9 и Lr77 [64, 215].

Оценка к патотипу S/9 гибридных популяций, полученных при скрещивании линии Лютесценс 4140 с сортами Омская 32, Омская 35 и Светланка, а также гибридных популяций Дуэт/Тулеевская и Дуэт/Lr38, показала восприимчивость всех растений F_1 и F_2 , т.е., устойчивость сортов Дуэт, Тулеевская и Лютесценс 4140 обуславливает ген Lr9 (табл. 18).

Таблица 18 – Расщепление в гибридных популяциях F_2 по устойчивости к патотипу бурой ржавчины S/9

Гибридные популяции	F_1	F_2			Соотношение R:S	χ^2
		Всего	R	S		
Омская 32/Л4140	S	64	0	64	S	-
Омская 33/Л4140	S	106	20	86	3:13	0,001
Омская 35/Л4140	S	61	0	61	S	-
Светланка/Л4140	S	68	0	68	S	-
Страда Сибири/Lr38	S	70	13	58	3:13	0,02
Страда Сибири/Л4140	MS	61	14	47	3:13	0,71
Дуэт/Тулеевская	S	62	0	62	S	-
Дуэт/Lr38	S	67	0	67	S	-
Дуэт/Л 4140	MR	66	17	49	1:3	0,02

Достоверное при $\chi^2 < 3,84$

Расщепление 3R:13S отмечено в комбинациях Омская 33/Лютесценс 4140, Страда Сибири/Lr38, Страда Сибири/Лютесценс 4140, что даёт возможность предположить наличие генов, ответственных за контроль устойчивости у сортов Страда Сибири, Омская 33 и линии Лютесценс 4140.

В гибридной популяции Дуэт/Лютесценс 4140 в F_2 расщепление соответствовало 1R:3S, т.е., родительские формы различались по 1 рецессивному гену, ответственному за устойчивость.

Таким образом, анализ родительских форм и их гибридных популяций F_1 , F_2 с использованием тест-клонов R/9 и S/9 показал отсутствие гена Lr9 у сортов: Омская 32, Омская 33, Светланка и Омская 35; его присутствие в сортах Дуэт, Тулеевская, Лютесценс 4140 и наличие других генов устойчивости у Лютесценс 4140 и Страды Сибири.

Данные о количестве генов, отвечающих за устойчивость у изученных форм, помогут целенаправленно включать их в скрещивания при создании иммунных сортов.

3.4 Оценка полевой устойчивости к бурой ржавчине

В течение вегетационного периода полевая оценка на устойчивость к бурой ржавчине проводилась трижды, начиная с момента появления первых пустул заболевания: в 2009 и 2010 годах – 29 июля, в 2011 г. – 31 июля. Вторая оценка была сделана в 2009 г. – 13 августа, в 2010 г. – 10 августа, в 2011 г. – 15 августа. Проведение третьей оценки выполнено в 2009 г. 27 августа, в 2010 г. – 23 августа, в 2011 г. – 29 августа. Данные по оценке родительских форм представлены на рисунке 9, приложении 13.

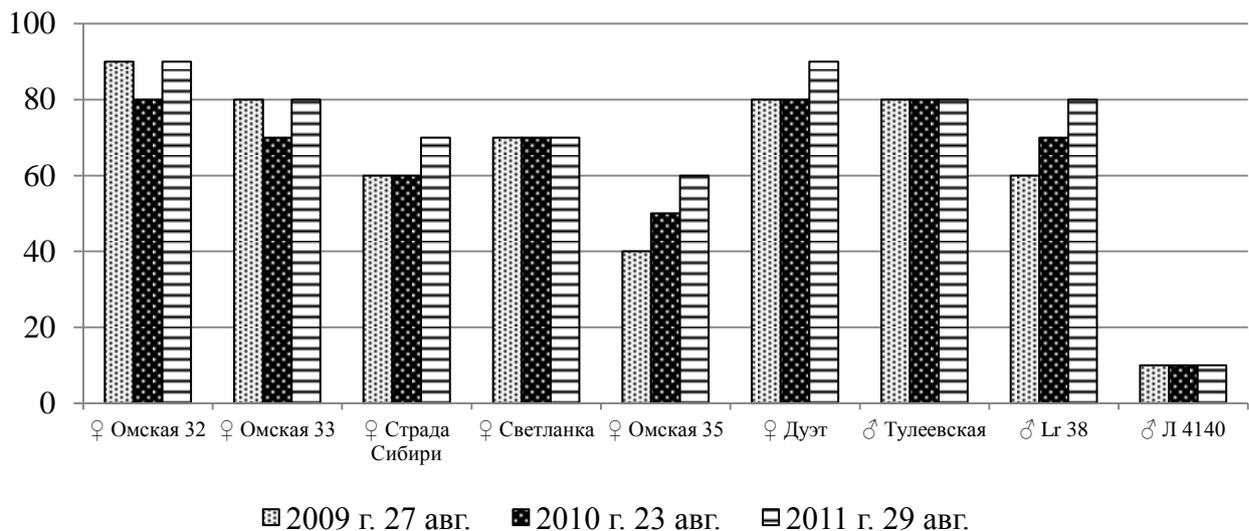


Рисунок 9 – Полевая оценка устойчивости родительских форм к бурой ржавчине пшеницы, 2009-2011 гг., %

Согласно полученным данным наибольшую устойчивость к бурой ржавчине проявил тестер Лютесценс 4140, поражение которого за годы исследований (2009 - 2011 гг.) составляло 5-10%; максимальное поражение 80-90 % отмечено у сортов Омская 32, Омская 33, Дуэт, Тулеевская.

Анализ резистентности гибридных форм показал, что в годы исследований наибольшей устойчивостью (поражение не больше 30%) характеризуются гибридные популяции F_1 , полученные при скрещивании материнских форм с

тестером Лютесценс 4140. Среднюю степень устойчивости (поражение не более 50%) имели гибридные популяции: Страда Сибири/Lr38, Омская 35/Тулеевская, Омская 35/Lr38 (табл. 19).

Таблица 19 – Полевая оценка поражаемости гибридов F₁ к бурой ржавчине пшеницы

Гибридные комбинации	2009 г.	2010 г.	2011 г.
Омская 32/Тулеевская	90	70	80
Омская 32/Lr 38	80	60	70
Омская 32/Л 4140	20	10	20
Омская 33/ Тулеевская	90	80	80
Омская 33/Lr 38	70	60	70
Омская 33/Л 4140	20	10	10
Страда Сибири/Тулеевская	80	60	70
Страда Сибири/Lr 38	40	30	30
Страда Сибири/Л 4140	20	10	10
Светланка/Тулеевская	80	80	80
Светланка/Lr 38	70	60	70
Светланка/Л 4140	20	30	20
Омская 35/Тулеевская	40	30	30
Омская 35/Lr 38	30	30	20
Омская 35/Л 4140	20	10	10
Дуэт/Тулеевская	80	60	80
Дуэт/Lr 38	80	60	70
Дуэт/Л 4140	60	40	60

По результатам трёхлетней полевой оценки устойчивости к природной популяции патогена считаем возможным рекомендовать, для создания резистентных сортов, включать в скрещивания линию Лютесценс 4140.

4. Генетический анализ основных хозяйственно-ценных признаков

Как указывалось выше, создаваемые сорта должны сочетать устойчивость к патогенам с высокой урожайностью. Изучив взаимодействие растения-хозяина и патогена, динамику вирулентности патотипов бурой ржавчины в популяциях, а также наличие генов устойчивости в сортах-донорах, следует определить перспективность сортов для селекции с помощью комбинационной способности, которая даёт информацию о селекционной ценности родительских форм по их гибридам, определяет вклад аддитивных и неаддитивных эффектов генов, позволяет судить о характере взаимодействия генов, их роли в наследовании признаков и свойств организма, а также выявлять донорские способности сортов.

Преимущество метода подбора пар на основе комбинационной способности родителей в том, что селекционную ценность сортов можно предсказать на основе характеристики уже двух первых поколений и среди них провести отбор в последующих генерациях. Большое внимание развитию этого метода уделяется в работах Н. В. Турбина [160, 161], М.А. Федина и Д.Я. Силис [168], В.К. Савченко [141] и других.

Г.Е. Sprague и L.A. Tatum [281, 282] предложили комбинационную ценность одной и той же формы выражать двумя способами: средней величиной гетерозиса, проявляющегося по всем гибридным комбинациям – общая комбинационная способность (ОКС) и отклонением от этой величины какой-либо конкретной комбинации – специфическая комбинационная способность (СКС). Предполагают, что ОКС обуславливается аддитивными (суммарными) эффектами генов, тогда как СКС - неаддитивными взаимодействиями генов (эпистаз, доминирование и сверхдоминирование) [18, 94].

Аддитивные эффекты генов имеют особое значение для селекции самоопылителей. По мере расщепления популяции сокращается доля гетерозигот. При этом сохраняются лишь эффекты, связанные с гомозиготами, т.е. эффективность отбора чистых линий определяется, главным образом, значениями аддитивных эффектов полиморфных локусов. Вклад аддитивных эффектов можно

оценить в ранних поколениях, прогнозируя таким способом эффективность отбора после расщепления [12].

М.А. Федин [165] отмечал, что уровень гетерозиса гибридов F_1 не всегда может служить критерием вероятности проявления в расщепляющихся поколениях ценных форм, так как гетерозис определяется неаддитивными факторами, эффекты которых не закрепляются в потомстве. Именно поэтому изучение СКС самоопылителей в практическом плане представляет меньший интерес для селекции новых сортов, чем ОКС. ОКС, контролируемая аддитивными эффектами генов, закрепляющимися в ходе селекции, может служить показателем поведения гибридов в последующих поколениях и частоты положительных трансгрессий. Причём, предпочтение отдаётся сортам с высокой ОКС по нескольким признакам одновременно. Следовательно, ОКС может рассматриваться как наиболее ценный критерий оценки исходного материала [94].

Э.Д. Неттевич [111], В.А. Зыкин, Л.Д. Таран [53], Н.А. Калашник, В.И. Молин [62], Ю.С. Ларионов [77] указывают на необходимость постоянных оценок по комбинационной способности, т.к. связь между средними величинами и оценками эффектов ОКС не всегда существенна. В процессе изучения комбинационной способности в ряде исследований [61, 65, 159, 168] установлено, что варианты ОКС и СКС изменяются в разной степени. В одних случаях более стабильно проявление аддитивных эффектов, в других изменяются и те и другие. Конечный результат зависит от изучаемых исходных форм по конкретным признакам и условий вегетации.

Основным методом определения специфической комбинационной ценности являются диаллельные скрещивания, в основе которых лежит скрещивание линий между собой во всех возможных комбинациях. Впервые систему диаллельных скрещиваний для оценки ОКС и СКС применили G.E. Sprague и L.A. Tatum [281, 282]. При наличии большого числа линий оценить каждую из них по специфической комбинационной способности технически невозможно. Поэтому целесообразно на первом этапе отбирать лучшие линии по общей комбинационной способности, при скрещивании которых выявляется

превосходство гибридов перед родительскими формами, и лишь потом, методом диаллельного скрещивания выделить лучшие комбинации, то есть отобрать оптимальные варианты по специфической комбинационной способности [12, 37].

Существуют различные методики для оценки общей комбинационной способности: G.F. Sprague, L.A. Tatum [281, 282], R.A. Rojas [268], C.R. Henderson [223], В.И. Найман [221], В. Griffing [219]; В.К. Савченко [140]; Р.И. Рутц [137]. Наиболее распространённый метод оценки селективируемого материала по комбинационной способности, предложенный R.L. Davis [203] – топкросс, при котором все испытываемые линии скрещивают с одной формой, получившей название анализатора или тестера. Тестером может быть сорт, гибрид или линия, в зависимости от культуры и требований к анализатору. Главное, чтобы анализатор был прост в использовании и отвечал всем требованиям программы по скрещиванию.

Схемы топкроссных скрещиваний можно использовать для предварительного изучения комбинационной способности линий перед включением их в диаллельные скрещивания, а также при детальном изучении комбинационной способности линий и подборе лучших гибридных комбинаций. Фактически они незаменимы при скрещивании двух наборов генетически разнокачественных родительских форм. Изучение результатов диаллельных скрещиваний и топкроссов показало, что точность оценок комбинационной способности линий в последнем случае практически не снижается, но значительно сокращается объем скрещиваний [12].

Указанный подход к характеристике исходного материала для гибридизации на основе изучения их комбинационной способности позволяет иметь представление о характере действия и взаимодействия генов, их роли в наследовании признаков и свойств, в проявлении эффекта гетерозиса и в выявлении донорских способностей сортов и линий. Эти сведения необходимы для определения стратегии и тактики отбора [94].

Генетический анализ количественных признаков проводился у родительских форм и гибридов первого и второго поколений по следующим

биометрическим характеристикам урожая: период всходы-колошение, высота растения, общая кустистость, продуктивная кустистость, число зёрен главного колоса, масса зерна главного колоса, масса зерна растения, масса 1000 зёрен.

4.1 Период всходы-колошение

По продолжительности периода всходы-колошение можно судить о длине вегетационного периода [179], с которым связано множество других свойств, определяющих «уход» от засухи, поражение болезнями, и, как следствие, количественные и качественные показатели урожая. В наших исследованиях метеоусловия периода всходы-колошение можно охарактеризовать как относительно прохладные с неравномерным выпадением осадков в 2009 г.; более тёплые с частыми осадками, способствовавшими его затягиванию в 2010 г.; жаркие с меньшим количеством осадков, вызвавшим сокращение фаз всходы-кущение и всходы-колошение в 2011 г.

Всходы в среднем появлялись через 6-7 суток после посева. Этому способствовали благоприятные погодные условия: близкие к оптимальным температуры в сочетании с достаточным увлажнением.

Среди изучаемых родительских форм к среднеранним относятся сорта: Омская 32, Страда Сибири, Тулеевская; к среднеспелым – Омская 33, Светланка, Дуэт, линия Lr38 и Лютесценс 4140; к среднепоздним – Омская 35. В среднем в годы исследований родительские формы соответствовали своей группе спелости (прил. 14). Так, в 2009 г. продолжительность периода всходы - колошение у раннеспелых сортов составляла 44 суток, у среднеспелых – 45-46 суток, а у позднеспелых – 47 суток; в 2010 г. – 47 суток, 48-50 суток и 51-53 суток, по группам спелости соответственно. В 2011 г. продолжительность данного межфазного периода была близка к 2009 г. и составляла: для среднеранних форм – 42-43 суток, для среднеспелых – 44-45 суток, для среднепоздних – 46-47 суток.

Наибольшая продолжительность периода всходы-колошение у родительских форм отмечена в 2010 г.

Расчёт комбинационной способности предполагает генотипические различия между гибридными популяциями. Результаты однофакторного дисперсионного анализа свидетельствовали о достоверности различий. Наибольшее влияние на формирование продолжительности периода всходы-колошение у гибридов оказал генотип. На его долю приходилось от 72,1 % до 90,9 % у F₁ и от 85,9 % до 96,8 % у F₂ (табл. 20).

Таблица 20 – Влияние факторов на изменчивость продолжительности периода всходы - колошение в однофакторном дисперсионном анализе, %

Источник варьирования, %	2009 г.	2010 г.		2011 г.	
	F ₁	F ₁	F ₂	F ₁	F ₂
Гибридные популяции	72,1*	88,1*	85,9*	90,9*	96,8*
Повторности	19,4	7,2	10,7*	5,3	1,4
Случайные отклонения	8,5	4,8	3,4	3,8	1,8

*Достоверно при P < 0,05

Результаты двухфакторного дисперсионного анализа показали, что существенное влияние на продолжительность периода всходы-колошение у гибридов имело взаимодействие генотип x год: в F₁ – 82,36 %, в F₂ – 85,74 % (табл. 21).

Таблица 21 – Влияние факторов на изменчивость продолжительности периода всходы - колошение в двухфакторном дисперсионном анализе, %

Фактор	2009 г. - 2011 г.	
	F ₁	F ₂
A (год)	0,02	0,03
B (генотип)	0,02	0,01
AB (генотип x год)	82,36	85,74
Ошибка	17,60	14,22

*Достоверно при P < 0,05

В генетическом контроле изученного признака преобладали варианты ОКС, что свидетельствует о доминировании генов с аддитивным типом действия. Стоит отметить, что наибольший вклад в изменчивость признака вносили ОКС материнских форм, составляя в среднем за 2009-2011 гг.: 60 % у F₁ и 58,9 % у F₂ (рис.10, прил. 15).

Анализ данных эффектов ОКС показал, что при создании среднеранних сортов в качестве доноров на сокращение периода всходы-колошение следует использовать сорта Омская 32, Страда Сибири, Тулеевская и линию Лютесценс 4140 (прил. 16). При создании среднеспелых сортов в качестве доноров

рекомендуем сорта Омская 33, Светланка, Дуэт и линию Lr38, при создании среднепоздних сортов – Омская 35.

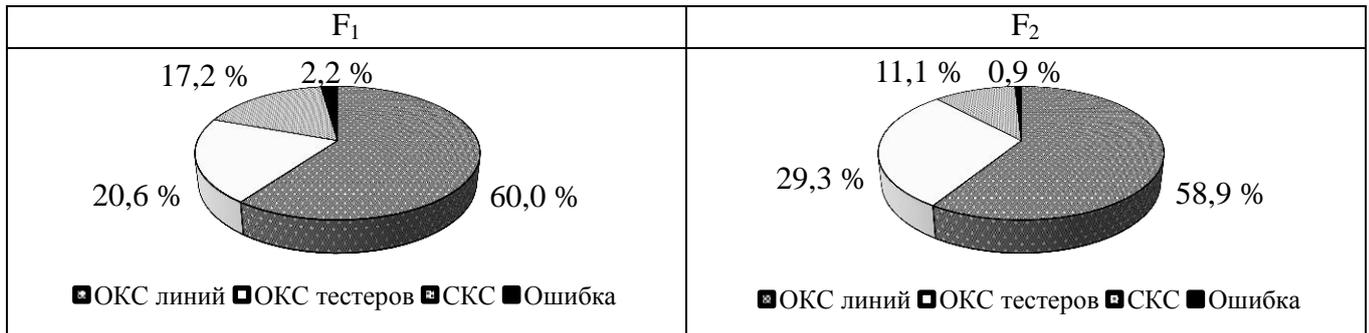


Рисунок 10 – Вклад родительских форм в характер наследования периода всходы-колошение, %, в среднем за 2009-2011 гг.

Проявление различий по продолжительности периода всходы - колошение у гибридов было связано как с генотипическим разнообразием материала, включаемого в скрещивания, так и с изменчивостью характера наследования данного признака под воздействием условий внешней среды. Размах изменчивости во втором поколении гибридов, помимо модифицирующего действия внешних условий, можно объяснить также расщеплением по генам, контролирующим признак.

Анализ средних показателей по гибридным популяциям позволяет сделать вывод, что они соответствуют одному из родителей по продолжительности периода всходы-колошение. В целом гибридные популяции можно отнести к группе среднеспелых сортов. При скрещивании родительских форм среднеранней группы Омская 32 и Тулеевская, их гибридные популяции, независимо от поколения, также были среднеранними. При скрещивании Омской 32 с тестером из среднеспелой группы – Лютесценс 4140, полученные гибридные популяции (за исключением F₂ в 2010г.) были среднеранними. При скрещиваниях среднепоздней материнской формы Омская 35 с тестерами, независимо от их группы спелости, во втором поколении в 2010 и в 2011 гг. полученные гибридные популяции были, как и материнская форма, среднепоздними.

Из вышеизложенного следует, что наследование группы спелости было обусловлено генотипом материнских форм.

4.2 Высота растения

Среди морфологических признаков пшеницы стебель растения относится к той категории признаков, которые не являются элементами, определяющими продуктивность, но от степени его выраженности зависит архитектура растения. В то же время, высота растения – важный показатель, связанный с прочностью стебля, а, значит, и с его устойчивостью к полеганию: полегание хлебов снижает урожай на 25-50 % [72, 193]. При прочих равных условиях, низкорослые формы имеют преимущество перед высокорослыми растениями как более устойчивые к полеганию в условиях достаточного увлажнения [33].

В наших исследованиях родительские формы существенно различались по высоте растений. Среди материнских форм наименьшая высота была отмечена у сорта Страда Сибири и составляла 72,3 – 73,9 см. Среди тестеров наиболее низкорослой в 2009 г. и в 2011 г. была линия Лютесценс 4140 (82,1 см и 71,3 см, по годам соответственно), в 2010 г. – Lr38 (81,5 см) (табл. 22).

Таблица 22 – Высота растений родительских форм и гибридных популяций F₁ и F₂, см., 2009-2011 гг.

Сорт, линия	2009 г.		2010 г.			2011 г.		
	P	F ₁	P	F ₁	F ₂	P	F ₁	F ₂
Омская 32	80,4	92,2	83,4	84,4	82,8	85,8	80,4	84,4
Омская 33	93,8	90,3	83,6	89,3	87,1	85,7	81,6	84,6
Страда Сибири	73,9	88,7	72,3	78,8	80,9	73,7	76,1	78,9
Светланка	82,5	90,9	78,2	87,0	82,4	76,0	81,9	83,2
Омская 35	83,2	91,3	75,8	78,5	77,9	84,6	79,3	75,8
Дуэт	77,2	90,8	83,8	81,4	79,8	84,5	85,1	77,9
Тулеевская	87,3	91,6	82,7	81,9	82,6	81,5	76,6	78,6
Lr38	86,4	91,8	81,5	84,0	82,9	86,1	85,0	83,7
Лютесценс 4140	82,1	88,8	83,4	83,8	80,0	71,3	71,3	80,0
Среднее	83,0	90,7	80,5	83,2	81,8	81,0	80,7	80,8
НСР ₀₅	2,12	1,78	1,47	1,53	1,50	1,65	0,99	1,30

Гибридные популяции F₁ и F₂ наиболее низкорослыми были в 2011 г. (высота составляла в среднем 80,7 см и 80,8 см, по поколениям соответственно). В 2009 г. самыми низкорослыми были гибридные популяции первого поколения, полученные при участии материнской формы Страда Сибири (88,7 см); в 2010 г. и

в 2011 г. – гибридные популяции первого и второго поколений, полученные с участием материнской формы Омская 35 (в 2010 г. F_1 – 78,5 см, F_2 – 77,9 см; в 2011 г. F_1 – 79,3 см, F_2 – 76,8 см), а также гибридные популяции F_2 , полученные от сорта Дуэт (в 2010 г. – 79,8 см, в 2011 г. – 77,9 см). При участии тестеров наиболее низкорослые гибридные популяции получены в скрещиваниях с Лютесценс 4140 (в 2009 г. F_1 – 88,8 см; в 2010 г. F_2 – 80,0 см; в 2011 г. F_1 – 71,3 см).

В целом, наиболее низкорослыми были гибридные популяции, в которых хотя бы один из родителей был низкорослым.

Результаты однофакторного дисперсионного анализа свидетельствовали о достоверности различий между гибридными популяциями по данному показателю. Наибольшее влияние на высоту растений у гибридов оказал генотип. На его долю приходилось от 97,3% до 98,2% у F_1 и от 93,4% до 97,0% у F_2 (табл. 23).

Таблица 23 – Влияние факторов на изменчивость высоты растений в однофакторном дисперсионном анализе, %

Источник варьирования	2009 г.	2010 г.		2011 г.	
	F_1	F_1	F_2	F_1	F_2
Гибридные популяции	92,9*	98,2*	93,4*	97,3*	97,0*
Повторности	4,2	0,7	5,3*	2,3*	2,1
Случайные отклонения	2,9	1,1	1,4	0,4	0,9

*Достоверно при $P < 0,05$

Результаты двухфакторного дисперсионного анализа показали, что значительное влияние на изменчивость признака у гибридов оказало также взаимодействие генотип x год: на его долю приходилось 78,4% у F_1 и 79,5% у F_2 (табл. 24).

Таблица 24 – Влияние факторов на изменчивость высоты растений в двухфакторном дисперсионном анализе, %

Фактор	2009 г. - 2011 г.	
	F_1	F_2
A (год)	2,46	1,52
B (генотип)	0,05	0,04
AB (генотип x год)	78,74	79,50
Ошибка	18,75	18,93

*Достоверно при $P < 0,05$

В генетическом контроле изученного признака преобладали варианты ОКС, что свидетельствует о доминировании генов с аддитивным типом действия. Следует отметить, что вклад материнских и отцовских форм был различен: в 2009 г. и в 2011 г. у гибридных популяций F_1 наибольший вклад в изменчивость признака внесли тестеры (44,6% и 71,8% по годам соответственно) (прил. 15). В 2010 г. у гибридных популяций F_1 наибольший вклад принадлежал материнским формам: 71,9%. У гибридных популяций F_2 в 2010-2011 г. наибольший вклад также внесли материнские формы (49,6% и 45,6% по годам соответственно). Однако роль тестеров в эти годы тоже была существенной: в 2010 г. на их долю пришлось 25,3%, а в 2011 г. – 45,2%, что почти равнозначно вкладу материнских форм за данный год. Роль СКС была также существенной и различалась по годам исследований. Наибольший вклад СКС внесли в 2009 г. – 43,6%; в 2010 г. – 17,6% (F_1) и 24,6% (F_2); в 2011 г. – 9,6% (F_1) и 9,0% (F_2). В среднем за 2009-2011 гг. доля вариантов ОКС составляла: 75,9% у F_1 и 82,9% у F_2 (рис.11).

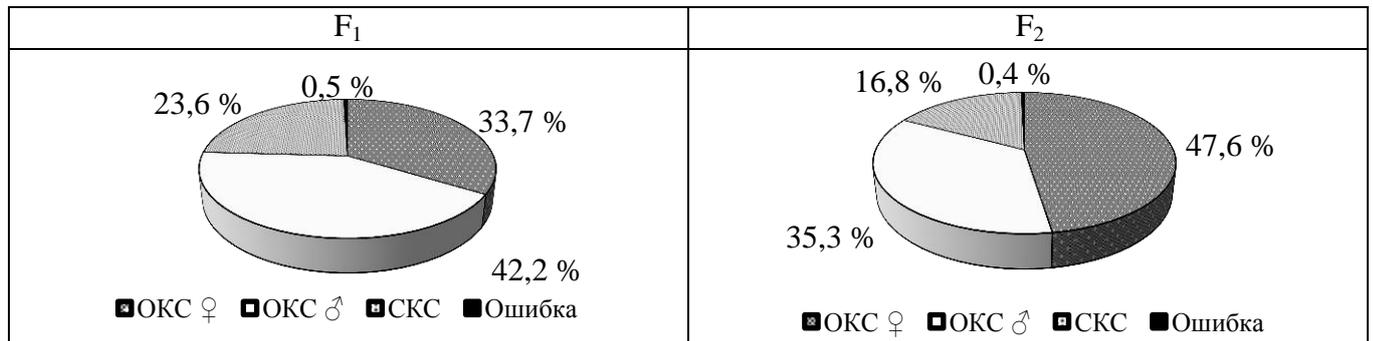


Рисунок 11 – Вклад родительских форм в характер наследования высоты растений, в среднем за 2009-2011 гг.

Анализ эффектов ОКС показал, что при создании низкорослых сортов в качестве доноров на снижение высоты растений следует использовать сорта Омская 32, Страда Сибири, Тулеевская и линию Лютесценс 4140 (прил. 16).

4.3 Кустистость

Способность сортов образовывать побеги кущения имеет большое значение для создания оптимальной густоты стеблестоя в посевах пшеницы [124]. Различают общую кустистость – количество всех стеблей на одно растение и продуктивную кустистость – количество колосоносных стеблей на одно растение.

Общая кустистость обычно превышает продуктивную: при разреженном посеве она может быть на 30-50 % выше. Однако, в условиях оптимальной влажности и температуры продуктивная кустистость может достигать 20-25 продуктивных стеблей на одно растение [74].

О роли кушения пшеницы яровой в повышении урожая существуют прямо противоположные мнения. Отрицательную оценку кушению хлебных злаков дают Г. Габерланд [31] и Г.М. Медведев [91], выступая против повышенного кушения. Напротив, положительную роль усиленного кушения в повышении урожайности отмечают П.К. Иванов [54], О.М. Милютина, В.К. Мовчан [100], Л.А. Кротова [73]. Они указывают на тесную корреляцию продуктивности растения с продуктивной кустистостью и продуктивностью главного колоса.

Для признака «продуктивная кустистость» установлено сильное влияние взаимодействия «генотип/среда». При учёте данного показателя наблюдаются резкие различия по годам и между формами [194].

В наследовании способности к кушению имеют значение как аддитивные, так и неаддитивные эффекты генов, последние могут приводить к гетерозисному эффекту и к депрессии [109, 183, 239, 266].

В наших исследованиях наиболее благоприятные условия для формирования дополнительных стеблей отмечались в 2009 году: повышенная влажность на фоне пониженных температур, близких к оптимальным для прохождения фазы кушения. В условиях 2010 г. в фазу кушения наблюдалась относительно высокая температура при влажности близкой к норме; в 2011 г. – постепенное повышение температуры на фоне снижения количества осадков.

Показатель общей кустистости у материнских форм варьировал по годам (табл. 25). Так, в 2009 г. наибольшую кустистость имели сорта – Страда Сибири (6,2 шт.), Омская 35 (6,2 шт.) и Дуэт (6,4 шт.); в 2010 г. – Омская 33 и Омская 35 (по 5,8 шт.); в 2011 г. – Омская 35 (5,8 шт.). Среди тестеров во все годы исследований наибольшую кустистость имел сорт Тулеевская (в 2009 г. – 6,7 шт., в 2010 г. – 6,4 шт., в 2011 г. – 6,2 шт.); также высокие показатели имели линии: в

2010 г. – Lr38 (6,3 шт.) и Лютесценс 4140 (6,1 шт.), в 2011 г. – Лютесценс 4140 (6,0 шт.)

Таблица 25 – Общая кустистость родительских форм и гибридных популяций F₁ и F₂, шт.

Сорт, линия	2009 г.		2010 г.			2011 г.		
	P	F ₁	P	F ₁	F ₂	P	F ₁	F ₂
Омская 32	5,2	4,9	5,6	4,8	6,8	4,9	5,1	5,8
Омская 33	5,5	4,9	5,8	5,5	7,2	5,5	5,0	6,3
Страда Сибири	6,2	5,8	4,5	5,7	7,4	5,7	5,7	6,0
Светланка	4,8	5,6	4,3	5,5	6,5	4,6	5,3	6,1
Омская 35	6,2	5,7	5,8	6,1	7,7	5,8	5,6	6,8
Дуэт	6,4	6,7	5,7	5,9	7,5	5,6	6,4	7,1
Тулеевская	6,7	5,5	6,4	5,9	7,3	6,2	5,6	6,3
Lr38	5,5	5,6	6,3	5,5	7,3	5,5	5,6	6,1
Лютесценс 4140	5,7	5,6	6,1	5,3	6,9	6,0	5,3	6,6
Среднее	5,8	5,8	5,6	5,6	7,2	5,5	5,5	6,4
НСР ₀₅	0,25	0,22	0,23	0,17	0,21	0,44	0,21	0,22

В среднем по годам наибольшая общая кустистость у родителей и гибридных популяций F₁ отмечена в 2009 г. Наибольшую кустистость во все годы имели гибридные популяции с сортом Дуэт (в 2009 г. F₁ – 6,7 шт., в 2010 г. F₁ – 5,9 шт., F₂ – 7,5 шт., в 2011 г. F₁ – 6,4 шт., F₂ – 7,1 шт.). Высокую кустистость имели гибридные популяции, полученные при участии материнской формы Омская 35: в 2010 г. F₁ – 6,1 шт., F₂ – 7,7 шт., в 2011 г. F₂ – 6,8 шт.

В целом, среди гибридных популяций наибольшая общая кустистость отмечена в комбинациях с участием материнских форм Омская 35 и Дуэт.

Результаты однофакторного дисперсионного анализа свидетельствовали о достоверности различий между гибридными популяциями по данному показателю. Наибольшее влияние на общую кустистость у гибридов оказал генотип: 93,5% – 96,1% у F₁ и 93,6% – 96,0% у F₂ (табл. 26).

Таблица 26 – Влияние факторов на изменчивость общей кустистости в однофакторном дисперсионном анализе, %

Источник варьирования	2009 г.	2010 г.		2011 г.	
	F ₁	F ₁	F ₂	F ₁	F ₂
Гибридные популяции	94,6*	96,1*	96,0*	93,5*	93,6*
Повторности	4,3*	3,1*	2,0	4,9*	4,7
Случайные отклонения	1,1	0,8	2,0	1,6	1,8

*Достоверно при P < 0,05

Результаты двухфакторного дисперсионного анализа показали, что большое влияние на изучаемый признак также оказало взаимодействие генотип x год. На его долю приходилось 80,73 % у F_1 и 80,75 % у F_2 (табл. 27).

Таблица 27 – Влияние факторов на изменчивость общей кустистости в двухфакторном дисперсионном анализе, %

Фактор	2009 г. - 2011 г.	
	F_1	F_2
А (год)	0,04	0,03
В (генотип)	0	0
АВ (генотип x год)	80,73	80,75
Ошибка	19,22	19,23

*Достоверно при $P < 0,05$

В генетическом контроле изученного признака преобладали варианты ОКС, что свидетельствует о доминировании генов с аддитивным типом действия. На долю вариантов ОКС приходилось в первом поколении гибридных популяций от 84,3% до 90,9%, во втором – от 91,1% до 94,9%; варианты СКС составляли 8,5% - 17,8% и 4,6% - 8,4%, по поколениям соответственно (прил. 15). Преобладающий вклад в изменчивость признака вносили материнские формы, за исключением гибридных популяций F_1 в 2010 г., когда вклад материнских и отцовских форм был примерно одинаков. В среднем за 2009-2011 гг. доля вариантов ОКС составляла: 85,7% у F_1 и 93,0% у F_2 (рис.12).

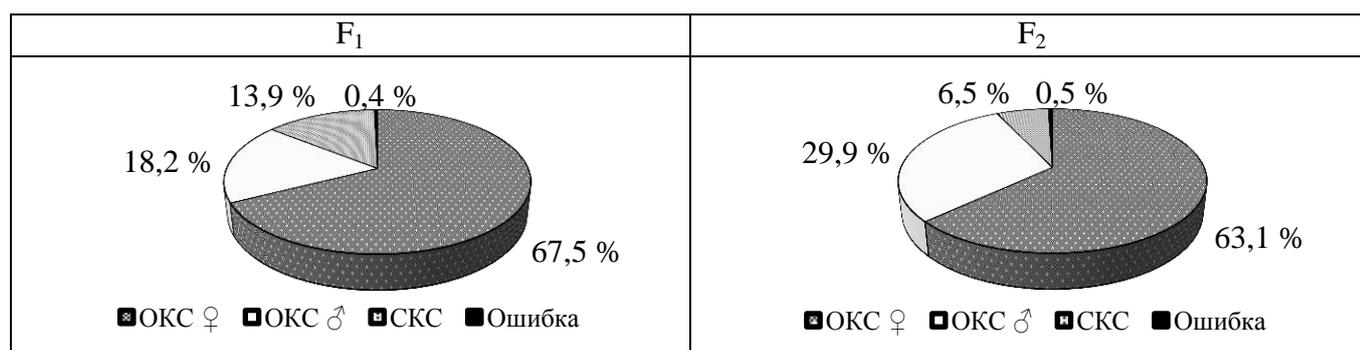


Рисунок 12 – Вклад родительских форм в характер наследования общей кустистости, в среднем за 2009-2011 гг.

Анализ эффектов ОКС показал, что в качестве доноров на увеличение общей кустистости следует использовать сорта Омская 35 и Дуэт (прил. 16).

Продуктивная кустистость тесно связана с продуктивностью растения и служит маркерным признаком при отборе продуктивных генотипов в расщепляющихся гибридных популяциях [54, 73, 100].

Количество продуктивных стеблей у родительских форм и их гибридов представлено в таблице 28. Наибольшую продуктивную кустистость среди тестеров во все годы исследований имел сорт Тулеевская (в 2009 г. – 6,7 шт., в 2010 г. – 6,2 шт., в 2011 г. – 5,9 шт.). Среди материнских форм высокие показатели имели сорта: в 2009 г. – Страда Сибири (6,0 шт.), Омская 35 (6,1 шт.) и Дуэт (6,1 шт.); в 2010 г. – Омская 35 (5,7 шт.); 2011 г. – Страда Сибири (5,6 шт.).

Таблица 28 – Продуктивная кустистость родительских форм и гибридных популяций F₁ и F₂, шт.

Сорт, линия	2009 г.		2010 г.			2011 г.		
	P	F ₁	P	F ₁	F ₂	P	F ₁	F ₂
Омская 32	5,1	4,6	5,5	4,6	6,2	4,6	4,6	4,9
Омская 33	5,5	4,8	5,5	5,1	6,6	5,3	4,7	5,6
Страда Сибири	6,0	5,6	4,4	5,1	6,8	5,6	5,1	5,4
Светланка	4,6	5,3	3,8	5,0	5,8	4,3	4,8	5,1
Омская 35	6,1	5,3	5,7	5,5	7,0	5,4	5,0	5,8
Дуэт	6,1	6,4	5,5	5,5	6,9	5,5	5,4	6,2
Тулеевская	6,7	5,2	6,2	5,4	6,6	5,9	5,1	5,5
Lr38	5,4	5,3	6,1	5,1	6,7	4,6	4,9	5,3
Лютесценс 4140	5,7	5,4	5,9	4,9	6,3	5,8	4,8	5,7
Среднее	5,7	5,3	5,4	5,1	6,5	5,2	4,9	5,5
НСР ₀₅	0,27	0,20	0,28	0,19	0,21	0,37	0,21	0,24

В среднем по годам наибольшая продуктивная кустистость у гибридных популяций F₁ отмечена в 2009 г. (5,3 шт.); F₂ – в 2010 г. (6,5 шт.). Стабильно по годам высокая продуктивная кустистость отмечена в гибридных популяциях с участием материнской формы Дуэт (F₁ в 2009 г. – 6,4 шт., в 2010 г. – 5,5 шт., в 2011 г. – 5,4 шт.; F₂ в 2010 г. – 6,9 шт., в 2011 г. – 6,2 шт.). Высокие показатели наблюдались и в гибридных популяциях с участием сорта Омская 35 (F₁ в 2010 г. – 5,5 шт., F₂ в 2010 г. – 7,0 шт., в 2011 г. – 5,8 шт.).

В целом, среди гибридных популяций наибольшая продуктивная кустистость отмечена в комбинациях с участием материнских форм Омская 35 и Дуэт.

Результаты однофакторного дисперсионного анализа свидетельствуют о достоверности различий между гибридными популяциями по данному показателю. Наибольшее влияние на продуктивную кустистость у гибридов

оказывал генотип. На его долю приходилось от 93,5% до 96,8% у F₁ и от 89,9% до 94,2% у F₂ (табл. 29).

Таблица 29 – Влияние факторов на изменчивость продуктивной кустистости в однофакторном дисперсионном анализе, %

Источник варьирования	2009 г.	2010 г.		2011 г.	
	F ₁	F ₁	F ₂	F ₁	F ₂
Гибридные популяции	96,6*	96,8*	94,2*	93,5*	89,9*
Повторности	2,5	1,8	4,2	2,3	7,7*
Случайные отклонения	0,9	1,4	1,7	4,2	2,5

*Достоверно при P < 0,05

Результаты двухфакторного дисперсионного анализа показали, что значительным также было взаимодействие генотип x год. На его долю приходилось 80,74 % у F₁ и 80,75 % у F₂ (табл. 30).

Таблица 30 – Влияние факторов на изменчивость продуктивной кустистости в двухфакторном дисперсионном анализе, %

Фактор	2009 г. - 2011 г.	
	F ₁	F ₂
A (год)	0,03	0,02
B (генотип)	0	0
AB (генотип x год)	80,74	80,75
Ошибка	19,23	19,23

*Достоверно при P < 0,05

В генетическом контроле изученного признака преобладали варианты ОКС, что свидетельствует о доминировании генов с аддитивным типом действия. На долю вариантов ОКС приходилось в первом поколении от 76,7% до 89,3%, во втором – от 90,4% до 95,2%; варианты СКС составляли 9,6% - 22,9% и 4,4% - 8,9%, по поколениям соответственно (прил. 15). Наибольший вклад в изменчивости признака принадлежал материнским формам. Однако, в 2010 г. у гибридов F₁ вклад материнских и отцовских форм был практически равнозначен. В среднем за 2009-2011гг. доля вариантов ОКС составляла: 83,7% у F₁ и 92,8% у F₂ (рис.13).

Анализ эффектов ОКС показал, что в качестве доноров на увеличение продуктивной кустистости следует использовать сорта Омская 35 и Дуэт (прил. 16).

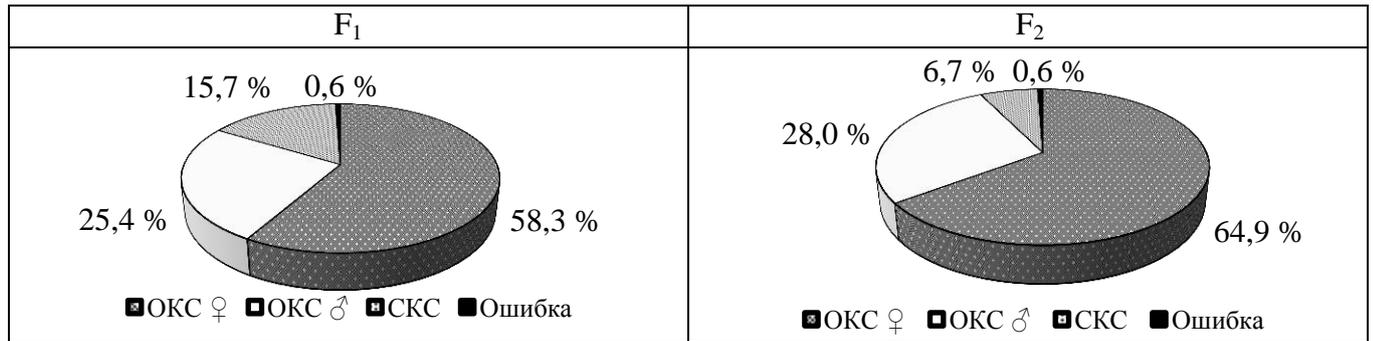


Рисунок 13 – Вклад родительских форм в характер наследования продуктивной кустистости, в среднем за 2009-2011 гг.

4.4 Число зёрен главного колоса

Озернённость колоса является одним из важнейших элементов структуры урожая и тесно коррелирует с продуктивностью растения. Генетическая система контроля озернённости колоса довольно сложная и в значительной степени зависит от условий внешней среды [63, 74, 78].

На уровень развития числа зёрен в главном колосе влияют как особенности исходных форм, так и результат объединения генетического материала разных родителей. По данным В.И. Нахаевой, более низкая озернённость наблюдается при увеличении числа продуктивных стеблей на растение [108].

В наследовании числа зёрен колоса возможно проявление гетерозисного эффекта [5, 71, 107, 139, 167]; промежуточного наследования [84, 167], доминирования лучшего или худшего родителя [14, 35, 62, 71, 178], сверхдоминирования [136] и депрессии [35].

По данным Р.А. Цильке [181], различия между гибридами свидетельствуют о том, что гены с аддитивным действием вносят основной вклад в генетическую систему контроля данного признака, но наряду с этим у ряда гибридов проявляется доминирование. Изменчивость во втором поколении, согласно Р.А. Цильке [181], связана с одной стороны, с расщеплением генов, контролирующих признак, с другой, с условиями внешней среды. Таким образом, признак число зёрен в колосе характеризуется высокой фенотипической изменчивостью.

В наших исследованиях наиболее благоприятным период формирования конуса нарастания был в 2009 году. В фазу всходов – 4 листьев температура была

несколько выше, в фазу кущения – на уровне оптимальной, при высокой влагообеспеченности. Температурный режим в 2010 г. и 2011 г. также был близок к оптимальному. Однако, если в 2010 г. количество осадков было близким к норме, то данный период в 2011 г. можно характеризовать как относительно засушливый. В дальнейшем, во время колошения и цветения пшеницы, наиболее благоприятные по температурному режиму условия для формирования числа зёрен в колосе складывались в 2010 г.

Результаты изучения озернённости главного колоса представлены в таблице 31. Максимальное число зёрен главного колоса, как у родителей, так и у гибридов обоих поколений отмечено в 2010 г. В среднем число зёрен в главном колосе у родительских форм в 2009 г. составляло 35,6 шт., в 2010 г. – 37,6 шт., в 2011 г. – 35,8 шт. Максимальную озернённость колоса во все годы имели: среди материнских форм – позднеспелая Омская 35 (41,3 шт.; 41,7 шт.; 40,3 шт., по годам соответственно); среди отцовских – среднеранняя Тулеевская (36,3 шт. – в 2009 г.; 36,8 шт. – в 2010 г.; 36,9 шт. – в 2011 г.). Также высокие показатели озернённости отмечены у сортов: Омская 33 (в 2009 г. – 38,1 шт., в 2011 г. – 37,2 шт.), Страда Сибири (в 2009 г. – 39,0 шт., в 2011 г. – 39,4 шт.) и Дуэт (в 2009 г. – 39,0 шт., в 2011 г. – 38,9 шт.).

Таблица 31 – Число зёрен главного колоса родительских форм и гибридных популяций F_1 и F_2 , шт.

Сорт, линия	2009 г.		2010 г.			2011 г.		
	P	F_1	P	F_1	F_2	P	F_1	F_2
Омская 32	37,5	34,2	38,2	34,6	36,8	37,8	33,6	32,6
Омская 33	38,1	35,4	36,6	34,8	37,5	37,2	34,2	33,4
Страда Сибири	39,0	35,8	38,4	35,5	39,1	39,4	35,3	36,0
Светланка	35,0	33,3	36,2	33,4	35,1	30,4	33,2	29,9
Омская 35	41,3	41,3	41,7	40,6	39,4	40,3	39,7	34,9
Дуэт	39,0	38,2	37,5	39,6	38,7	38,9	39,2	34,7
Тулеевская	36,3	36,3	36,8	36,5	37,7	36,9	36,3	32,6
Lr38	32,6	36,2	36,9	36,9	37,9	32,0	35,9	34,0
Лютесценс 4140	30,3	36,6	36,4	35,9	37,7	28,8	35,3	34,1
Среднее	36,6	36,4	37,6	36,4	37,8	35,8	35,9	33,6
НСР ₀₅	1,23	0,96	1,04	1,03	1,09	1,07	0,88	1,42

В среднем, по числу зёрен главного колоса гибридные популяции соответствовали родительским формам и незначительно различались по годам по данному признаку. Наибольшее число зерен в колосе во все годы исследований получено в комбинациях с участием материнских форм: у гибридных популяций F₁ – Омская 35 (41,3 шт., 40,6 шт., 39,7 шт., в 2009-2011 гг., соответственно) и Дуэт (38,2 шт., 39,6 шт., 39,2 шт., в 2009-2011 гг., соответственно); у гибридных популяций F₂ – Страда Сибири (39,1 шт. – в 2010 г., 36,0 шт. – в 2011 г.).

Таким образом, наиболее озернённый колос отмечен в комбинациях, полученных с участием материнских форм - Омская 35, Дуэт и Страда Сибири.

Результаты однофакторного дисперсионного анализа свидетельствовали о достоверности различий между гибридными популяциями по данному показателю. Наибольшее влияние на число зерен главного колоса у гибридов оказал генотип. На его долю приходилось от 94,8% до 98,0% у F₁ и от 84,9% до 89,0% у F₂ (табл. 32).

Таблица 32 – Влияние факторов на изменчивость числа зёрен главного колоса в однофакторном дисперсионном анализе, %

Источник варьирования, %	2009 г.	2010 г.		2011 г.	
	F ₁	F ₁	F ₂	F ₁	F ₂
Гибридные популяции	94,8*	98,0*	89,0*	97,3*	84,9*
Повторности	4,2*	0,7	5,8	1,7	11,4*
Случайные отклонения	1,0	1,2	5,2	1,0	3,6

*Достоверно при P < 0,05

Результаты двухфакторного дисперсионного анализа показали, что у гибридов F₁ существенное влияние на изменчивость признака оказал генотип (91,72 %), у гибридов F₂ – год (66,99 %) (табл. 33).

Таблица 33 – Влияние факторов на изменчивость числа зёрен главного колоса в двухфакторном дисперсионном анализе, %

Фактор	2009 г. - 2011 г.	
	F ₁	F ₂
A (год)	5,71	66,99
B (генотип)	91,72	13,12
AB (генотип x год)	2,20	18,63
Ошибка	0,37	1,26

*Достоверно при P < 0,05

В генетическом контроле изученного признака преобладали варианты ОКС, что свидетельствует о доминировании генов с аддитивным типом действия. На

долю вариантов ОКС приходилось в первом поколении от 83,5% до 89,4%, во втором – от 89,0% до 95,2% (прил. 15). Наибольший вклад в изменчивости признака принадлежал материнским формам: от 68,8% до 93,6%. Однако в F₁ существенный вклад внесли эффекты СКС: от 10,3 % до 16,2%. В среднем за 2009-2011 гг. доля вариантов ОКС составляла: 86,2% у F₁ и 92,1% у F₂ (рис.14).

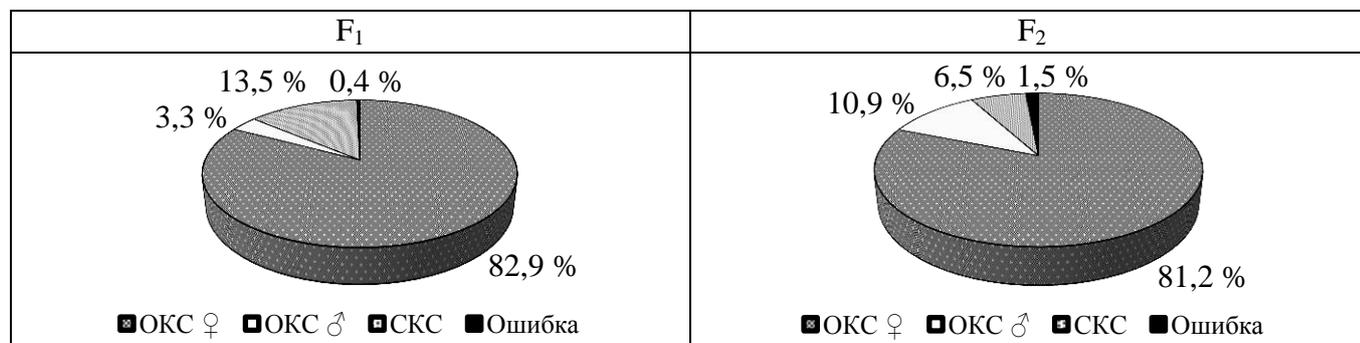


Рисунок 14 – Вклад родительских форм в характер наследования числа зёрен главного колоса, в среднем за 2009-2011 гг.

Анализ эффектов ОКС показал, что в качестве доноров на увеличение числа зёрен главного колоса следует использовать сорта Страда Сибири, Омская 35 и Дуэт (прил. 16).

4.5 Масса зерна главного колоса

Масса зерна колоса прямо пропорциональна его озёрнённости и крупности зерна. Она тесно связана с урожайностью, поэтому может служить надёжным признаком, по которому следует вести отбор высокоурожайных форм при создании новых сортов [82]. Я. Э. Смяловская отмечает, что на характер проявления данного признака экологическая зона оказывает большее влияние, чем генотип [144].

Масса зерна колоса является сильно варьирующим признаком [183, 191]. В частности, Р.А. Цильке [181] отмечал, что наследуемость данного признака варьирует от высокой до низкой.

При изучении генетических параметров было установлено, что существенный вклад в определение анализируемого признака вносил аддитивный эффект генов [46, 86]. Наряду с аддитивным действием генов, определяющую роль играл и неаддитивный эффект: доминирование и сверхдоминирование [239].

А.Н. Лубнин [80], D. Drozd [205], Н.В. Храмцова и В.П. Пьянов [175] по данному признаку отмечали у гибридов проявление гетерозисного эффекта; Р.И. Рутц, Н.В. Храмцова [136] установили у гибридов первого поколения наследование от сверхдоминирования до неполного доминирования.

Признак масса зерна включает в себя несколько компонентов, поэтому подвержен модифицирующему влиянию внешних условий на разных этапах онтогенеза.

Как было сказано выше, наиболее благоприятные условия для формирования озернённости колоса складывались в 2009 г. и 2010 г. Также в эти годы температурный режим был близок к оптимальному в фазу цветения и начала формирования зерновки. Однако, в 2009 г. чрезмерное количество осадков несколько затянуло фазу молочной спелости зерна. В 2011 г. отклонения значений температуры и влажности от нормы в течение всего периода формирования и созревания зерна были более существенны. Таким образом, наиболее благоприятные условия сложились в 2010 г. В целом, на формирование массы зерна главного колоса условия года оказали меньшее влияние, чем генотип исходных форм.

Масса зерна главного колоса родительских форм и их гибридов представлена в таблице 34.

Таблица 34 – Масса зерна главного колоса родительских форм и гибридных популяций F₁ и F₂, г., 2009-2011 гг.

Сорт, линия	2009 г.		2010 г.			2011 г.		
	P	F ₁	P	F ₁	F ₂	P	F ₁	F ₂
Омская 32	1,29	1,19	1,34	1,16	1,32	1,32	1,17	1,04
Омская 33	1,34	1,15	1,28	1,23	1,36	1,35	1,19	1,10
Страда Сибири	1,32	1,26	1,31	1,33	1,47	1,36	1,31	1,18
Светланка	1,00	1,14	1,16	1,13	1,28	1,01	1,15	0,89
Омская 35	1,43	1,41	1,40	1,45	1,48	1,41	1,39	1,19
Дуэт	1,31	1,35	1,40	1,40	1,46	1,39	1,37	1,17
Тулеевская	1,04	1,24	1,12	1,27	1,43	1,12	1,28	1,05
Lr38	0,98	1,26	1,23	1,30	1,38	1,04	1,29	1,12
Лютесценс 4140	0,84	1,25	1,21	1,29	1,38	0,83	1,22	1,12
Среднее	1,17	1,25	1,27	1,27	1,39	1,20	1,26	1,10
НСР ₀₅	0,05	0,06	0,04	0,07	0,10	0,05	0,06	0,09

Наибольшие показатели массы зерна главного колоса во все годы исследований отмечались у материнских форм: Омская 32 (в 2009 г. – 1,29 г., в 2010 г. – 1,34 г., в 2011 г. – 1,32 г.), Омская 35 (1,43 г., 1,40 г., 1,41 г., по годам соответственно), Дуэт (1,31 г.; 1,40 г.; 1,39 г., по годам соответственно). Среди тестеров наибольшую массу зерна главного колоса имели: в 2009 г. и в 2011 г. – Тулеевская (1,04 г. и 1,12 г., по годам соответственно), в 2010 г. – Lr38 (1,23 г.) и Лютесценс 4140 (1,21 г.).

Наибольшая масса зерна у гибридных популяций F_1 во все годы исследований отмечена в комбинациях с участием материнских форм Омская 35 (1,41 г. – в 2009 г., 1,45 г. – в 2010 г. и 1,39 г. – в 2011 г.) и Дуэт (1,35 г. – в 2009 г., 1,40 г. – в 2010 г. и 1,37 г. – в 2011 г.). В комбинациях с тестерами масса зерна главного колоса была выше при участии линии Lr38 (1,26 г. – в 2009 г., 1,30 г. – в 2010 г. и 1,29 г. – в 2011 г.). В F_2 во все годы исследований продуктивнее были колосья у гибридных популяций, полученных при участии материнских форм: Страда Сибири (1,47 г. – 2010 г., 1,18 г. – 2011 г.), Омская 35 (1,48 г. – 2010 г., 1,19 г. – 2011 г.), Дуэт (1,46 г. – 2010 г., 1,17 г. – 2011 г.).

Таким образом, наибольшую продуктивность главного колоса имели гибридные комбинации, в которых материнские формы были также высокопродуктивными. Это свидетельствует о преимущественном влиянии генотипа в наследовании данного признака.

Результаты однофакторного дисперсионного анализа свидетельствовали о достоверности различий между гибридными популяциями по данному показателю. Наибольшее влияние на массу зерна главного колоса у гибридов оказал генотип, на долю которого приходилось от 86,9% до 88,5% у F_1 и от 70,2% до 80,0% у F_2 (табл. 35).

Таблица 35 – Влияние факторов на изменчивость массы зерна главного колоса в однофакторном дисперсионном анализе, %

Источник варьирования	2009 г.	2010 г.		2011 г.	
	F_1	F_1	F_2	F_1	F_2
Гибридные популяции	86,9*	88,5*	70,2*	87,6*	80,0*
Повторности	10,4*	7,6	18,1	10,0*	13,4
Случайные отклонения	2,7	3,9	11,7	2,4	6,6

*Достоверно при $P < 0,05$

Результаты двухфакторного дисперсионного анализа показали, что на изменчивость признака у гибридов F_1 существенное влияние оказали погодные условия (89,56 %), у гибридов F_2 – взаимодействие генотип x год (92,49 %) (табл. 36).

Таблица 36 – Влияние факторов на изменчивость массы зерна главного колоса в двухфакторном дисперсионном анализе, %

Фактор	2009 г. - 2011 г.	
	F_1	F_2
А (год)	89,56	0,88
В (генотип)	8,68	0,38
АВ (генотип x год)	1,50	92,49
Ошибка	0,25	6,25

*Достоверно при $P < 0,05$

В генетическом контроле изученного признака преобладали варианты ОКС, что свидетельствует о доминировании генов с аддитивным типом действия. На долю вариантов ОКС приходилось в первом поколении гибридных популяций от 82,1% до 97,3%, во втором – от 93,6% до 95,1%. Наибольший вклад в изменчивости принадлежал материнским формам (от 72,0% до 93,9%) (прил. 15). В 2009 г. и в 2011 г. отмечено существенное неаддитивное действие генов (16,9% и 11,1% по годам соответственно). В среднем за 2009-2011 гг. доля вариантов ОКС составляла: 89,2% у F_1 и 94,4% у F_2 (рис.15).

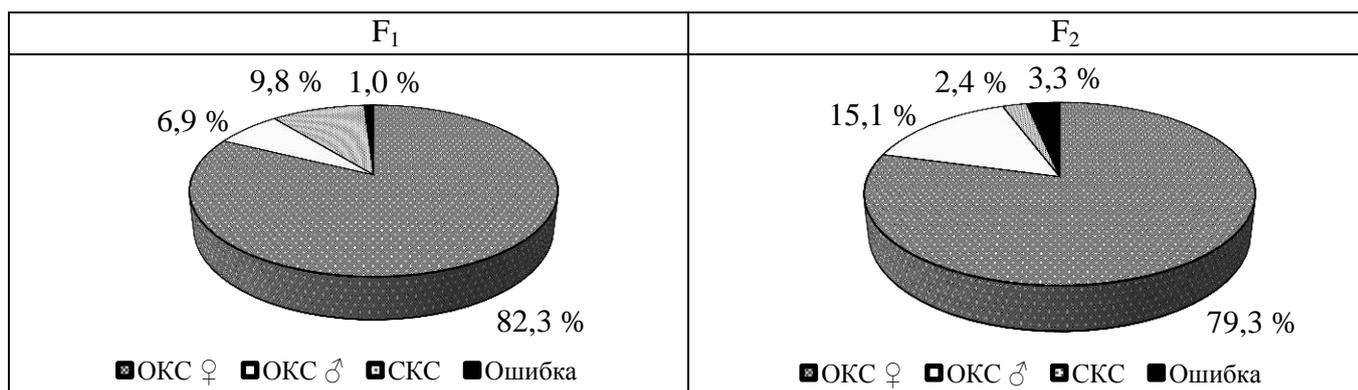


Рисунок 15 – Вклад родительских форм в характер наследования массы зерна главного колоса, в среднем за 2009-2011 гг.

Анализ эффектов ОКС показал, что в качестве доноров на увеличение массы зерна главного колоса следует использовать сорта Страда Сибири, Омская 35 и Дуэт (прил. 16).

4.6 Число зёрен растения

Результаты по числу зёрен растения представлены в таблице 37. В среднем по годам наибольшее число зёрен у родительских форм и гибридов обоих поколений отмечено в 2010 г. (186,1 – 218,7 шт.). Высокие показатели по данному признаку выявлены у родительских форм: в 2009 г. – Страда Сибири (145,3 шт.), Омская 35 (177,0 шт.), Тулеевская (152,0 шт.), в 2010 г. – наибольшие значения показал сорт Омская 35 (198,3 шт.), в 2011 г. – Омская 35 (158,8 шт.), Дуэт (130,5 шт.), Тулеевская (129,9 шт.).

Таблица 37 – Число зёрен растения родительских форм и гибридных популяций F₁ и F₂, шт., 2009-2011 гг.

Сорт, линия	2009 г.		2010 г.			2011 г.		
	P	F ₁	P	F ₁	F ₂	P	F ₁	F ₂
Омская 32	126,3	133,9	170,8	206,7	192,4	111,1	97,0	103,4
Омская 33	135,1	111,5	187,1	173,0	207,3	119,4	97,2	116,6
Страда Сибири	145,3	145,7	173,7	266,9	221,4	108,8	142,1	118,5
Светланка	100,3	119,8	143,4	209,4	183,1	93,4	108,4	93,0
Омская 35	177,0	156,6	198,3	225,1	221,0	158,8	134,0	136,8
Дуэт	138,3	156,5	171,6	231,1	218,6	130,5	145,0	144,2
Тулеевская	152,0	140,4	165,5	218,7	214,2	129,9	122,7	116,2
Lr38	103,1	136,3	143,2	214,5	206,1	91,8	123,1	112,8
Лютесценс 4140	116,7	136,3	143,2	197,1	201,6	110,2	116,0	127,3
Среднее	132,7	137,3	186,1	218,7	207,3	117,1	120,6	118,8
НСР ₀₅	9,60	18,75	14,77	49,05	6,76	12,50	13,89	11,43

В среднем по числу зёрен растения гибридные популяции соответствовали родительским формам, при незначительном варьировании признака по годам. В разные годы высокие показатели отмечены в гибридных популяциях с участием сорта Дуэт (F₁: в 2009 г. – 156,5 шт., в 2011 г. – 145,0 шт.). Во все годы исследований наибольшее количество зёрен с растения получено у F₂ в комбинациях от скрещиваний с сортами Омская 35 (в 2010 г. – 221, 0 шт., в 2011 г. – 136,8 шт.) и Дуэт (в 2010 г. – 218,6 шт., в 2011 г. – 144,2 шт.).

Таким образом, наибольшее число зёрен с растения отмечено в комбинациях, полученных с участием материнских форм – Омская 35 и Дуэт.

Результаты однофакторного дисперсионного анализа свидетельствовали о достоверности различий между гибридными популяциями по данному

показателю. Наибольшее влияние на число зерен растения у гибридов оказал генотип. На его долю приходилось 64,9% - 92,4% у гибридов F₁ и 87,5% - 97,2% у гибридов F₂ (табл. 38).

Таблица 38 – Влияние факторов на изменчивость числа зёрен растения в однофакторном дисперсионном анализе, %

Источник варьирования	2009 г.	2010 г.		2011 г.	
	F ₁	F ₁	F ₂	F ₁	F ₂
Гибридные популяции	86,5*	64,9*	97,2*	92,4*	87,5*
Повторности	4,5	26,3*	1,1	3,3	9,0
Случайные отклонения	9,0	8,8	1,7	4,4	3,6

*Достоверно при P < 0,05

Результаты двухфакторного дисперсионного анализа показали, что у гибридов F₁ существенное влияние на изменчивость признака оказали погодные условия (94,85 %), у гибридов F₂ – взаимодействие генотип x год (66,61 %) (табл. 39).

Таблица 39 – Влияние факторов на изменчивость числа зёрен растения в двухфакторном дисперсионном анализе, %

Фактор	2009 г. - 2011 г.	
	F ₁	F ₂
A (год)	94,85	16,13
B (генотип)	3,82	1,40
AB (генотип x год)	1,07	66,61
Ошибка	0,26	15,86

*Достоверно при P < 0,05

В генетическом контроле изученного признака преобладали варианты ОКС, что свидетельствует о доминировании генов с аддитивным типом действия. На долю вариантов ОКС приходилось в первом поколении от 68,3% до 93,1%, во втором – от 90,7% до 96,0% (прил. 15). Однако, в 2010 г. у гибридных популяций F₁ существенный вклад внесли тестеры (26,7%) и СКС (27,4%). Существенна была роль тестеров и в F₂ (в 2010 г. – 21,3%, в 2011 г. – 22,4%). В среднем за 2009-2011 гг. доля вариантов ОКС составляла: 82,1% у F₁ и 93,4% у F₂ (рис.16).

Анализ эффектов ОКС показал, что в качестве доноров на увеличение числа зёрен растения следует использовать сорта Страда Сибири, Омская 35 и Дуэт (прил. 16).

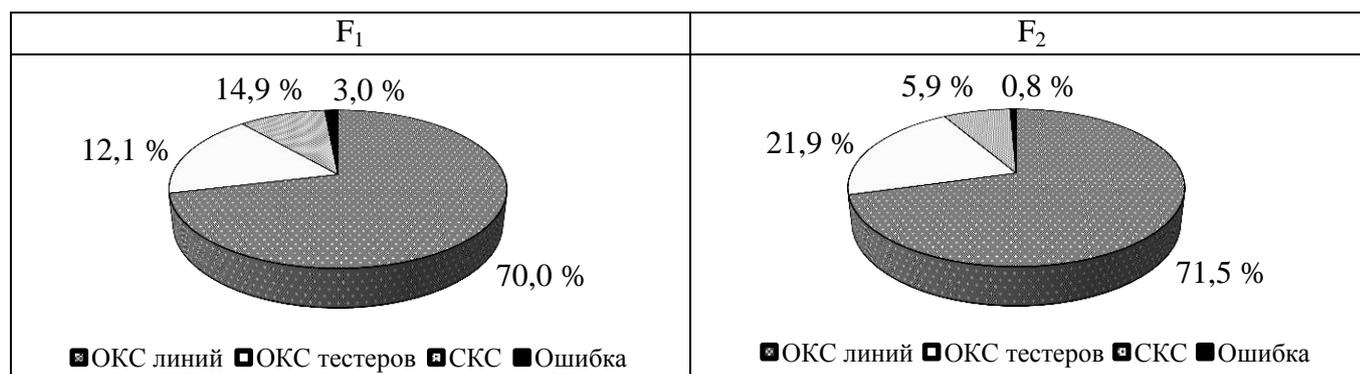


Рисунок 16 – Вклад родительских форм в характер наследования числа зёрен растения, в среднем за 2009-2011 гг.

4.7 Масса зерна растения

Масса зерна растения – один из наиболее важных признаков продуктивности, отражающих конечный результат реализации генетической информации, обуславливающей продуктивность растений. Данный признак в значительной степени зависит от продуктивности главного колоса [34].

Исследования ряда авторов [145, 166] показывают, что масса зерна растения контролируется в основном генами с аддитивным типом действия, меньшую роль играют гены с доминантными и сверхдоминантными эффектами.

Показатели массы зерна растения родительских форм и их гибридов представлены в таблице 40.

Таблица 40 – Масса зерна растения родительских форм и гибридных популяций F₁ и F₂, г., 2009-2011 гг.

Сорт, линия	2009 г.		2010 г.			2011 г.		
	Р	F ₁	Р	F ₁	F ₂	Р	F ₁	F ₂
Омская 32	3,06	2,68	4,67	5,59	5,47	2,65	2,56	2,84
Омская 33	3,18	2,74	4,82	6,06	7,00	3,23	3,06	3,29
Страда Сибири	3,19	3,82	4,88	8,20	7,96	3,18	4,38	3,62
Светланка	1,82	2,58	2,87	5,26	6,11	1,87	2,56	2,43
Омская 35	4,32	3,98	4,95	7,26	7,83	4,89	4,22	4,09
Дуэт	3,22	3,90	4,52	7,39	7,68	3,50	4,34	4,21
Тулеевская	3,58	3,25	4,46	7,37	6,96	3,08	3,58	3,27
Lr38	2,34	3,45	4,70	6,02	7,10	2,39	3,59	3,25
Лютесценс 4140	2,60	3,16	3,85	6,49	6,96	2,69	3,40	3,72
Среднее	3,03	3,28	4,41	6,63	7,01	3,05	3,52	3,41
НСР ₀₅	0,24	0,26	0,37	0,52	0,37	0,30	0,37	0,31

Максимальная масса зерна растения в среднем, как у родителей (4,41 г.), так и у гибридов обоих поколений (F_1 – 6,63 г., F_2 – 7,01 г.) отмечена в 2010 г. Наибольшую продуктивность растения во все годы исследований имела материнская форма Омская 35 (4,32 г. – в 2009 г., 4,95 г. – в 2010 г. и 4,89 г. – в 2011 г.). Высокие показатели массы зерна отмечены в 2010 г. у материнских форм: Страда Сибири (в 2010 г. – 4,88 г.) и Дуэт (в 2011 г. – 3,50 г.); тестера – Тулеевская (в 2009 г. – 3,58 г.).

В гибридных популяциях во все годы исследований наибольшей продуктивностью обладали гибриды, полученные с участием материнских форм Омская 35 (в 2009 г. F_1 – 3,98 г., в 2010 г. F_1 – 7,26 г., F_2 – 7,83 г., в 2011 г. F_1 – 4,22 г., F_2 – 4,09 г.) и Дуэт (в 2009 г. F_1 – 3,90 г., в 2010 г. F_1 – 7,39 г., F_2 – 7,68 г., в 2011 г. F_1 – 4,34 г., F_2 – 4,21 г.). Также высокие показатели по массе зерна растения отмечены в комбинациях с сортом Страда Сибири (в 2010 г. F_1 – 8,20 г., F_2 – 7,96 г., в 2011 г. F_1 – 4,38 г.); при участии тестеров в 2010 г. – Тулеевская (F_1 – 7,37 г.) и Lr38 (F_2 – 7,10 г.).

Результаты однофакторного дисперсионного анализа свидетельствовали о достоверности различий между гибридными популяциями по данному показателю. Наибольшее влияние на массу зерна растения у гибридов оказал генотип. На его долю приходилось от 96,9 % до 97,3 % у F_1 и от 94,8 % до 94,9 % у F_2 (табл. 41).

Таблица 41 – Влияние факторов на изменчивость массы зерна растения в однофакторном дисперсионном анализе, %

Источник варьирования	2009 г.	2010 г.		2011 г.	
	F_1	F_1	F_2	F_1	F_2
Гибридные популяции	97,3*	96,9*	94,9*	96,9*	94,8*
Повторности	0,8	1,3	3,5	0,9	3,0
Случайные отклонения	1,9	1,9	1,6	2,2	2,1

*Достоверно при $P < 0,05$

Результаты двухфакторного дисперсионного анализа показали, что у гибридов F_1 существенное воздействие на изменчивость признака также оказали погодные условия (95,99 %); у гибридов F_2 влияние условий среды составляло 40,59 %, взаимодействия генотип x год – 53,12 % (табл. 42).

Таблица 42 – Влияние факторов на изменчивость массы зерна растения в двухфакторном дисперсионном анализе, %

Фактор	2009 г. - 2011 г.	
	F ₁	F ₂
А (год)	95,99	40,59
В (генотип)	3,53	2,70
АВ (генотип x год)	0,45	53,12
Ошибка	0,03	3,59

*Достоверно при $P < 0,05$

В генетическом контроле изученного признака преобладали варианты ОКС, что свидетельствует о доминировании генов с аддитивным типом действия. На долю вариантов ОКС приходилось в первом поколении от 94,9% до 98,5%, во втором – от 95,6% до 96,7% (прил. 15). Преобладающий вклад в изменчивость признака вносили материнские формы. Однако, в 2010 г. у F₁, а также в 2011 г. у F₂ был существенен вклад тестеров (39,4% и 21,7%, соответственно). В среднем за 2009-2011 гг. доля вариантов ОКС составляла: 96,8% у F₁ и 96,2% у F₂ (рис.16).

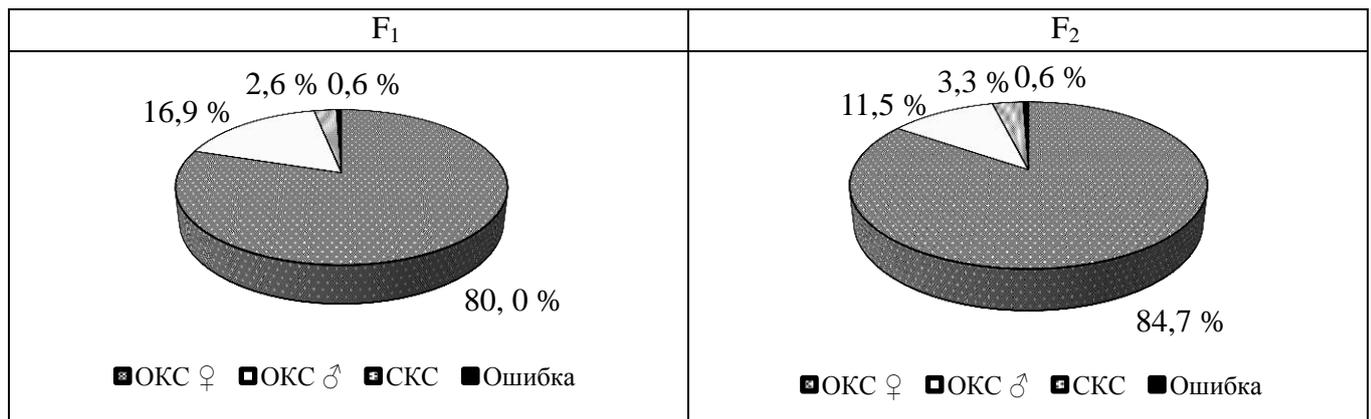


Рисунок 16 – Вклад родительских форм в характер наследования массы зерна растения, в среднем за 2009-2011 гг.

Анализ эффектов ОКС показал, что в качестве доноров на увеличение массы зерна растения следует использовать сорта Страда Сибири, Омская 35 и Дуэт (прил. 16).

4.8 Масса 1000 зёрен

По мнению Г.В. Гуляева [44], признак масса 1000 зёрен в меньшей мере подвержен влиянию внешней среды, поэтому изменяется направленным отбором, который возможен в ранних поколениях [90, 174]. Ряд авторов полагает, что

степень развития массы 1000 зёрен в значительной мере определяется генотипом в сочетании с внешними условиями в период формирования зерна [35, 180].

Показатели массы 1000 зёрен рассматриваемых родительских форм и их гибридов представлены в таблице 43. Анализ групповых средних свидетельствует о том, что наибольшую массу 1000 зёрен родительские формы (27,06 г.) и гибридные популяции обоих поколений (F_1 – 32,80 г., F_2 – 33,98 г.) имели в 2010 г. Среди тестеров высокие показатели по массе 1000 зёрен имела линия Lr38 (в 2010 г. – 32,96 г., в 2011 г. – 26,37 г.).

Таблица 43 – Масса 1000 зёрен родительских форм и гибридных популяций F_1 и F_2 , г., 2009-2011 гг.

Сорт, линия	2009 г.		2010 г.			2011 г.		
	P	F_1	P	F_1	F_2	P	F_1	F_2
Омская 32	24,57	22,04	27,85	29,95	29,04	23,96	27,25	27,75
Омская 33	23,85	25,26	26,01	35,79	33,78	27,48	30,89	28,28
Страда Сибири	22,99	27,56	28,3	33,00	36,18	29,98	31,52	30,27
Светланка	19,27	23,22	21,13	27,75	33,75	20,14	24,53	26,16
Омская 35	25,24	27,15	25,1	36,66	35,94	29,66	31,76	30,41
Дуэт	23,88	27,05	26,85	33,63	35,17	26,88	30,54	29,43
Тулеевская	23,82	24,96	27,97	33,19	32,85	24,05	29,66	28,02
Lr38	22,91	26,17	32,96	30,56	34,75	26,37	29,53	28,85
Лютесценс 4140	22,75	25,02	27,33	34,65	34,33	24,50	29,06	29,28
Среднее	23,25	25,38	27,06	32,80	33,98	25,89	29,42	28,72
НСР ₀₅	1,49	1,58	1,69	3,36	1,30	1,92	1,54	0,84

Родительские формы отличались по данному признаку в зависимости от года исследований. В 2009 г. наибольшая масса 1000 зёрен была у материнской формы Омская 35 (25,24 г.), в 2010 г. – у тестера Lr38 (32,96 г.), в 2011 г. – у сортов Страда Сибири (29,98 г.) и Омская 35 (29,66 г.).

Во все годы исследований наибольшую массу 1000 зёрен имели гибридные популяции, полученные при участии сорта Омская 35 (в 2009 г. F_1 – 27,15 г., в 2010 г. F_1 – 36,66 г., F_2 – 35,94 г., в 2011 г. F_1 – 31,76 г., F_2 – 30,41 г.). Высокие показатели по данному признаку отмечены в F_2 в комбинациях с сортом Страда Сибири (в 2010 г. – 36,18 г., в 2011 г. – 30,27 г.).

Результаты однофакторного дисперсионного анализа свидетельствовали о достоверности различий между гибридными популяциями по данному показателю. Наибольшее влияние на массу 1000 зёрен у гибридов оказал генотип.

На его долю приходилось от 85,1 % до 94,7 % у F₁ и от 92,8 % до 93,2 % у F₂ (табл. 44).

Таблица 44 – Влияние факторов на изменчивость массы 1000 зёрен в однофакторном дисперсионном анализе, %

Источник варьирования	2009 г.	2010 г.		2011 г.	
	F ₁	F ₁	F ₂	F ₁	F ₂
Гибридные популяции	92,5*	85,1*	92,8*	94,7*	93,2*
Повторности	3,4	7,8	4,7	1,9	4,3
Случайные отклонения	4,1	7,0	2,4	3,4	2,5

*Достоверно при P < 0,05

Результаты двухфакторного дисперсионного анализа показали, что на изменчивость признака существенное влияние оказали также погодные условия: на их долю приходилось 89,56 % у F₁ и 85,39 % у F₂ (табл. 45).

Таблица 45 – Влияние факторов на изменчивость массы 1000 зёрен в двухфакторном дисперсионном анализе, %

Фактор	2009 г. - 2011 г.	
	F ₁	F ₂
A (год)	89,56	85,39
B (генотип)	8,68	4,88
AB (генотип x год)	1,50	9,12
Ошибка	0,25	0,62

*Достоверно при P < 0,05

В генетическом контроле изученного признака преобладали варианты ОКС, что свидетельствует о доминировании генов с аддитивным типом действия. Р.А. Цильке, О.Т. Качур [182], К.В. Дергачев, Н.Г. Пугач [46], В. Lonz [239] и другие также указывают, что признак масса 1000 зёрен контролируется аддитивной генетической системой. В наших исследованиях на долю вариантов ОКС приходилось в первом поколении от 83,6% до 93,7%, во втором – от 90,7% до 92,6% (прил. 15). В среднем за 2009-2011гг. доля вариантов ОКС составляла: 88,6% у F₁ и 91,7% у F₂ (рис.17). Таким образом, признак масса 1000 зёрен обусловлен генетически, в меньшей степени модифицируется влиянием внешней среды и, следовательно, его изменение можно осуществить целенаправленным отбором в ранних поколениях.

Анализ эффектов ОКС показал, что в качестве доноров на увеличение массы 1000 зёрен следует использовать сорта Страда Сибири, Омская 35, Дуэт, линии Lr38 и Лютесценс 4140 (прил. 16).

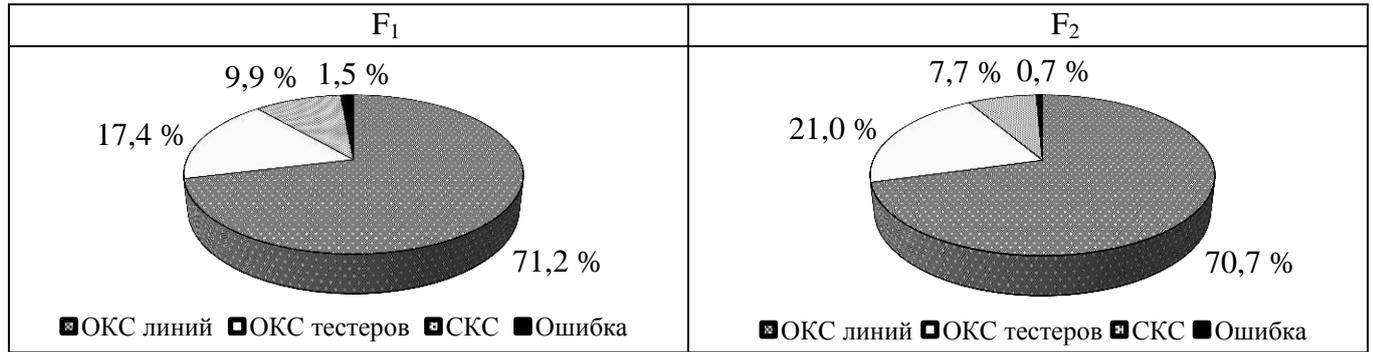


Рисунок 17 – Вклад родительских форм в характер наследования массы 1000 зёрен, в среднем за 2009-2011 гг.

Исходя из вышеизложенных результатов, изученные сорта и линии могут служить донорами по устойчивости к бурой ржавчине и основным биометрическим характеристикам урожая (табл. 46).

Таблица 46 – Донорские способности сортов

Сорта, линии	Уст-ть к б.рж.	Всх-колош	ВР	ОК	ПК	ЧЗГК	mЗГК	ЧЗР	mЗР	m1000з
Омская 32		+								
Страда Сибири		+	+			+	+	+	+	+
Омская 35			+	+	+	+	+	+	+	+
Дуэт			+	+	+	+	+	+	+	+
Тулеевская		+	+							
Lr38										+
Л4140	+	+	+							+

Следует выделить сорта Страда Сибири, Омская 35, Дуэт и линию Лютесценс 4140.

4.9 Связь между количественными признаками

Определение тесноты связей между элементами структуры урожайности (высота растения, общая и продуктивная кустистость, число зёрен главного колоса и растения, масса зерна главного колоса и растения, масса 1000 зёрен) было проведено у родительских форм и гибридных популяций первого и второго поколений по всем комбинациям топкроссной схемы скрещиваний. В диссертации представлены результаты расчетов коэффициентов корреляции в среднем за три года по выделившимся материнским формам: Омская 32, Омская 33 и Светлана; тестеру Лютесценс 4140, проявившему высокую устойчивость к

бурой ржавчине; по гибридам, полученным при участии данных родительских форм.

Результаты расчетов коэффициентов корреляции показали, что у родительских форм выявлены положительные значения корреляций между числом и массой зёрен, а также общей и продуктивной кустистостью (рис.18, прил. 17). Больше количество тесных связей отмечалось у материнской формы Светлана и отцовской Лютесценс 4140 ($r = 0,7-0,9$). У сортов Омская 32 и Омская 33 преобладали средние значения коэффициентов корреляций по большинству признаков.

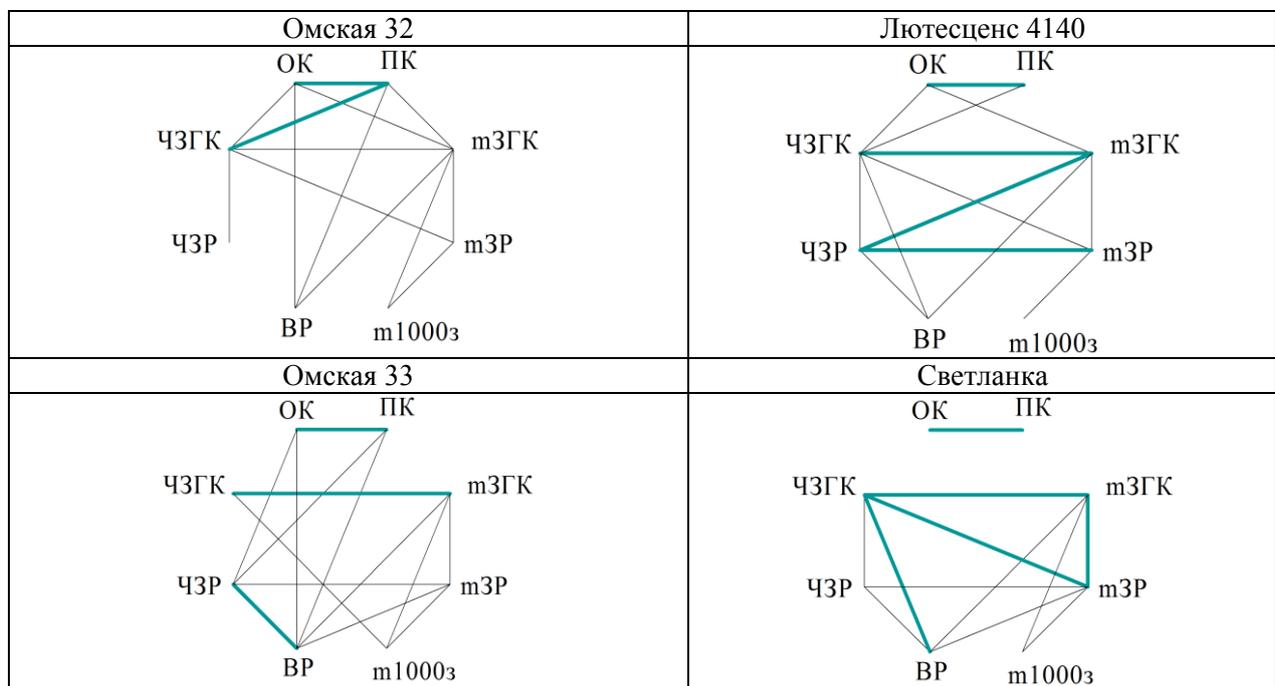


Рисунок 18 – Корреляционные плеяды родительских форм.

————— $r = 0,3-0,6$

————— $r = 0,7-1,0$

В гибридных популяциях первого и второго поколений (исключение F_1 Омская 33/Лютесценс 4140) были выявлены тесные связи между числом и массой зерна главного колоса, между числом и массой зерна растения, а также общей и продуктивной кустистостью ($r = 0,7-0,9$) (рис. 19, прил. 18).

У гибридных популяций первого поколения выявлены положительные корреляции, такие же, как у материнских форм, между признаками: общая – продуктивная кустистость (Омская 32/Лютесценс 4140); масса зерна главного колоса – масса зерна растения, масса зерна растения – масса тысячи зёрен (Омская 33/Лютесценс 4140); как у отцовской линии: число зёрен главного колоса

– высота растения, продуктивная кустистость, масса зерна растения – масса тысячи зёрен (Омская 32/Лютесценс 4140); общая – продуктивная кустистость, число зёрен растения – масса зерна растения (Светланка/Лютесценс 4140).

У гибридных популяций второго поколения положительные корреляции, такие же, как у материнских форм, выявлены между признаками: высота растения – продуктивная кустистость, масса зерна главного колоса – масса зерна растения (Омская 32/Лютесценс 4140); высота растения – общая и продуктивная кустистость, масса зерна растения, а также: число зёрен главного колоса – масса зерна главного колоса (Омская 33/Лютесценс 4140), высота растения – число зёрен растения, число зёрен главного колоса – масса зерна главного колоса (Светланка/Лютесценс 4140); как у отцовской линии: число зёрен главного колоса – масса зерна главного колоса (Омская 32/Лютесценс 4140); число зёрен растения – масса зерна главного колоса (Омская 33/Лютесценс 4140).

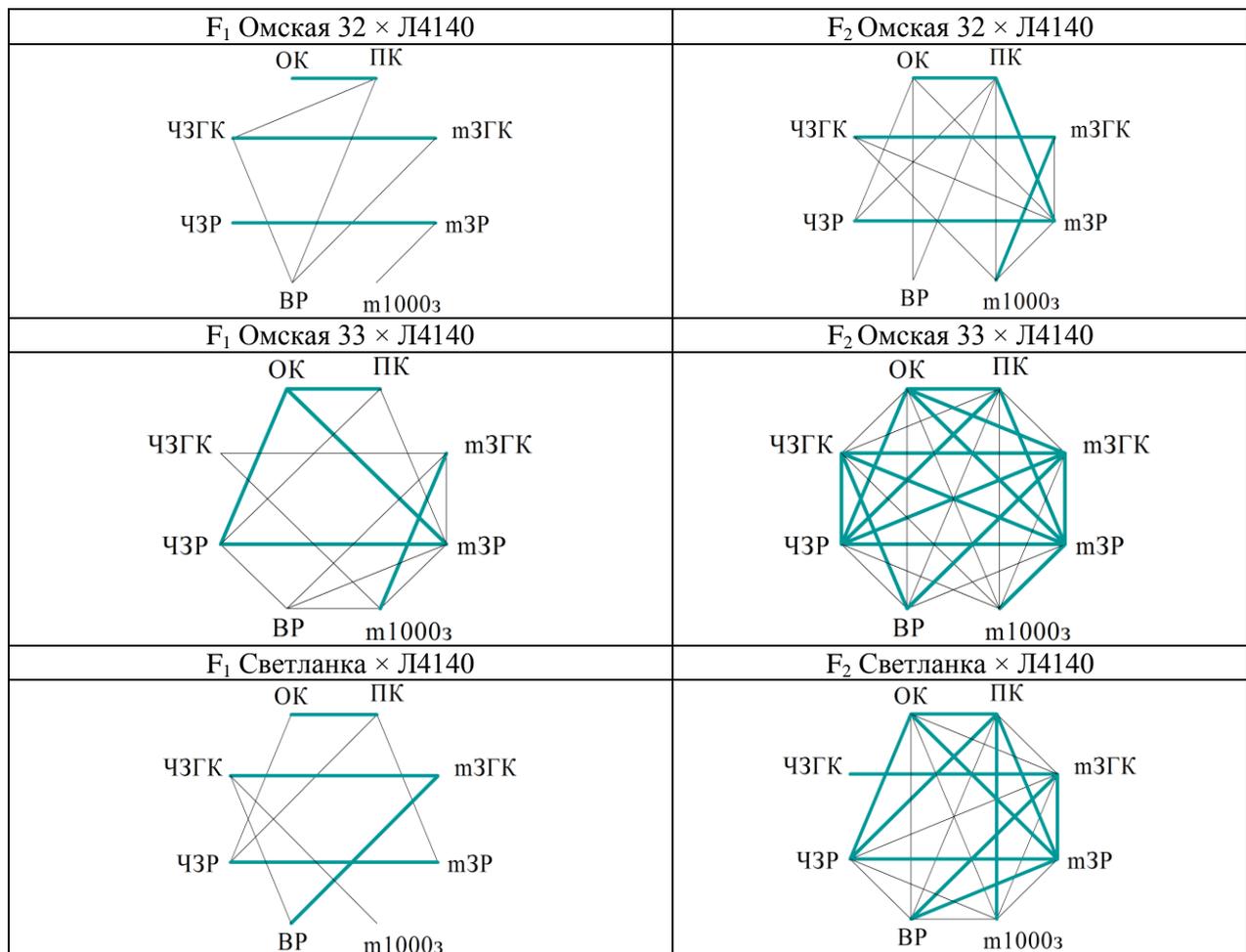


Рисунок 19 – Корреляционные плеяды гибридных популяций F₁ и F₂.

— $r = 0,3-0,6$

— $r = 0,7-1,0$

Анализ данных коэффициентов корреляции родительских форм и гибридных популяций, а также выявленных тесных связей между числом и массой зёрен, проявляющихся у родительских форм и гибридных популяций, полученных с их участием, позволяет прогнозировать высокую урожайность. Высокой сопряжённостью основных биометрических параметров, обеспечивающих продуктивность растения, обладал тестер Лютесценс 4140.

5. Результаты испытаний созданного гибридного материала в селекционных питомниках

Для оценки на устойчивость к мучнистой росе и бурой ржавчине (проводимой в фазы колошения (5 июля) и восковой спелости (24 августа)) изучаемые гибридные популяции в 2010 году были переданы в гибридный питомник лаборатории селекции яровой мягкой пшеницы.

По результатам оценки было выделено 9 гибридных популяций: Дуэт/Лютесценс 4140, Дуэт/Lr38, Дуэт/Тулеевская, Светланка/Лютесценс 4140, Страда Сибири/Лютесценс 4140, Страда Сибири/Lr38, Омская 35/Лютесценс 4140, Омская 33/Лютесценс 4140, Омская 32/Лютесценс 4140. Из каждой комбинации отбиралось по 50-100 элитных колосьев (в сумме 760), которые были высеяны в селекционном питомнике первого года в 2011 г. для дальнейшего изучения. Результаты показали, что наибольшее число линий, сочетающих устойчивость к патогенам с продуктивностью растения, получено в гибридных популяциях с участием тестера Лютесценс 4140. Эти линии (в количестве 38 шт.) в 2012 г. были переданы для изучения в СП-2. В селекционном питомнике второго года в качестве стандартов спелости выступали сорта: среднеранний (СР) – Памяти Азиева, среднеспелый (СС) – Омская 33 и среднепоздний (СП) – Омская 35. Исходя из этого, отобранные линии соответствовали следующим группам спелости: Омская 32/Лютесценс 4140 – СР, Светланка/Лютесценс 4140 – СР, Омская 33/Лютесценс 4140 – СП (табл. 47). Устойчивостью к бурой ржавчине обладали линии: Омская 32/Лютесценс 4140, Омская 33/Лютесценс 4140, Светланка/Лютесценс 4140: поражение составляло 10-30 %.

По результатам браковки линий в СП-2, для изучения в СП-3 были отобраны линии, сочетающие устойчивость к листовым патогенам с урожайностью на уровне стандартов: Омская 32/Лютесценс 4140, Омская 33/Лютесценс 4140, Светланка/Лютесценс 4140.

Таблица 47 – Оценка линий в селекционном питомнике второго года изучения, 2012 г.

Сорта, гибриды	Продолжительность, сут.		Поражение		Урожай- ность, г/м ²
	всходы - колошение	всходы – восковая спелость	бурой ржавчиной, %	мучнистой росой, балл	
St CP – Памяти Азиева	34	70	100	4	283,3
St CC – Омская 33	37	72	80	4	411,7
St CP – Омская 35	38	73	60	3,5	378,3
Омская 32/Л4140	34	70	10	2	280,0
Омская 33/Л4140	38	73	10	5	333,3
Светланка/Л4140	36	71	30	6	356,7

6. Оценка селекционных линий в лаборатории качества зерна

Отобранные из образцов яровой мягкой пшеницы СП-1 (2011г.) перспективные линии были переданы в лабораторию качества зерна ГНУ СибНИИСХ для определения технологических показателей: масса 1000 зерен, седиментация и качество клейковины в кислоте (ККК) (приложение 19). По результатам анализа наилучшие показатели качества зерна среди гибридов имели – Омская 32/Лютесценс 4140, Омская 33/Лютесценс 4140, Омская 35/Лютесценс 4140, Светланка/Лютесценс 4140 и Страда Сибири/Лютесценс 4140. Масса 1000 зёрен у данных гибридов составляла 81 - 113 г.; по качеству клейковины наибольший балл был у гибридов Светланка/Лютесценс 4140 (4,0 балла); показатель седиментации образцов – 38-48 мл.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. В популяции возбудителя бурой ржавчины пшеницы из трёх агроклиматических зон Омской области в 2009-2011 гг. в большинстве споробразцов доминировала 77 физиологическая раса гриба, преобладали две фенотипические расы (TJTT и TGTT) и патотип P9P19P26.

2. На состав возбудителя влияли гидротермические условия зоны возделывания сорта: расовое, патотипическое и фенотипическое разнообразие патогена снижалось с севера на юг – от зоны подтайги к степи, независимо от количества изученных монопустульных изолятов.

3. Споробразцы возбудителя бурой ржавчины агроклиматических зон лесостепи и степи во все годы исследований, зон подтайги и лесостепи в 2009 и 2010 гг. обладали высоким сходством по расовому, фенотипическому и генотипическому составам; споробразцы зоны подтайги значительно отличались от зон лесостепи и степи в 2011 г.

4. Влияние генотипа растения-хозяина на состав споробразцов патогена обусловлено различиями в родословных и наличием/отсутствием у сортов расоспецифических генов устойчивости и генов с длительной устойчивостью.

5. Полную устойчивость к выделенным изолятам проявили гены: Lr28, Lr41, Lr47; частичную – гены Lr9, Lr19, Lr26.

6. Между популяциями бурой ржавчины пшеницы Южного Урала и Западной Сибири существует высокое сходство, что подтверждает занос инфекции в Омскую область из юго-западных регионов. Значительное отличие состава споробразцов Восточной Сибири говорит об изолированности данной популяции.

7. В Омской, Челябинской областях и Красноярском крае эффективными генами устойчивости являются Lr9, 19, 26, 28, 41, 47; а также: Lr24 в Омской области; Lr1, 2a, 15 и 24 - в Челябинской области; Lr 11 и 23 - в Красноярске.

8. Использование тест-клонов R/9 и S/9 позволило подтвердить присутствие гена Lr9 в сортах Дуэт и Тулеевская; установить наличие гена Lr9 у линии Лютесценс 4140, а также других генов устойчивости у Страды Сибири и

Лютесценс 4140.

9. Устойчивостью к бурой ржавчине обладает линия Лютесценс 4140.

10. Преобладание вариантов ОКС в генетическом контроле изученных признаков свидетельствует о доминировании генов с аддитивным типом действия и целесообразности проведения отбора с F_2 .

11. Линии: Омская 32/Лютесценс 4140, Омская 33/Лютесценс 4140, Светланка/Лютесценс 4140 сочетают высокую урожайность с устойчивостью к болезням.

РЕКОМЕНДАЦИИ ДЛЯ СЕЛЕКЦИОННОЙ ПРАКТИКИ

1. Включать в скрещивания сорта с эффективными генами устойчивости к местной популяции патогена: Lr28, Lr41 и Lr47.
2. В качестве доноров в селекционные программы следует включать сорта и линии:
 - для создания сортов, устойчивых к бурой ржавчине – Лютесценс 4140;
 - на сокращение периода всходы-колошение – Омская 32, Страда Сибири, Лютесценс 4140;
 - на снижение высоты растений: Страда Сибири, Омская 35, Дуэт, Тулеевская и линия Лютесценс 4140;
 - на увеличение общей и продуктивной кустистости, а также числа и массы зёрен главного колоса и растения: Страда Сибири, Омская 35 и Дуэт;
 - на увеличение массы 1000 зёрен: Страда Сибири, Омская 35, Дуэт, Lr38 и Лютесценс 4140.
3. Практическую ценность для дальнейшей селекции имеют линии, сочетающие урожайность с устойчивостью к бурой ржавчине: Омская 32/Лютесценс 4140, Омская 33/Лютесценс 4140, Светлана/Лютесценс 4140.

СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ И УСЛОВНЫХ ОБОЗНАЧЕНИЙ

Сокращение	Полное название или расшифровка
Р.	Russia
Ае.	Aegilops
Ом.32	Омская 32
Ом.33	Омская 33
Стр.Сиб.	Страда Сибири
Светл.	Светланка
Ом.35	Омская 35
Тул.	Тулеевская
Л, Лют.	Лютесценс
А.92	Алтайская 92
T10	Тарская 10
Од.35-1	Одинцовская 35-1
Н-15	Новосибирская 15
ВР	высота растения
ОК	общая кустистость
ПК	продуктивная кустистость
ЧЗГК	число зёрен главного колоса
mЗГК	масса зерна главного колоса
ЧЗР	число зёрен растения
mЗР	масса зёрен растения
m1000з	масса тысячи зёрен
Сл. гибрид	сложный гибрид
St	стандарт
ПКРБ	площадь под кривой развития болезни
F ₁	гибрид первого поколения
F ₂	гибрид второго поколения
P _♀ , ♀	родитель материнской формы
P _♂ , ♂	родитель отцовской формы
F ₃	гибрид третьего поколения
ГП	гибридный питомник
СП-1	селекционный питомник первого года изучения
СП-2	селекционный питомник второго года изучения
п/т, п/тайга	подтайга
л/ст	лесостепь
ст	степь
ГТК	гидротермический коэффициент
R	Resistance - устойчивость
S	Susceptibility - восприимчивость
MR	Moderately Resistant – относительно устойчивый
с.х.	сухой лист
г	коэффициент сходства
Th	Thather
Чел-к	Челябинск
Кр-ск	Красноярск
ОКС	общая комбинационная способность
СКС	специфическая комбинационная способность
СР	среднеранний
СС	среднепоздний
СП	среднепоздний
∑	сумма
*	достоверно при p=0,5

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

1. Агроклиматические ресурсы Омской области. – Л., 1971. – 188 с.
2. Агроклиматический справочник по Омской области. – Л., 1969. – 228 с.
3. Агроэкологический атлас России и сопредельных стран [Электронный ресурс]. – Режим доступа: http://www.agroatlas.ru/ru/content/cultural/Triticum_aestivum_spring_K/
4. Адаптивная селекция яровой мягкой пшеницы в СибНИИСХ / И.А. Белан [и др.] // Материалы международной научно-практической конференции к 100-летию сибирской селекции (Омск, Россия, 2-4 августа 2011). – Омск, 2011. – С. 72-82
5. Аладьин, В.С. Изучение наследования хозяйственно-ценных признаков у гибридов яровой пшеницы: дис. ... канд. с.-х. наук: 06.01.05 / Аладьин Владимир Сергеевич – Харьков, 1974. – 155 с.
6. Андреев, Ю.М. Ржавчина пшеницы: цитология и физиология / Л.Н. Андреев, Ю.М. Плотникова. – М.: Наука, 1989. – 304 с.
7. Андрущенко, А.В. Яровая пшеница в Северо-Западной зоне России / А.В.Андрущенко // Селекция и семеноводство. – 2003. - № 3-4. – С. 2-7
8. Бабаянц, Л.Т. Изменение расового состава *Puccinia recondita* f. sp. *tritici* на юге Украины в 1997-1999 гг. / Л.Т.Бабаянц, А.А.Васильев, О.В.Бабаянц // Микология и фитопатология. – 2001. - Т. 35, Вып. 4. – С.74-81
9. Баранов, В.Д. Мир культурных растений. Справочник / В.Д. Баранов, Г.В.Устименко. – М.: Мысль, 1994. – 381 с.
10. Белан, И.А. Материал КАСИБ – источник резистентности в селекции яровой мягкой пшеницы / И.А. Белан, Л.П. Россеева, Л.В. Мешкова // Генофонд и селекция растений: в 2 т. Т.1: Полевые культуры: доклады и сообщения I Междунар. науч.-практ. конф. (пос. Краснообск, 9-13 апреля 2013 г.) / Рос. акад. с.-х. наук. Сиб. регион. отд-ние. Сиб. науч.-исслед. ин-т растениеводства и селекции. – Новосибирск, 2013. – С. 56-64

11. Берлянд-Кожевников, В.М. Устойчивость пшеницы к бурой ржавчине / В.М. Берлянд-Кожевников, А.П. Дмитриев. – Новосибирск: Наука, 1978. – 312 с.
12. Биометрия в генетике и селекции растений / А.В. Смиряев, С.П. Мартынов, А.В. Кильчевский. – М.: Изд-во МСХА, 1992. – 269 с.
13. Бойко, В.Д. Рекомендации по возделыванию сортов сельскохозяйственных культур и результаты сортоиспытания в Омской области за 2014 год / В.Д. Бойко, Т.А. Курдюкова, С.П. Черемисина / Инспектура по Ом. обл. Ом. филиал ФГУ «Гос. комиссия РФ по испытанию и охране селекционных достижений». – Омск, 2014. – 139 с.
14. Бороевич, С. Генетические аспекты селекции высокоурожайных сортов пшеницы / С.Бороевич /Сельскохозяйственная биология.–1968. - Т.3.- № 2. – С. 285-289
15. Бриггс, Ф. Научные основы селекции растений / Ф. Бриггс, П. Ноулз; пер. с англ.: Л.И. Вайсфельд, Ю.И. Лашкевича; под ред. и с предисл. Г.В. Гуляева. – М.: Колос, 1972. – 399 с.
16. Будашкина, Е.Б. Генетические основы селекции растений на иммунитет / Е.Б. Будашкина, Ю.Т. Дьяков, П.М. Жуковский. – М.: Наука, 1973. – 232 с.
17. Вавилов, Н.И. Иммунитет растений к инфекционным заболеваниям / Н.И. Вавилов. – М.: Наука, 1986. – 520 с.
18. Вавилов, Н.И. Научные основы селекции пшеницы / Н.И. Вавилов. – М.: Сельхозгиз, 1935. – 246 с.
19. Вавилов, Н.И. Специализация грибов по растениям-хозяевам и ее значение для иммунитета злаков / Н.И. Вавилов // Проблемы иммунитета культурных растений: избранные тр.: в 5 т. – М.-Л.: Наука, 1964. - Т.4. – С.100-108
20. Вавилов, Н.И. Учение об иммунитете растений к инфекционным заболеваниям (применительно к запросам селекции) / Н.И. Вавилов // Избранные произведения: в 2 т. – Л.: Наука, 1967. - Т. 2. – С. 260-339

21. Васильчук, Н.С. Фитосанитарная ситуация на посевах пшеницы в Нижнем Поволжье / Н.С. Васильчук, В.Б. Лебедев, Д.А. Юсупов // Защита и карантин растений. – 2004. - № 6. – С. 43-44
22. Веденеева, М.Л. Структура популяции бурой ржавчины пшеницы в Поволжье и эффективность селекции на иммунитет / М.Л. Веденеева, Т.С. Маркелова // Проблемы и пути преодоления засухи в Поволжье. – Саратов, 2000.- Ч.1. – С. 325-331
23. Вирулентность патотипов возбудителя бурой ржавчины пшеницы к Th Lr9 в регионах Сибири и Урала / Л.В. Мешкова, Л.П. Росеева, Е.Р. Шрейдер, А.В. Сидоров // Современные проблемы иммунитета растений к вредным организмам / ВНИИЗР. – СПб., 2008. – С. 70-73
24. Волкова, Г.В. Научно обоснованные принципы создания и использования, устойчивых к вредоносным болезням сортов пшеницы на юге России / Г.В.Волкова // Материалы Международной научно-практической конференции, посвященной 125-летию со дня рождения Н.И. Вавилова (17-21 июля, 2012). – Большие Вяземы, 2012. – С. 471-477
25. Волкова, Г.В. Особенности взаимоотношений патогена и растения-хозяина в патосистемах *Russinia spp.-Triticum*, *Pyrenophora tritici-repentis-triticum* / Г.В. Волкова // Третья Всероссийская и международная конференция, посвященная 125-летию со дня рождения Н.И. Вавилова (23-26 октября, 2012). – СПб., 2012. – С. 68-72
26. Волкова, Г.В. Расовый состав возбудителя бурой ржавчины пшеницы на Северном Кавказе / Г.В. Волкова, В.Д. Надыкта // Вестник РАСХН. – М., 2005.- № 2. – С.53-55
27. Волкова, Г.В. Структура и изменчивость популяций возбудителей экономически значимых болезней пшеницы и генофонд устойчивости растения-хозяина / Г.В. Волкова, О.Ю. Кремнева // Генетические основы селекции: материалы Всерос. школы молодых селекционеров им. С.А. Кунакбаева (11-15 марта, 2008). – Уфа, 2008. – С. 134-140

28. Воронкова, А.А. Генетико-иммунологические основы селекции пшеницы на устойчивость к ржавчине / А.А. Воронкова; под ред. М.С. Дунина. – М.: Колос, 1980. – 192 с.
29. Воронкова, А.А. Особенности расового состава и причины сильной эпифитотии бурой ржавчины пшеницы / А.А. Воронкова, Л.И. Сидорина // Вестник сельскохозяйственной науки. – 1974.- №1. – С. 25-28
30. Вьюшков, А.А. Селекция яровой и твёрдой пшеницы в Среднем Поволжье: автореф. ... дис. д-ра с.-х. наук: 06.01.05 / Вьюшков Александр Алексеевич – Безенчук, 1998.– 65 с.
31. Габерланд, И.Ф. Общее сельскохозяйственное растениеводство / И.Ф. Габерланд; пер. с нем.: В.И. Ковалевский. – СПб., 1880.- Т.2. – С. 546-797
32. Галаев, А.В. Детекция интрогрессии элементов генома *Aegilops cylindrical* Host. в геном *Triticum aestivum* L. с помощью ISSR- и SSR- анализа / А.В. Галаев, Л.Т. Бабаянц, Ю.М. Сиволап // Генетика. – 2004. - Т.40, № 12. – С. 1654-1661
33. Гальченко, Н.И. Полегание пшеницы при орошении: автореф. дис. ... д-ра биол. наук / Гальченко Николай Иванович – Л., 1954. – 24 с.
34. Гамзикова, О.И. Генетика признаков пшеницы по фонам питания / О.И. Гамзикова, Н.А. Калашник. – Новосибирск: Наука, 1988. – 129 с.
35. Гамзикова, О.И. Некоторые генетические аспекты засухоустойчивости мягкой яровой пшеницы / О.И. Гамзикова, Н.А. Калашник, Л.Г. Гудинова // Проблемы селекции сельскохозяйственных растений: сб. науч. тр. – Новосибирск, 1983. – С. 90-103
36. Ганева, Г. Перенос генов устойчивости к бурой листовой ржавчине от *Aegilops umbellulata* Eig. в геном пшеницы (*Triticum aestivum* L.) / Г. Ганева, В. Георгиева, М. Панайотова // Генетика. – 2000. - Т.36, № 1. – С. 71-76
37. Генетические методы в селекции растений / под ред. Н.В. Турбина. – М.: Колос. – 1974. – 208 с.
38. Генетические основы создания сортов яровой мягкой пшеницы, устойчивых к грибным болезням в Среднем Поволжье / В.В. Сюков [и др.] //

Генетика, селекция и семеноводство сельскохозяйственных культур. – Самара, 2003. – С. 128-147

39. Гешеле, Э.Э. Основы фитопатологической оценки в селекции растений / Э.Э. Гешеле. – М.: Колос, 1978. – С. 53.

40. Говорова, Г.Ф. Видовая и расовая специализация грибных патогенов с позиций Н.И.Вавилова и современной науки / Г.Ф. Говорова // Известия Тимирязевской сельскохозяйственной академии. – 2008. - № 1. –С. 123-128

41. Гультяева, Е.И. Болезни зерновых культур в Северо-Западном регионе России / Е.И. Гультяева, М.М. Левитин, Н.Ф. Семенякина // Защита и карантин растений. – 2007. - № 6. – С. 15-16

42. Гультяева, Е.И. Вирулентность и структура популяций *Russinia triticea* в Российской Федерации в 2007 году / Е.И. Гультяева, О.А. Баранова, А.П. Дмитриев // Вестник защиты растений. – 2009. - № 4. – С. 33-38

43. Гультяева, Е.И. Методы идентификации генов устойчивости пшеницы к бурой ржавчине с использованием ДНК-маркеров и характеристика эффективности Lr-генов / Е.И.Гультяева; РАСХН. Отд-ние защиты растений, ВИЗР.- СПб., 2012. – С. 59-60

44. Гуляев, Г.В. Наследуемость количественных признаков у сортов яровой пшеницы / Г.В. Гуляев, М.Г. Кочетыгова // Доклады ТСХА. – 1971. – Вып. 175. – С. 95-98

45. Давоян, Р.О. Новые линии озимой мягкой пшеницы с генетическим материалом *Aegilops speltoides* / Р.О. Давоян, И.В. Бебякина //Вестник РАСХН. – 2006.- № 6. – С. 46-47

46. Дергачев, К.В. Комбинационная способность сортов яровой пшеницы / К.В. Дергачев, Н.Г. Пугач // Селекция, семеноводство и сортовая агротехника зерновых культур и многолетних трав северо-запада Нечерноземной зоны. – Л., 1980. – С. 43-49

47. Доспехов, Б.А. Методика полевого опыта: с основами статистической обработки результатов исследований: учебник / Б.А.Доспехов.- 2-е изд., перераб. и доп. – М.: Колос, 1985. – 321 с.

48. Жемчужина, А.И. Расовый состав *Russinia triticina* на территории Центрального и Западно-Сибирского регионов в 2009-2010 гг. / А.И. Жемчужина, Н.С. Жемчужина, Е.Д. Коваленко // Материалы Международной научно-практической конференции, посвященной 125-летию со дня рождения Н.И. Вавилова (17-21 июля, 2012). – Большие Вяземы, 2012. – С. 126-129

49. Жемчужина, А.И. Эффективность ювенильных генов устойчивости в 2009-2010 годах против бурой ржавчины пшеницы на территории РФ / А.И. Жемчужина, Е.Д. Коваленко, Н.С. Жемчужина // Материалы Международной научно-практической конференции, посвященной 125-летию со дня рождения Н.И. Вавилова (17-21 июля, 2012). – Большие Вяземы, 2012. – С. 376-379

50. Животовский, Л.А. Показатели сходства популяций по полиморфным признакам / Л.А. Животовский // Журнал общей биологии.– 1979.- Т.11.- №4. – С. 587-602

51. Жуковский П.М. Культурные растения и их сородичи / П.М. Жуковский. – Л., 1971. – С. 93-122

52. Зубов, Д.Е. Селекционная ценность доноров устойчивости яровой мягкой пшеницы к листовой ржавчине в Среднем Поволжье: автореф. ...дис. канд. с.-х. наук: 06.01.05. / Зубов Денис Евгеньевич – Кинель, 2011. – 20 с.

53. Зыкин, В.А. О модификационной изменчивости признаков яровой пшеницы в условиях Западной Сибири / В.А. Зыкин, Л.Д. Таран // Докл. ВАСХНИЛ. – 1971. - № 11 . – С. 7-8

54. Иванов, П.К. Яровая пшеница / П.К.Иванов. – М.: Колос, 1948. –125 с.

55. Иванов, П.К. Яровая пшеница / П.К. Иванов. – М.: Колос, 1971. – С. 236-239

56. Иванова, О.В. Источники устойчивости яровой пшеницы к бурой ржавчине и изменчивость структуры популяции возбудителя в условиях Нижнего Поволжья: автореф. дис.... канд. с.-х. наук: 06.01.07/Иванова Ольга Владимировна – Саратов, 2013. – 22 с.

57. Идентификация генов устойчивости пшеницы к ржавчинным заболеваниям: метод. указания / И.Г.Одинцова [и др.]. – Л., 1986.– 34 с.
58. Иммунологические исследования в селекционном процессе основных сельскохозяйственных культур / Ю.А.Христов, Ж.А. Бахарева, Е.А. Орлова, Л.П. Сочалова // Достижения науки и техники АПК. – 2007. - №12. – С. 14-16
59. Использование фитопатологического и молекулярно-генетического методов для идентификации генов устойчивости к бурой ржавчине у образцов мягкой пшеницы с чужеродным генетическим материалом / Н.Р. Гайнуллин [и др.]// Генетика.– 2007. - Т.43, № 8. – С. 1058-1064
60. Ишкова, Т.И. Грибные болезни зерновых культур на Северо-Западе России / Т.И. Ишкова, Е.И. Гульятеева, М.М. Левитин // Защита и карантин растений. – 2004. - № 12. – С. 15-18
61. Калашник, Н.А. Влияние фона питания на число зерен в колосе и проявление комбинационной способности у сортов яровой пшеницы / Н.А. Калашник, О.Т. Качур // Селекция и семеноводство зерновых культур в Сибири.: Сб. науч. тр. / СибНИИСХ. – Новосибирск, 1981. – С. 60-65
62. Калашник, Н.А. Генетический контроль количественных признаков у яровой пшеницы / Н.А. Калашник, В.И. Молин // Генетика. – 1974. - Т.10, № 11. – С. 17-24
63. Калашник, Н.А. Характер наследования и комбинационная способность сортов мягкой яровой пшеницы на разных фонах питания / Н.А. Калашник, О.И. Гамзикова, И.Р. Колмакова // Селекция и семеноводство сельскохозяйственных культур в Западной Сибири: метод. рекомендации/ ВАСХНИЛ. Сиб отд-ние. – Новосибирск, 1980. – 60 с.
64. Каталог мировой коллекции ВИР. – Л., 1988. - Вып. 453. – 80 с.
65. Качур, О.Т. Комбинационная способность сортов мягкой яровой пшеницы в диаллельных скрещиваниях: автореф. дис. ... канд. с.- х. наук: 06.01.05 / Качур Ольга Тимофеевна. – Л., 1979. – 20 с.
66. Кисилева, М.И. Характеристика видов пшеницы из коллекции USDA-ARS по устойчивости к *Russinia triticea* Griseb / М.И. Кисилева, Г.В. Волкова //

Материалы Международной научно-практической конференции, посвященной 125-летию со дня рождения Н.И. Вавилова (17-21 июля, 2012). – Большие Вяземы, 2012. – С. 504-508

67. Коваленко, Е.Д. Иммунологические методы создания болезнеустойчивых сортов зерновых культур / Е.Д. Коваленко, А.И. Жемчужина, Н.Н. Крятева // Генетическая структура популяций возбудителя бурой ржавчины пшеницы // Агро XXI. – 2000. - № 4. – С. 14-15

68. Коваленко, Е.Д. Современное состояние популяций возбудителя бурой ржавчины и создание генбанка источников и доноров устойчивости пшеницы. / Е.Д. Коваленко, А.И. Жемчужина // Материалы Международной научно-практической конференции, посвященной 125-летию со дня рождения Н.И. Вавилова (17-21 июля, 2012). – Большие Вяземы, 2012. – С. 69-80

69. Койшыбаев, М. Источники и доноры устойчивости яровой пшеницы к видам ржавчины и септориозу / М. Койшыбаев, А.Б. Жанарбекова // Генофонд и селекция растений: докл. и сообщ. I Междунар. науч.-практ. конф. (пос. Краснообск, 9-13 апреля 2013 г.): в 2 т. /Рос. акад. с.-х. наук. Сиб. регион. отд-ние, Сиб. науч.-исслед. ин-т растениеводства и селекции. – Новосибирск, 2013. – Т.1: Полевые культуры. – С. 267-274

70. Коновалов, Ю.Б. Селекция растений на устойчивость к болезням и вредителям / Ю.Б. Коновалов. – М.: Колос, 1999. – 136 с.

71. Корнева, С.П. Селекционно-генетическая оценка форм яровой мягкой пшеницы с зерном, пригодным для производства макаронных изделий, в условиях Южной лесостепи Западной Сибири: дис. ...канд. с.-х. наук: 06.01.05 / Корнева Светлана Петровна – Омск, 2004. – 196 с.

72. Кот, В.В. Возделывание яровой пшеницы на Кубани / В.В.Кот. – Краснодар, 1949. – С. 41

73. Кротова, Л.А. Корреляционные связи между продуктивностью растений и её элементами у гибридов и мутантов озимой пшеницы с сортами яровой / Л.А. Кротова // Теоретические основы селекции и семеноводства

сельскохозяйственных культур в Западной Сибири: сб. науч. тр. / ВАСХНИЛ. Сиб. отд-ние, СибНИИСХ. – Новосибирск, 1988. – С. 40-44

74. Куперман, Ф.М. Биологические основы культуры пшеницы / Ф.М. Куперман. – М., 1950. - Т.1. – 262 с.

75. Куркина, Н.В. Источники устойчивости пшеницы к возбудителю бурой ржавчины в условиях Сибирского Прииртышья / Н.В. Куркина // Молодые ученые Сибирского региона аграрной науке: материалы научно-практической конференции молодых учёных / РАСХН. СО, СибНИИСХ. – Омск, 2000. - Вып.1. – С. 20.

76. Лапочкина, И.Ф. Разнообразие коллекции мягкой пшеницы «Арсенал» и его использование в селекционно-генетических исследованиях / И.Ф. Лапочкина // Материалы Международной научно-практической конференции, посвященной 125-летию со дня рождения Н.И. Вавилова (17-21 июня, 2012). – Большие Вяземы, 2012. – С. 69-80

77. Ларионов, Ю.С. Использование в селекции некоторых количественных признаков яровой пшеницы / Ю.С. Ларионов // Сб. науч. тр. / СибНИИСХ. – Новосибирск, 1975. - Т. 25. – С. 89-94

78. Леонтьев, С.И. Основные параметры моделей сортов яровой пшеницы интенсивного типа для степи и лесостепи Западной Сибири: учеб. пособие / С.И. Леонтьев. – Омск, 1980. – 56 с.

79. Лесовой, М.П. состав и специализация рас возбудителя бурой ржавчины пшеницы на Украине / М.П. Лесовой, Г.С. Суворова // Защита растений: респ. межведомственный тематический сб. – Киев, 1990. - Вып. 31. – С. 3-7

80. Лубнин, А.М. Гетерозис и наследование основных селекционных признаков в F_1 от скрещивания некоторых сортов озимой пшеницы / А.М. Лубнин // Научно-технический бюллетень / ВИР. – СПб., 1973. - Вып.32. – С.10-14

81. Лубнин, А.Н. Селекция яровой мягкой пшеницы в Сибири / А.Н. Лубнин. – Новосибирск, 2006. – С. 311

82. Лукьяненко, П.П. Гибридизация отдалённых эколого-географических форм и проблема в селекции пшеницы / П.П. Лукьяненко // Вестник сельскохозяйственной науки. – 1967. – № 3. – С. 31
83. Лукьяненко, П.П. Избранные труды / П.П. Лукьяненко. – М.: Колос, 1973. – 448 с.
84. Лыфенко, С.Ф. Особенности наследования хозяйственно-полезных признаков у гибридов озимой мягкой пшеницы / С.Ф. Лыфенко, К.М. Ковбасенко // Вестник сельскохозяйственной науки. – 1970. - № 8. – С. 20-24
85. Лямок, А.К. Продуктивность яровой пшеницы в условиях различных термоградиентов / А.К. Лямок, И.В. Матиос // Научно-технический бюллетень / ВСГИ. – 1988. - № 14. – С. 52-56
86. Майданюк, Н.Д. Диаллельный анализ количественных признаков яровой мягкой пшеницы в условиях Северного Казахстана / Н.Д. Майданюк // Комплексные меры повышения сельскохозяйственных культур в зерновой зоне Казахстана: сб. науч. тр. / ВНИИЗХ. – Целиноград, 1982. – С. 70-81
87. Маркелова, Т.С. Динамика популяции возбудителя бурой ржавчины пшеницы в Поволжье / Т.С. Маркелова // Современные проблемы иммунитета растений к вредным организмам / ВНИИЗР. – СПб., 2008. – С. 66-68
88. Маркелова, Т.С. Создание инфекционных фонов для оценки пшеницы на устойчивость к болезням / Т.С. Маркелова // Защита и карантин растений. – 2007. - № 8. – С. 56-57
89. Маркелова, Т.С. Результаты селекции пшеницы на комплексную устойчивость к болезням / Т.С. Маркелова, М.Л. Веденева, Т.В. Кириллова// Вестник защиты растений. – 2003. - № 3. – С. 25-30
90. Мартынов, С.П. Взаимосвязь компонентов урожая зерна у яровой пшеницы / С.П. Мартынов, В.А. Крупнов // Селекция яровой пшеницы. – М., 1977. – С. 100-105
91. Медведев, Н.Н. Практическая генетика / Н.Н. Медведев. – М.: Наука, 1968. – 293 с.

92. Методика государственного сортоиспытания сельскохозяйственных культур / под общ. ред. М.А. Федина. – М., 1985. – 269 с.
93. Методические указания по изучению образцов мировой коллекции ВИР в научно-исследовательских учреждениях различных зон СССР. – Л., 1965. – 34 с.
94. Методические рекомендации по теме «Основы комбинационной селекции самоопылителей в условиях Западной Сибири» / Сост. В.А. Зыкин, Н.А. Калашник. – Н., 1984. – 60 с.
95. Методы мониторинга и прогноза развития вредных организмов / под ред. В.А. Захаренко, И.Я. Гречинова. – М.-СПб., 2002. – 96 с.
96. Мешкова, Л.В. Вирулентность возбудителя бурой ржавчины пшеницы в регионах Сибири и Южного Урала /Л.В. Мешкова, Л.П. Россеева // Материалы Международной научно-практической конференции, посвященной 125-летию со дня рождения Н.И. Вавилова (17-21 июля, 2012). – Большие Вяземы, 2012. – С. 237-241
97. Мешкова Л.В. Динамика распространения патотипа возбудителя бурой ржавчины пшеницы вирулентного к сортам с геном Lr9 в Омской области // Л.В. Мешкова, Л.П. Россеева, Е.А. Коренюк, И.А. Белан. Микология и фитопатология. – СПб., 2012. - Т. 46, Вып. 6. – С. 397-400
98. Мешкова, Л.В. Структура и изменчивость популяций бурой ржавчины пшеницы / Л.В. Мешкова, Л.П. Россеева // Тезисы I Всероссийской конференции по иммунитету растений к болезням и вредителям, посвященной 300-летию Санкт-Петербурга (2-7 июля, 2002). – СПб., 2002. – С. 53-54
99. Мешкова, Л.В. Тенденция увеличения вирулентности возбудителя бурой ржавчины пшеницы к эффективным генам устойчивости в Омской области / Л.В. Мешкова, Л.П. Россеева // Современные средства, методы и технологии защиты растений / РАСХН. СО. – Новосибирск, 2008. – С. 149-153
100. Милютин, О.М. Изучение наследуемости количественных признаков у гибридов яровой пшеницы / О.М. Милютин, В.К. Мовчан // Новые сорта и

теоретические исследования по селекции в Северном Казахстане. – Целиноград, 1998. – С. 20-28

101. Михайлова, Л.А. Генетика устойчивости пшеницы к бурой ржавчине / Л.А. Михайлова // Материалы научного семинара. – СПб., 2003. – С. 45-60

102. Михайлова, Л.А. Лабораторные методы культивирования возбудителя бурой ржавчины пшеницы / Л.А. Михайлова, Л.В. Квитко // Микология и фитопатология. – Л., 1970. - Т. 4, Вып. 3. – С. 269-270

103. Михайлова, Л.А. Методы исследования генетического разнообразия популяций возбудителя бурой ржавчины пшеницы *Russinia recondite* Rob. ex Desm. F. sp. *Triticici* / Л.А. Михайлова, Е.И. Гультяева, Н.В. Мироненко. – СПб., 2003. – 24 с.

104. Михайлова, Л.А. Популяции возбудителя бурой ржавчины пшеницы / Л.А. Михайлова, Л.Г. Тырышкин // Успехи современной генетики. – М.: Наука, 1994. - Вып. 19. – С. 81-95

105. Михайлова, Л.А. Структура популяций возбудителя бурой ржавчины. Оценка степени сходства популяций на территории СССР / Л.А. Михайлова, Л.Г. Тырышкин // Микология и фитопатология. – Л., 1989. - Т.23, Вып. 5. – С. 458-464.

106. Мурашкинский, К.Е. Ржавчина хлебов и борьба с нею / К.Е. Мурашкинский. – Омск, 1946. – 40 с.

107. Наумова, М.С. Наследуемость хозяйственно-полезных признаков у гибридов яровой пшеницы / М.С. Наумова // Пути повышения урожайности кормовых, зерновых и овощных культур в Восточной Сибири: сб. науч. тр. – Иркутский СХИ. – Иркутск, 1980. – С. 31-37

108. Нахаева, В.И. Изменчивость признаков яровой мягкой пшеницы в искусственных и естественных условиях / В.И. Нахаева // Селекция и семеноводство сельскохозяйственных культур в Западной Сибири/ ВАСХНИЛ. Сиб. отд-ние. – Новосибирск, 1985. – 29 с.

109. Неттевич, Э.Д. Гетерозис пшеницы / Э.Д. Неттевич // Цитогенетика пшеницы и её гибридов. – М., 1971. – С. 163-169

110. Неттевич, Э.Д. Исходный материал для селекции яровой пшеницы на устойчивость к бурой ржавчине и мучнистой росе / Э.Д. Неттевич, Н.В. Давыдова, Т.С. Шишкина // Новые методы селекции и создание адаптивных сортов сельскохозяйственных культур: результаты и перспективы: тез. докл. науч. сессии (1-3 июля 1998г.). – Киров, 1988. – 250 с.

111. Неттевич, Э. Д. Продуктивность и качество зерна гибридов яровой пшеницы / Э.Д. Неттевич, М.М. Самсонов // Селекция растений с использованием ЦМС. – Киев, 1965. – С. 271 – 277

112. Одинцова, И.Г. Миграция аэрогенной инфекции *P. recondita* и *P. graminis* на территории СССР / И.Г. Одинцова, Ю.А. Христов // VII Всесоюзное совещание по иммунитету сельскохозяйственных растений к болезням и вредителям: тез. докл. (Омск, 4-7 августа 1981г.). – Новосибирск, 1981.– 432 с.

113. Одинцова, И.Г. О сложности локуса Lr23, контролирующего устойчивость пшеницы к бурой ржавчине / И.Г. Одинцова, Х.О. Петуша // Селекционно-генетическая характеристика сортов пшениц: сб. науч. тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. – Л.: ВИР, 1984.- Т. 85. – С. 13-19

114. Одинцова И.Г. Происхождение инокулюма бурой ржавчины пшеницы в Западной Сибири и Северном Казахстане и выбор генов для селекции на устойчивость / И.Г. Одинцова // Актуальные вопросы генетики и селекции растений: тез. Докл. Сиб. регион. конф. (Барнаул, 23-27 июня, 1980). – Новосибирск, 1980. – С. 259

115. Одинцова И.Г. Пути селекции на устойчивость в связи с миграцией возбудителя бурой ржавчины пшеницы / И.Г. Одинцова, Л.Ф. Шеломова // Тр. По прикл. бот., ген. и сел. – Л.: изд-во ВИР, 1977. - Т. 58, вып. 3. – С. 41-44

116. Одинцова, И.Г. Связь между популяциями возбудителя бурой ржавчины пшеницы на территории СССР и её значение для селекции / И.Г. Одинцова, Л.Ф. Шеломова, А.А. Алманов, Х.О. Пеуша // Проблемы использования генофонда в селекции растений на иммунитет к болезням и вредителям: сб. науч. тр. По прикл. бот., ген. и сел. – Л.: изд-во ВИР, 1987. - Т. 110. – С. 12-18

117. Орлова, Е.А. Результаты изучения зерновых культур на устойчивость к листовым и головнёвым болезням в условиях лесостепи Приобья / Е.А. Орлова, Л.П. Сочалова // Материалы международной научно-практической конференции к 100-летию сибирской селекции (Омск, Россия, 2-4 августа 2011). – Омск, 2012. – С. 39-44

118. Основные итоги научных исследований по иммунитету сельскохозяйственных культур / Ю.А. Христов, Ж.А. Бахарева, Е.А. Орлова, Л.П. Сочалова // Селекция сельскохозяйственных растений: итоги, перспективы: сб. науч. трудов / РАСХН. Сиб. отд-ние, СибНИИРС. – Новосибирск, 2005. – С. 184-189

119. Особенности генотипа устойчивости к бурой ржавчине образцов яровой мягкой пшеницы с генетическим материалом *Aegilops Triuncialis* / С.В. Дженин, И.Ф. Лапочкина, А.И. Жемчужина, Е.Д. Коваленко // Современные проблемы иммунитета растений к вредным организмам/ ВНИИЗР. – СПб., 2008. – С. 127-129

120. Плотникова, Л.Я. Преодоление иммунитета вида *Triticum timopheevii* Западносибирской популяцией возбудителя бурой ржавчины пшеницы / Л.Я. Плотникова, Л.В. Мешкова // Третья Всероссийская и международная конференция «Современные проблемы иммунитета растений к вредным организмам», посвященная 125-летию со дня рождения Н. И. Вавилова (23-26 октября, 2012). – СПб., 2012. – С.155-157

121. Плотникова, Л.Я. Создание источников генов устойчивости к заболеваниям и вредителям методами отдаленной гибридизации, экспериментального мутагенеза и биотехнологии / Л.Я. Плотникова; ОмГАУ. – Омск, 1997. – 32 с.

122. Плотникова, Л.Я. Индуцированная устойчивость как фактор «медленного ржавления» пшеницы при поражении бурой ржавчиной / Л.Я. Плотникова, Т.Ю. Штубей // Современные проблемы иммунитета растений к вредным организмам/ ВНИИЗР. – СПб., 2008. – С. 265-268

123. Плотникова, Л.Я. Физиологические механизмы проявления действия генов длительной устойчивости мягкой пшеницы к бурой ржавчине / Л.Я. Плотникова, Л.В. Мешкова // Полвека целине: сб. науч. трудов, посвященный 50-летию освоения целинных и залежных земель/ СибНИИСХ. – Омск, 2004. – 320 с.
124. Полимбетова, Ф.А. Физиология яровой пшеницы в Казахстане / Ф.А. Полимбетова, К. Мамонтов. – Алма-Ата: Наука, 1980. – 288 с.
125. Принципы использования исходного материала в селекции пшеницы на устойчивость к бурой ржавчине / К.В. Новожилов, М.М. Левитин, Л.А. Михайлова, Е.И. Гульятеева // Вестник РАСХН. – 1998. - № 1. – С. 61-64
126. Пшеничникова, Т.А. Анализ наследования морфологических и биохимических признаков, контролируемых генами, интрогрессированными в мягкую пшеницу от *Aegilops speltoides* Tausch / Т.А. Пшеничникова // Генетика. – 2005. - Т.41. - № 6. – С. 793-799
127. Расовая и генетическая характеристика популяций бурой ржавчины в Нижнем Поволжье / В.Б. Лебедев [и др.]// Защита растений от вредителей и болезней: сб. науч. тр. / Саратовская гос. с.-х. акад. им. Н.И. Вавилова. – Саратов, 1997. – С. 14-19
128. Рейтер, Б.Г. Генетический механизм устойчивости к бурой ржавчине яровой мягкой пшеницы / Б.Г. Рейтер, Л.П. Россеева, Л.В. Мешкова // Селекция зерновых культур в Западной Сибири: сб. науч. тр. / РАСХН. Сиб. отд-ние, СибНИИСХ. – Новосибирск, 1992. – 156 с.
129. Рейтер, Б.Г. О создании устойчивых к бурой ржавчине аналогов сортов мягкой яровой пшеницы / Б.Г. Рейтер, Л.П. Россеева, Л.В. Мешкова // Селекция и семеноводство. – 1995. - № 1 – С. 18-19
130. Рейтер, Б.Г. Поражаемость яровой пшеницы бурой ржавчиной (*Russinia tritricina* Eriks) и характер наследования гибридами устойчивости к ней в условиях Омской области: автореф. дис. ... канд. с.-х. наук: 06.534 / Рейтер Бруно Генрихович. – Омск, 1971. – 32 с.

131. Рейтер, Б.Г. Фитопатологические и иммунологические основы снижения ущерба от бурой ржавчины пшеницы в Западной Сибири: автореф. дис. ...д-ра с.-х. наук / Рейтер Бруно Генрихович. – Киев, 1984. – 42 с.

132. Рейтер, Б.Г. Эколого-климатические принципы районирования источников устойчивости к ржавчине / Б.Г. Рейтер // Генетические ресурсы и селекция растений на устойчивость к болезням и абиотическим факторам среды (Ленинград, 16-20 сентября 1980 г.): тез. докл. IX конгресса ЕУКАРПИА. – Л., 1980. – I симпоз.: Устойчивость растений к болезням (грибы, бактерии, вирусы). – С. 92.

133. Романенко, Г.А. Международная деятельность Российской академии сельскохозяйственных наук / Г.А.Романенко // Международный сельскохозяйственный журнал. – 2007. - № 1. – С.14-16

134. Россеева, Л.П. Генетический контроль устойчивости к бурой ржавчине яровой мягкой пшеницы: автореф. дис. ...канд. с.-х. наук: 06.01.05 / Россеева Людмила Петровна. – Омск, 1992. – 20 с.

135. Россеева, Л.П. Устойчивость яровой мягкой пшеницы к возбудителю бурой ржавчины в Западной Сибири /Л.П.Россеева, Л.В. Мешкова, И.А. Белан // Современные проблемы иммунитета растений к вредным организмам / ВНИИЗР. – СПб., 2008. – С. 173-175

136. Рутц, Р.И. Генетический анализ основных параметров количественных признаков в гибридных популяциях яровой пшеницы с озимой / Р.И. Рутц, Н.В. Храмцова // Сборник научных трудов / ОмСХИ. – Омск, 1976. - Т. 148. – С.100-104

137. Рутц, Р.И. Методические указания к лабораторно-практическим занятиям по теме «Оценка исходного материала по комбинационной способности в регулярных скрещиваниях генетически разнокачественных наборов родительских форм» / ВАСХНИЛ. Сиб. отд-ние, СибНИИСХ; сост.: Р.И. Рутц. – Омск, 1977. – 24 с.

138. Рутц Р.И. Научные основы и практические результаты селекции яровой мягкой пшеницы и озимых мятликовых культур в Западной Сибири / Р.И. Рутц // Сиб. отд-ние. СибНИИСХ. – Новосибирск, 2005. – 624 с.
139. Саакян, Г.А. Гетерозис у гибридов пшеницы / Г.А. Саакян // Пшеница. – Ереван, 1975. – С. 33-34
140. Савченко В.К. Генетический анализ в сетевых пробных скрещиваниях / В.К. Савченко – Мн.: Наука и техника, 1984. – 223 с.
141. Савченко, В.К. Метод оценки комбинационной способности генетически разнокачественных наборов родительских форм / В.К. Савченко // Методики генетико - селекционного и генетического экспериментов. – Минск, 1973. – С. 48-77
142. Санин, С.С. Влияние вредных организмов на качество зерна /С.С. Санин // Защита и карантин растений. – 2004. - № 11. – С. 14-18
143. Сибикеев, С.Н. Оценка набора интрогрессивных линий яровой мягкой пшеницы селекции НИИСХ Юго-Востока на устойчивость к расе стеблевой ржавчине Ug 99 + Sr 24 (ТТКСТ) / С.Н. Сибикеев, Т.С. Маркелова // Доклады РАСХН. – 2011. - № 2. – С. 3-5
144. Смяловская, Я.Э. Изменчивость количественных признаков у мягкой яровой пшеницы в зависимости от условий среды / Я.Э.Смяловская // Селекция и семеноводство сельскохозяйственных культур в Западной Сибири сборник научных трудов/ Всесоюз. акад с.-х. наук им. В.И.Ленина. Сиб. отд-ние, Сиб. науч.-исслед- ин-т сел. хоз-ва; отв. за вып. Б.Г.Рейтер.- Новосибирск, 1985. – С. 37-42
145. Смяловская, Я.Э. Наследование количественных признаков у мягкой яровой пшеницы в диаллельных скрещиваниях / Я.Э. Смяловская // Селекция и семеноводство сельскохозяйственных культур в Западной Сибири / Всесоюз. акад с.-х. наук им. В.И. Ленина. Сиб. отд-ние, Сиб. науч.-исслед- ин-т сел. хоз-ва; отв. за вып. Б.Г. Рейтер. – Новосибирск, 1984. – С.57-63
146. Создание устойчивого к грибным заболеваниям селекционного материала твердой пшеницы путем интрогрессии генов *Triticum timopheevii* Zhuk

/ В.И. Янченко, В.Ф. Козловская, М.А. Розова, В.М. Мельник // Сибирский вестник сельскохозяйственной науки. – 2008. - № 8. – С. 23-29

147. Сорты сельскохозяйственных культур селекции СибНИИСХ: каталог / РАСХН. СО, СибНИИСХ; под ред. Р.И.Рутца. – Омск, 2006. – 100 с.

148. Сочалова, Л.П. Генетическая устойчивость сортов яровой пшеницы к облигатно-аэрогенным заболеваниям в условиях лесостепи Приобья: каталог сортов-доноров генов устойчивости / Л.П. Сочалова, И.Е.Лихенко; Рос. акад. с.-х. наук Сиб. регион. отд-е, Сиб. науч.-исслед ин-т растениеводства и селекции. – Новосибирск, 2011. – 27 с.

149. Сочалова, Л.П. Генофонд источников устойчивости мягкой яровой пшеницы к листостеблевым заболеваниям / Л.П. Сочалова, И.Е. Лихенко // Достижения науки и техники АПК. – 2013. - № 6. – С. 3-8

150. Сочалова, Л.П. Генофонд источников устойчивости яровой пшеницы к инфекционным заболеваниям на территории селекцентра СибНИИРС / Л.П. Сочалова, И.Е. Лихенко // Генофонд и селекция растений: докл. и сообщ. I Междунар. науч.-практ. конф. (п.Краснообск, 9-13 апреля 2013г.) / Рос. акад. с.-х. наук. Сиб. регион. отд-ние, Сиб. науч.-исслед. ин-т растениеводства и селекции. – Новосибирск, 2013. - Т.1: Полевые культуры. - С. 433-440

151. Сочалова, Л.П. Скрининг исходного материала яровой пшеницы по устойчивости к бурой ржавчине / Л.П. Сочалова, И.Е. Лихенко // Современные проблемы селекции и семеноводства сельскохозяйственных культур: материалы междунар. науч.-практ. конф. (пос. Краснообск, 18-20 июля 2011 г.) / Рос. акад. с.-х. наук. Сиб. отд-ние. Сиб. науч.-исслед. ин-т растениеводства и селекции. – Новосибирск, 2012. – С. 170-176

152. Сочалова, Л.П. Влияние генотипа сорта на структуру популяции возбудителя бурой ржавчины пшеницы *Russinia recondita* / Л.П. Сочалова, Ю.А. Христов // Сибирский вестник сельскохозяйственной науки. – Омск, 2009. - № 10. – С. 61-67

153. Степанов, К.М. Ржавчина зерновых культур / К.М. Степанов. – Л.: Колос, 1975. – 72с.

154. Степанов, К.М. Разработка долгосрочного прогноза ржавчины хлебных злаков и его проверка в производственных условиях / К.М. Степанов, А.Е. Чумаков. – Л., 1956. – 47 с.
155. Сюков, В.В. Генетические аспекты селекции яровой мягкой пшеницы в Среднем Поволжье: автореф. дис. ...д-ра. биол. наук: 06.01.05 / Сюков Валерий Владимирович – Саратов, 2003. – 54 с.
156. Тепляков, Б.И. Болезни яровой пшеницы в Западной Сибири / Б.И. Тепляков, О.И. Теплякова // Защита и карантин растений. – 2003. - № 1. – С. 17-18
157. Траншель, В.Г. Обзор ржавчинных грибов СССР / В.Г. Траншель. – М.-Л.: АН СССР, 1939. – 426 с.
158. Тырышкин, Л.Г. Идентификация эффективных генов устойчивости пшеницы *Triticum aestivum* L. к бурой ржавчине с помощью STS-маркеров /Л.Г. Тырышкин // Генетика. – 2006. - Т.42, № 6. – С. 812-818
159. Тырышкин, Л.Г. Устойчивость образцов родов *Aegilops* L. и *Triticum* L. к болезням / Л.Г. Тырышкин, М.А. Колесова, М.Э. Гашимов // Фитосанитарное оздоровление экосистем: II Всерос. съезд по защите растений (5-10 декабря, 2005). – СПб., 2005.– С. 568-570
160. Турбин, Н. В. Генетика гетерозиса и методы селекции растений на комбинационную способность / Н.В. Турбин // Генетические основы селекции растений. – М.: Наука, 1971. – С. 112-155
161. Турбин, Н.В. Генетические основы гетерозиса / Н.В. Турбин // Гетерозис, теория и практика. – Л.: Колос, 1968. – С. 46-87
162. Турбин, Н.В. Изменчивость оценок общей и специфической комбинационной способности у линий кукурузы под влиянием внешних условий / Н.В. Турбин, Л.В. Хотылева, Л.А. Татурина // Проблемы экспериментальной генетики. – Минск: Наука и техника, 1971. – С. 3-11
163. Тюнин, В.А. Селекция мягкой яровой пшеницы в условиях Южного Урала: автореф. дис. ...д-ра с.-х. наук: 06.01.05 / Тюнин Владимир Александрович – Омск – 2005. – 29 с.

164. Урбанович, О.Ю. Определение генов устойчивости к бурой ржавчине в сортах пшеницы (*Triticum aestivum* L.) с использованием молекулярных маркеров / О.Ю. Урбанович, С.В. Малышев, Н.А. Картель // Генетика. – 2006. – Т. 42, № 5. – С. 675-683
165. Федин, М.А. Генетика пшеницы и гетерозис. – М.: Колос, 1979. – 203 с.
166. Федин, М.А. Генетический анализ признаков, определяющих продуктивность пшеницы / М.А. Федин, Д.Я. Силис // Селекция и семеноводство сельскохозяйственных культур в Западной Сибири: науч. тр. / Всесоюз. акад. с.х. наук им. В.И. Ленина. Сиб. отд-ние, Сиб. науч.-исслед. ин-т сел. хоз-ва; отв. ред. П.И. Хлебов.- Новосибирск, 1975. - №10. – С. 12-14
167. Федин, М.А. О гетерозисе пшеницы / М.А. Федин. – М.: Колос, 1970. – 240 с.
168. Федин, М.А. Комбинационная способность сортов яровой пшеницы / М.А. Федина, Д.Я. Силис // Доклады ВАСХНИЛ № 1. – 1973. – С. 15-18
169. Филипс, С. Производство зерна пшеницы и применение минеральных удобрений в мире / С. Филлипс, Р. Нортон // Питание растений. – 2012. - № 4. – С. 2-5
170. Фишер, Р.А. Статистические методы для исследователей / Р.А. Фишер. – М.: Госстатиздат, 1958. – 267 с.
171. Характер наследования и комбинационная способность сортов мягкой яровой пшеницы на разных фонах питания.: Метод. рекомендации. / Н.А. Калашник, О.И. Гамзикова, И.Р. Колмакова. – Новосибирск, 1980. – 60 с.
172. Характеристика сортов зерновых культур на устойчивость к основным заболеваниям в условиях Западной Сибири: метод. рекомендации / ВАСХНИЛ. СО; / сост. А.И. Широков. – Новосибирск, 1977. – 141 с.
173. Холмов, В.Г. Интенсификация и ресурсосбережение в земледелии лесостепи Западной Сибири: монография / В.Г. Холмов, Л.В. Юшкевич. – Омск, 2006. – 396 с.

174. Храмцова, Н.В. Изменчивость элементов продуктивности колоса у гибридов пшеницы в условиях Западной Сибири / Н.В. Храмцова, Л.В. Нечипоренко // Биология, селекция и семеноводство зерновых и кормовых культур в Западной Сибири: сб. науч. трудов / ОмСХИ. – Омск, 1988. – С. 28-34

175. Храмцова, Н.В. Наследование продуктивности колоса у гибридов озимой пшеницы с яровой в условиях южной лесостепи Западной Сибири / Н.В. Храмцова, В.П. Пьянов // Селекция и семеноводство зерновых культур: сб. науч. трудов / ОмСХИ. – Омск, 1983. – С. 17-22

176. Христов, Ю.А. Использование в селекции источников устойчивости к бурой ржавчине пшеницы в Сибири: автореф. дис. ...канд. с.-х. наук: 06.01.11. / Христов Юрий Акимович. – Л., 1981. – 24 с.

177. Христов, Ю.А. Расовая и генетическая характеристика популяции бурой ржавчины пшеницы / Ю.А. Христов, Т.В. Штайнерт // Генофонд сельскохозяйственных культур для селекции устойчивых сортов: сб. науч. тр. / РАСХН. Сиб. отд-ние, СибНИИРС. – Новосибирск, 1999. – С. 105-109

178. Цильке, Р.А. Изменчивость характера наследования количественных признаков у мягкой пшеницы в зависимости от условий вегетации / Р.А. Цильке // Сибирский вестник сельскохозяйственной науки. – 1974.- № 2. – С. 31-39

179. Цильке, Р.А. Изучение наследования количественных признаков у мягкой яровой пшеницы в топкроссных скрещиваниях. Сообщ. 2: Продолжительность периода всходы – колошение / Р.А. Цильке // Генетика. – 1977. Т. 13. № 1. – С. 5-14

180. Цильке, Р.А. Изучение наследования количественных признаков у мягкой яровой пшеницы в топкроссных скрещиваниях. Сообщ. 5: Число зёрен колоса / Р.А. Цильке // Генетика. – 1977. - Т. 13, № 11. – С. 1889-1899

181. Цильке, Р.А. Изучение наследования количественных признаков у мягкой яровой пшеницы в топкроссных скрещиваниях. Сообщ. 7: Масса зерна колоса / Р.А. Цильке // Генетика. – 1978. - Т. 14, № 1. – С. 15-24

182. Цильке, Р.А. Комбинационная способность сортов мягкой яровой пшеницы по крупности зерна в условиях Западной Сибири / Р.А. Цильке, О.Т. Качур // Доклады ВАСХНИЛ. – 1978. – № 11. – С. 1-3
183. Цильке Р. А. Моносомный анализ зерна с колоса у мягкой яровой пшеницы / Р.А. Цильке // Изв. СО АН СССР. – 1974. - Вып. 15. – С. 85-90
184. Цильке, Р.А. Хромосомная локализация генетической системы, контролирующей устойчивость мягкой пшеницы к бурой ржавчине / Р.А. Цильке, И.А. Рыжова, Ю.А. Христов // Доклады ВАСХНИЛ. – 1984. - № 4. – С. 9-11
185. Чулкина, В. А. Биологические основы эпифитотиологии / В. А. Чулкина. – М.: Агропромиздат, 1991. - 287 с.
186. Чулкина, В.А. Эпифитотиология (экологические основы защиты растений) / В.А. Чулкина, Е.Ю. Торопова, Г.Я. Стецов. – Новосибирск, 1998. – 198 с.
187. Чумаков, А.Е. Влияние гидротермических условий на развитие жёлтой ржавчины пшеницы / А.Е. Чумаков // Микология и фитопатология. – 1969. - Т.3, Вып.1. – С. 57-64
188. Шаманин В.П. Вирулентность гриба *Russinia triticea* на сортах и селекционных линиях мягкой пшеницы на опытном поле ОмГАУ в 2013 г. / В.П. Шаманин, Е.И. Гульятеева, Е.Л. Шайданюк, С.Л. Петуховский, И.В. Потоцкая // Вестник Алтайского государственного аграрного университета. – 2014. - № 6. – С. 36-42
189. Шаманин, В.П. Селекционно-генетическая оценка популяций яровой мягкой пшеницы Сибирского питомника челночной селекции СИММИТ / В.П. Шаманин, А.И. Моргунов, Я. Манес, Ю.И. Зленский, А.С. Чурсин, М.А. Левшунов, И.В. Потоцкая, И.Е. Лихенко // Вавиловский журнал генетики и селекции. – 2012. - Т. 16, № 1. – С. 21-32
190. Шаманин, В.П. Селекция яровой мягкой пшеницы на устойчивость к стеблевой ржавчине / В.П. Шаманин // Перспективы инновационного развития АПК. Сб. матер. междунар. науч.-практ. конф., посвящённой 420-летию земледелия Зауралья. Тюмень: ТГСХА, 2010. – С. 76-83

191. Шиндин, И.М. Изменчивость количественных признаков у яровой пшеницы / И.М. Шиндин, Е.Г. Лысых: тр. / Дальневост. НИИСХ. – Хабаровск, 1977. - Т.22. – С. 68-71
192. Шкаликов, В.А. Иммуитет растений / В.А. Шкаликов. – М.: КолосС, 2005. – 188с.
193. Яновский, А.С. Наследование высоты растений внутривидовых гибридов озимой твердой пшеницы в связи с селекцией на продуктивность: дис. ...канд с.-х. наук: 06.01.05 / Яновский Алексей Сергеевич – Краснодар, 2010. – 177 с.
194. Яровая пшеница / под общ. ред. А.И. Бараева. – М.: Колос, 1978. – С. 32-34
195. Bariana H.C. and McIntosh R.A / Genetic Studies on Stripe Rust Resistance in Wheat // Thesis, University of Sydney. – 1991. – P. 115
196. Belan I.A., Rosseeva L.P., Rosseev V.M., Morgounov A.I., Zelenskiy Y.I., Gulyaeva E.I., Baranova O.A., Badaeva E.D., Pershina L. A. Using of alien genetic material in the breeding of spring bread wheat. Abstracts of The 15th International EWAC Conference. 7-11 November 2011. Novi. Sad, Serbia. 2011. – P. 46
197. Vipinraj A., Honrao B., Prashar M. et al. Validation and identification of molecular markers linked to the leaf rust resistance gene Lr28 in wheat // J. Appl. Genetics. 2011. V. 52. P. 171-175
198. Bjarko M.J., Line R.F. Heritability and number of genes controlling leaf rust resistance in four cultivars of wheat / Phytopathology, 78, 4, 1988b, P. 457-461
199. Bjarko M.J., Line R.F. Quantitative determination of the gene action of leaf rust resistance in four cultivars of wheat, *Triticum aestivum*. / Phytopathology, 78, 4, 1988a, P. 451- 456
200. Broers L.H., Jacobs T.H. The inheritance of host plant effect on latency period of wheat leaf rust in spring wheat. II: Number of segregating factors and evidence for transgressive segregation in F3 and F5 generations. / Euphytica, 44, 1989, P. 207-214

201. Browder L.E. Designation of two genes for resistance to *Puccinia recondita* in *Triticum aestivum* // *Crop Science*. 1972. – V.12. – P. 705 – 706
202. Cox T.S., Raupp W.I., Gill B.S. Leaf rust-resistance genes Lr41, Lr42 and Lr43 transferred from *Triticum taushii* to common wheat // *Crop Sci.* – 1994. – 34. – P. 339-343
203. Davis R.L. Report of the plant breeder // *Pept. Puento Rico Agr. Exper. Sta.* 1927. – P. 14-15
204. Dedryver F., Jubier M.F., Thouvenin J., Goueau H. Molecular markers linked ti the leaf rust resistance gene Lr24 in different wheat cultivars. / *Genome*, 38, 1, 1995, P. 75-83
205. Drozd D., Jedynski S. Analiza dialleliczna cech ilosciowych mieszancow pszenicy jazej. // *Zesz. Probl. post. nauk. rol.* – 1989. – № 382. – P. 201-207
206. Dvorak J., Resta P. and Kota R.S. Molecular evidence on the origin of wheat chromosome 4A and 4B // *Genome*. -1990. – V. 33. – P. 30-39
207. Dyck P.L. Genetics of adult-plant rust resistance in Chinese Spring and Sturday wheats. / *Crop Sci.* 24, 1991, P. 309-311
208. Dyck, P.L. The association of a gene for leaf rust resistance with the chromosome 7D suppressor of stem rust resistance in common wheat. *Genome*, 1987. - 29: 467-469
209. Dyck P.L. Transfer of a gene for stem rust resistance from *Triticum araraticum* to hexaploid wheat // *Genome*. – 1992. –V. 53. – P. 788-792
210. Dyck P.L. and Kerber E.R. Chromosome location of three genes for leaf rust resistance in common wheat // *Canadian Journal of Genetics and Cytology*. – 1971. – V. 13. – P. 480-483
211. Dyck P.L. and Kerber E.R. Inheritance of leaf rust resistance in wheat cultivars Rafaela and EAP 26127 and chromosome location of gene Lr 17 // *Canadian Journal of Genetics and Cytology*. – 1977. – V.19. – P. 355-358
212. Dyck P.L., Samborski D.J. and Anderson R.G. Inheritance of adult plant leaf rust resistance derived from the common wheat varieties Exchange and Frontana // *Canadian Journal of Genetics and Cytology*. – 1966. – V.8. – P. 273-283

213. Flor H.H. Current status of gene-for-gene conception // *Annual Review of Phytopathology*, 1971, – P. 275-298
214. Friebe B., Zeller F.J., Mukai Y., Forster B.R., Bartos P. and McIntosh R.A. Characterization of rust resistant wheat – Agropyron intermedium derivatives by C-banding, in situ hybridization and isozyme analysis // *Theoretical and Applied Genetics*. – 1992. V. 83. – P. 141-149
215. Genetic Resources Information System for Wheat and Triticale (GRIS) [Электронный ресурс]. – Режим доступа: <http://wheatpedigree.net>
216. Ghonston C.O. Seventh revision of physiologic races of *Puccinia recondite* f. sp. tritici / C.O. Ghonston, B.E. Browder // *Plant Dis. Repr.* – 1966. – V.50, – P.756-760
217. Gold J., Harder D., Townley-Smith F., Aung T., Procunier J. Development of a molecular marker for rust resistance genes Sr39 and Lr35 in wheat breeding lines. / *Plant Biotechnology*, 2, 1, 1999, P. 10-15
218. Grain Genes [Электронный ресурс]. – Режим доступа: <http://wheat.pw.usda.gov>
219. Griffing, B.A. Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing systems / B.A. Griffing // *Austral .Jour. Biol. Sci.* – 1956. – P. 463-493
220. Gulyaeva E. , Mikhailova L., Walther U., Kopahnke D. Comparison of *Puccinia recondite* f. tritici populations in Germany, Austria, Russia and Ukraine in 2000. / *Proceedings of Conference «Sustainable systems of cereal crop protection against fungal diseases as the way of reduction of toxin occurrence in food webs» Kromerizh. 2001*, P. 175-178
221. Haymann, B.L. The theory and analysis of diallel crosses / B.L. Haymann // *Genetics* – 1954. – V39. – P. 789-809
222. Hawthorn W.M. Genetic Analyses of Leaf Rust Resistance in Wheat // PhD Thesis, University of Sydney. – 1984. P. 43
223. Henderson C.R. Specific and general combining ability / C.R. Henderson // *Heterosis*, Ames. Iowa St. Coll. Press. – 1952. – P. 352-370

224. Hiebert C.W., Thomas J.B., Somers D.J. Microsatellite mapping of adult-plant leaf rust resistance gene Lr22a in wheat // *Theor. Appl. Genet.* 2007. V. 115. – P. 877-884
225. Hussein T., Bowden R. L., Gill B.S., Cox T.S. Chromosome location of leaf rust resistance gene Lr43 from *Aegilops tauschii* in common wheat. / *Crop Sci.*, 37, 1997, P. 1764-1766
226. Hussein T., Bowden R.L., Gill B.S., Cox T.S., Marshall D.S. Performance of four new leaf rust genes transferred to common wheat from *Aegilops tauschii* and *Triticum monococcum*. / *Plant Dis.*, 81, 1997, P. 582-586
227. Johnson R. Genetic background of durable resistance. In: Lamberti F., Waller J.M., Vander Graaff N.A. (eds). Durable resistance. In *Crops*. Plenum Press, New York, 1983. – P. 152-163
228. Johnson D.F. Wilcoxson R.D. A table of areas under disease progress curves / *Texas Agric. Exp. Stn. Tech. Bull.* – 1981. – 80 p.
229. Kerber E.R. and 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* x *Triticum monococcum* // *Genome*. -1990. – V. 33. – P. 530-537
230. Kerber E.R. Resistance to leaf rust in hexaploid wheat, Lr32 a third gene derived from *Triticum taushii* // *Crop Science*. – 1987. – V. 27. P. – 204-206
231. Knott D.R. The origin and evolution of wheat // *The wheat rusts – breeding for resistance*. Springer-Verlag, Berlin, monographs theor. appl. genet., P. 1-6
232. Kolmer J.A. Genetics of resistance to wheat leaf rust. / *Ann. Rev. Phytopathol.*, 34, 1996, P. 435-455
233. Kolmer J.A. Physiologic specialization of *Puccinia triticina* in Canada in 1998. / *Plant Dis.*, 85, 2, 2001, P. 155-158
234. Kolmer J.A. Virulence phenotypes of *Puccinia triticina* in South Atlantic States in 1999. / *Plant Dis.*, 86, 3, 2002, P. 288-291
235. Kuhn R.C., Ohm H.W., Shaner G.E. Slow leaf rusting resistance in wheat against twenty-two isolates of *Puccinia recondita*. / *Phytopathology*, 68, 1978, P. 651-656

236. Kumar A.A., Raghavaiah P. Effect of the leaf rust resistance gene Lr 28 on grain yield and bread-making quality of wheat // *Plant Breeding*. 2004. V. 123 (1) – P. 35-38
237. Leppik E.E. Gene centers of plant as a sources of disease resistance. / *Ann. Rev. Phytopathol.*, 8, 1970, P. 323-344
238. Lind V., Gulyaeva E. (2007) Virulence frequencies of *Puccinia triticina* in Germany and the European regions of the Russian Federation // *Journal of Phytopathology* 155 (1): 13-21
239. Lonc W. Sposoby drierataniu genow warunku jacyck cecky ilosciowe pszenicy ozimej // *Hodourose, aklimat in nasienn.* – 1983. – vol. 29, № 3. – P. 1-11
240. Long D.L. Virulence of *Puccinia triticina* on wheat in the United States from 1996 to 1998. / *Plant Dis.*, 84, 12, 2000, P. 1434-1441
241. Long, D.L., Kolmer, J.A. A North American system of nomenclature for *Puccinia recondita* f. sp. *tritici* / D. L. Long, J. A. Kolmer // *Phytopathology*. – 1989. – V. 79, №5. – P. 525-529
242. Luig N.H. and McIntosh R.A. Location and linkage of genes on wheat chromosome 2D // *Canadian Journal of Genetics and Cytology*. – 1968. – V.10. – P. 99-105
243. Mains E.B. Physiologic specialization in leaf of wheat *Puccinia triticina* Erikss / E.B. Mains, H.S. Jackson // *Phytopathology* - 1926. – V.16, 1. - P. 89-120
244. Marker Assisted Selection in Wheat [Электронный ресурс]. – Режим доступа: <http://maswheat.ucdavis.edu/>
245. Mateos-Hernandez M., Singh R., Hulbert S.H., Bowden R.L. et al. Targeted mapping of ESTs linked to the adult plant resistance gene Lr 46 in wheat using syntety with rice // *Funct. Integr. Genomics*. 2006. V. 6. – P. 122-131
246. McCallum B.D., Seto-Goh P. Physiologic specialization of *Puccinia triticina* in Canada in 2005 // *Can. J. Plant Path.* 2008. V. 30. – P. 124-132
247. McIntosh R.A. and Baker E.P. Chromosome location of mature plant leaf rust resistance in Chinese Spring wheat // *Australian Journal of Biological Sciences*. – 1966. - V. 19. – P. 943-944

248. McIntosh R.A., Brown G.N. Anticipatory breeding for resistance to rust diseases in wheat. / *Ann. Rev. Phytopathol.*, 35, 1997, P. 311-326
249. McIntosh R.A. Catalogue of gene symbols for wheat // *Proceedings of the Seventh International Wheat Genetics Symposium*. Institute of Plant Science Research: Cambridge, UK. – 1988. Vol.2. – P. 1225-1323
250. McIntosh R.A., Dyck P.L. Gene Lr23 for reaction to *Puccinia recondita* in Gabo and related cultivars // *Australian Journal of Biological Sciences*. – 1975. – V.28., 2. – P. 201-211
251. McIntosh R.A., Dyck P.L. and Green G.J. Inheritance of leaf rust and stem rust resistances in wheat cultivars Agent and Agatha // *Australian Journal of Agricultural Research*. – 1976. – V. 28. – P. 37 – 45
252. McIntosh R.A., Luig N.H. and Baker E.P. Genetic and cytogenetic studies of stem rust, leaf rust and powder mildew resistances in Hope and related wheat cultivars // *Australian Journal of Biological Sciences*. – 1967. – V. 20. – P. 1181-1192
253. McIntosh R.A., Welling C.R., Park R.F. Wheat rusts. An atlas of resistance genes / CSIRO, Australia, 1995.
254. McIntosh R.A., Yamazaki Y., Dubcovsky J. Et al. Catalogue of gene symbols // *Wheat genetic resources database KOMUGI*. 2010.
255. McIntosh R.A. Wheat Rusts an atlas of resistance genes. / McIntosh R.A., Welling C.R., Park R.F. CSIRO Australia, 1995. – P. 29-81
256. Mesterhazy A., Bartos P., Goyeau G., Niks R. Et al. European virulence survey for leaf rust in wheat // *Agronomie*. 2000. V. 20. P. 793-804
257. Neu C.H. Et al. Genetic mapping of the Lr20 – Pm1 resistance locus reveals suppressed recombination on chromosome arm 7AL in hexaploid wheat // *Genome*. 2002. V. 45. – P. 737-744
258. Ohm H.W., Shaner G.E. Three components of slow-rusting at different growth stages in wheat. / *Phytopathology*, 66, 1976, P. 1356-1360
259. Odintsova I.G. Slechtitel'ske vyuziti vazby gametocidnich genov geny ridicimi uzitecne vlastnosti. / «Genetica, geneticke zdroje a teoreticke zaklady slechteni pšenice» VURV. 1990. Praha-Ruzyne, Geneticke, P. 25-30

260. Park R.F., McIntosh R.A. Adult plant resistances to *Puccinia recondita* f. sp. *Tritici* in wheat. // N. Z. J. Crop Hortic. Sci. 1994. V. 22. P.151-158
261. Parlevliet J.E. Modern concepts in breeding for resistance to rust diseases. ICRISAT (International Crops Research Institute for the Semi-Arid Tropics). Groundnut rust disease. / Proceedings of a Discussion Group Meeting/ 24-28 Sep. 1984. ICRISAT Center, India, Patancheru, A. P. 502 324, India : ICRISAT.
262. Peterson R.F., Cambell A.B., Hannah A.E. A diagrammatic scale for estimating rust intensity on leaves and stems of cereals // Can. J. Res. 1948. V. 26. P. 496-500
263. Poyntz B., Hyde P. M. The expression of resistance of wheat to *Puccinia recondite*. / J. Phytopathology, 120, 1987, P. 136-142
264. Procunier J.D., Townley-Smith T.F., Fox S., Prashar S., Gray M., Kim W.K., Czarnecki E., Dyck P.L. PCR-based RAPD / DGGE markers linked to leaf rust resistance genes Lr29 and Lr25 in wheat (*Triticum aestivum* L.). / J. of Genetics and Breeding, 49, 1995, P. 87-92
265. Raupp W.J., Sukhwinder-Singh, Brown-Guedira G.L., Gill B.S. Cytogenetic and molecular mapping of the leaf rust resistance gene Lr39 in wheat. / TAG Theoretical and Applied Genetics, 102, I, 2/3, 2001, P. 347-352
266. Redhu A.S., Singh B.K., Hithra O.P. Trend of heterosis for grain yield and its components in bread wheat. // Haryana Agr. Univ. I. Res. – 1987. – vol. 17, № 1. – P. 4-11
267. Roelf A.P. Resistance to leaf and stem rusts in wheat. / Simmonds N.W. and Rajaram S. (eds). Breeding strategies for resistance to rust of wheat. International Maize and Wheat Improvement Center, Mexico, DF., 1988. p. 10-22.
268. Rojas R.A. Analysis of a group of experiment on combining ability in corn / B.A. Rojas // M.S. Thesis. Ames. Iowa St. Coll. –1951. – P. 36-42
269. Rowland G. G. and Kerber E. R. Telocentric mapping in hexaploid wheat of genes for leaf rust resistance and other characters derived from *Aegilops squarrosa* // Canadian Journal of Genetics and Cytology. – 1974. - V. 16. – P. 137-144.

270. Samborski D.J. and Dyck P.L. Inheritance of virulence in *Puccinia recondita* on six backcross lines of wheat with single genes for resistance to leaf rust // *Canadian Journal of Botany*. – 1976. – V. 54. – P. 1666-1671
271. Sawhney R.N., Sharma J.B., Kumar R. Studies for identifying diverse genes for resistance to *Puccinia recondite* f. sp. *Tritici* for strategic use in wheat breeding. / *Cereal Rusts and Powdery Mildews Bull.*, 26, 1, 1999, P. 35-44
272. Schachermayr G., Siedler H., Gale M.D., Winzeler H., Winzeler M., Keller B. Identification and localization of molecular markers linked to the Lr9 leaf rust resistance gene of wheat. / *Theoretical and Applied Genetics*, 88, 1994, P. 110-115.
273. Sharma D. and Knott D. R. The transfer of leaf rust resistance from *Agropyron* to *Triticum* by irradiation // *Canadian Journal of Genetics and Cytology*. – 1966. – V. 8. – P. 137-143
274. Singh R.P. Association between gene Lr34 for leaf rust resistance and leaf tip necrosis in wheat. / *Crop Science*, 32, 1992, P. 874-878
275. Singh R.P. and McIntosh R.A. Complementary genes for resistance to *Puccinia recondita tritici* in *Triticum aestivum* I. Genetic and linkage studies // *Canadian Journal of Genetics and Cytology*. – 1984a. – V. 26. – P. 723-735
276. Singh A., Pallvi J.K., Gupta P., Prabhu K.V. Identification og microsatellite markers linked to leaf rust adult plant resistance (APR) gene Lr48 in wheat // *Plant Breeding*. 2011. V. 130. – P. 31-34
277. Singh D., Park R.F., McIntosh R.A. Postulation of leaf (brown) rust resistance genes in 70 wheat cultivars grown in the United Kindom. / *Euphytica*, 120, 2001, P. 205-218
278. Smale M., Singh R.P., Sayre K., Pingali P., Rajaram S., Dubin H.J. Estimating the economic impact of breeding njnspecific resistance to leaf rust in modern bread wheats. / *Plant Dis.*, 82, 9, 1998, P. 1055-1061
279. Smith E.L., Schlehber A.M., Young H.C. Jr. and Edwards L.H. Registration of agent wheat // *Crop Science*. – 1968. – V. 8. – P. 511-512

280. Soliman A.S.; Heyne E.G. and Johnston, C.O. 1963. Resistance to leaf rust in wheat derived from Chinese plus *Aegilops umbellulata* translocation lines. *Crop Sci.*, 3: P. 254-256
281. Sprague G.F. Sprague, G.F. General vs. specific combining ability in single cross of corn / G.F. Sprague, L.A. Tatum // *Agron. J.* – 1942. – 34. – P. 923-932
282. Tatum, L.A. Breeding for drought and heat tolerance /L.A. Tatum // *Proc. of the Annual Corn and Sorghum Research Conference.* -1954.-V.9. P. 22-28
283. Vanderplank J.E. Disease resistance in plants. / Academic Press. New York. 1968. 253 p.
284. Vida G., Gal M., Uhrin A., et al. Molecular markers for the identification of resistance genes and marker-assisted selection in breeding wheat for leaf rust resistance // *Euphytica.* 2009. V. 170. – P. 67-76
285. Wienhues-Ohlendorf A. Die Substitution von Weizenchromosomen a us verschiedenen homeologen Gruppen durch Fremdchromosom a us *Agropyron intermedium* // *Zeitschrift fur Pflanzenzuchtung.* 1971. Bd 35. H4. – S. 307.
286. Wienhues-Ohlendorf A. Die Ubertragung der Rostresistenz aus *Agropyron intermedium* in den Weizen durch Translokation // *Zuchter.* 1967. Bd 37. №10. S. 345-352

ПРИЛОЖЕНИЯ

Метеорологические данные периода вегетации, 2009 - 2011 гг.

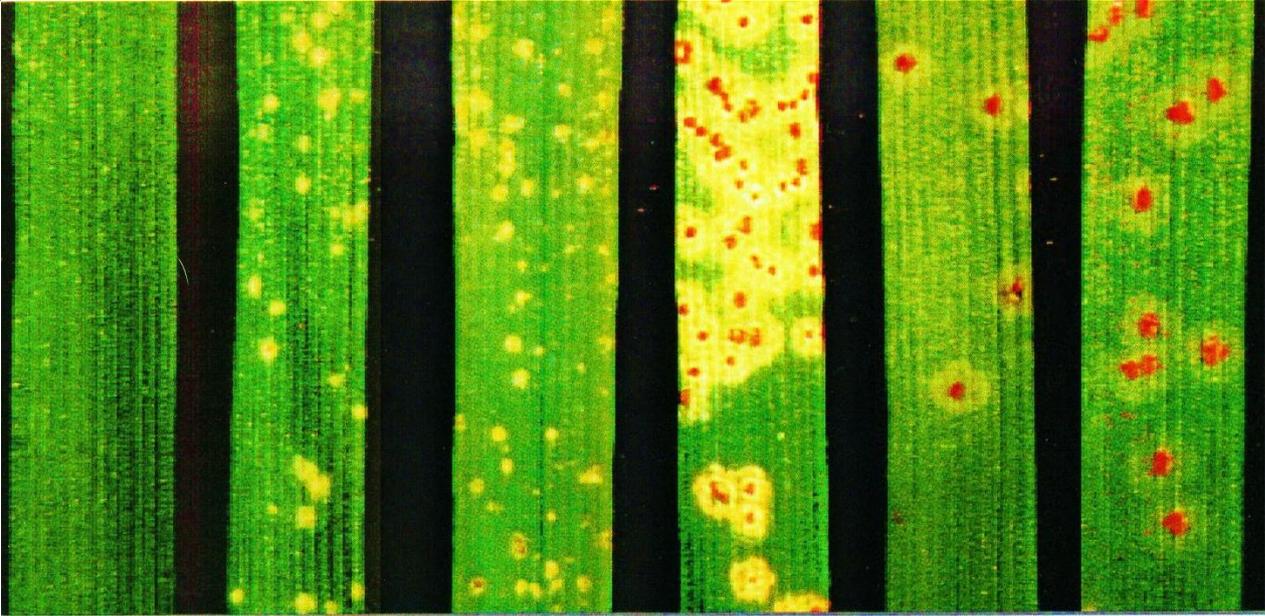
Месяц	Декада	Средняя температура воздуха, °С				Средняя сумма осадков, мм			
		2009 г.	2010 г.	2011 г.	норма	2009 г.	2010 г.	2011 г.	норма
Май	I	10,0	11,7	10,2	9,7	10,0	4,0	0	8,0
	II	15,4	9,2	11,8	11,7	9,0	1,0	8,0	9,0
	III	12,2	13,0	13,6	13,5	18,0	22,0	14,6	14,0
Июнь	I	20,0	18,5	19,2	15,4	0	9,0	17,7	16,0
	II	15,9	20,4	18,7	18,4	35,0	17,0	9,7	16,0
	III	14,2	17,0	20,1	19,3	25,0	18,0	9,1	22,0
Июль	I	19,5	16,4	17,4	20,2	0	5,0	12,9	15,0
	II	18,5	19,0	17,4	19,9	15,0	9,0	55,2	18,0
	III	16,6	17,4	18,9	18,9	22,0	6,0	14,5	26,0
Август	I	16,8	20,2	15,3	17,0	104,0	0,4	27,6	22,0
	II	15,1	16,8	18,8	16,9	13,0	11,0	0	15,0
	III	17,1	18,9	12,1	14,4	27,0	11,0	36,2	18,0
Сентябрь	I	11,2	13,3	15,3	12,7	28,0	6,0	0,7	10,0
	II	10,7	7,9	14,3	11,1	11,0	0	0	7,9
	III	10,2	15,4	10,5	8,1	6,0	0	3,6	8,0

Значения ГТК по зонам Омской области, 2009-2011гг.

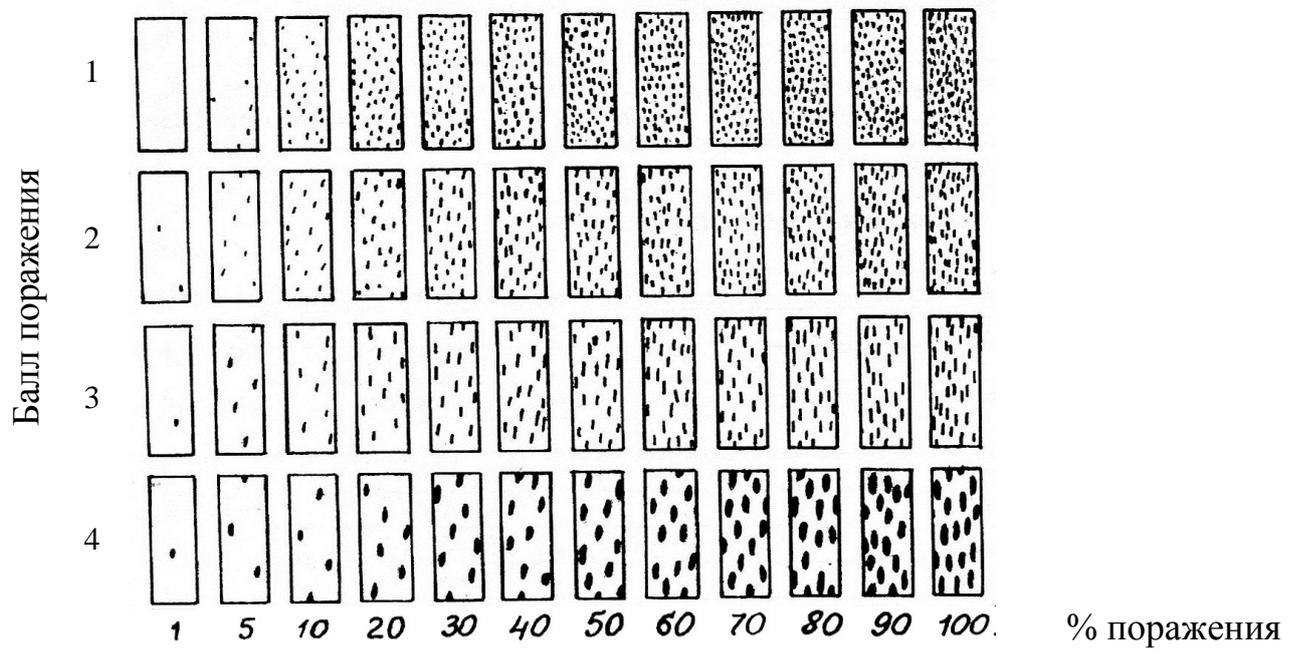
Агроклиматическая зона	июнь			июль			август		
	2009г	2010г	2011г	2009г	2010г	2011г	2009г	2010г	2011г
Тара (п/тайга)	2,21	0,80	0,90	1,72	1,16	0,77	0,60	0,68	2,22
Омск (л/ст)	1,19	0,79	0,64	2,98	0,36	1,63	2,94	0,65	1,51
Павлоградка (ст)	0,86	0,64	0,24	1,32	0,48	1,85	1,03	0,30	0,84

Тип иммунности и класс реакции растений пшеницы при поражении бурой ржавчиной (*Puccinia recondita*) пшеницы (шкала Майнса и Джексона)

Класс реакции	Тип иммунности, балл	Реакция растений
R	0	Иммунный. Нет пустул, возможны некротические пятна
	1	Весьма устойчивый, с ограниченным развитием мицелия
	2	Умеренно устойчивый. Пустулы от мелких до средней величины размеров, расположенные в зеленых островках, иногда имеется окаймление из некротической ткани
S	3	Умеренно восприимчивый. Пустулы среднего размера, сливаются редко; хлоротические пятна вокруг пустул
	4	Сильно восприимчивый. Пустулы большие сливающиеся

					
0	1	2	X	3	4
0	R	MR	X	MS	S
R				S	

Шкала Петерсона для определения интенсивности поражения бурой ржавчиной:



Расовый состав бурой ржавчины пшеницы трёх агроклиматических зон Омской области, %, 2009-2011гг.

Зона	Год	Физиологическая раса, %						Число рас
		6	12	57	61	77	144	
Подтайга	2009	10,6	10,9	2,4	10,5	54,0	11,6	6
	2010	10,2	9,9	3,1	9,9	55,3	11,6	6
	2011	11,1	10,4	2,5	11,2	52,7	12,1	6
	Ср.	10,6	10,4	2,7	10,5	54,0	11,8	6
Лесостепь	2009	0,8	0	0	0	98,4	0,8	3
	2010	3,6	0	0	23,6	67,3	5,5	4
	2011	0	0	0	0	99,2	0,8	2
	Ср.	1,5	0	0	7,9	88,3	2,3	4
Степь	2009	0	0	0	0	98,5	1,5	2
	2010	22,2	0	0	0	77,8	0	2
	2011	0	0	0	0	97,8	2,2	2
	Ср.	7,4	0	0	0	91,4	1,2	2

Устойчивость Lg линий к монопустьным изолятам бурой ржавчины, 2009г.

Зона	Пункт сбора	Сорт	Гены Lg													
			1	2а	2в	9	10	11	15	19	23	24	26	29		
2009г.																
п/т	Тара	П.Аз.				9				15		16	19		20	5/40
		Ом36				18				19		12	12	2	20	
л/ст	Моск	П.Аз.				20				20		14	19	13	20	9/120
		Ом28		2	1	20			2	20	2	4	14		20	
		Дуэт								18		17	18	6	20	
	Боев.	П.Аз.				6				17	3	18	20	4	20	
	Шерб.	Н-15				20				20	3	18	20	2	20	
	Люб.	Ч-13				17				18		17	18	7	20	
ст	Черл.	П.Аз.				8			1	8		8	6	2	8	8/48
	Р.П.	Ом36				20			1	20		15	19		20	
	Павл.	Ом37			1	18			1	19		16	16	4	20	
2010г.																
п/т	Тара	П.Аз.	1	5	4	22			4	21	2	2	22	3		10/44
		А92		16	9	20			14	17			20			
		Ом32				2				2			2			
л/ст	Моск	П.Аз.		5	4	20			3	20	3	3	8	1		11/55
		Ом28	13	13	13	13			13	18			9			
		Н-15				14	2		15				14	2		
ст	Павл	Ом28				7				7	3	5	7		9	
		Т27		2	2	2			2	2	1		1			
2011г.																
п/т	Тара	Т10	17	14	8	20			18	20			7			7/20
л/ст	П.Р.	Мел.				20				20	10	20				6/40
	Сем.	Кат.				18				19			14	1		
ст	Павл.	П.Аз.				23				24			19	1		5/90
		Ом33				5				3			5	3		
	Черл.	П.Аз.				22				22			16	6		
		Ом35				19			1	19			10	13		
		Ом28				5				20			15	1		

Количество и частота встречаемости патотипов в спорообразцах бурой ржавчины пшеницы в Омской области, 2009-2011 гг., шт. / %

Генотипа патотипа R/S	Количество и частота встречаемости патотипов в агроклиматических зонах, шт. / %								
	подтайга			лесостепь			степь		
	2009	2010	2011	2009	2010	2011	2009	2010	2011
9/	1/ 2,5								
26/	2 / 5,0					1/ 2,5			
9,19/	3/ 7,5		1/ 5,0	5/ 4,17	8/14,55	12/30,0			13/14,44
9,26/		3/6,82			1/1,82				2/2,22
19,24/	1 / 2,5			1/0,83					
19,26/	1/ 2,5			1/0,83	6/10,91	1/ 2,5	1/2,08		15/16,67
24,26/	3/ 7,5			4/ 3,33					
1,9,19/			4/20,0						
9,19,23/					1/1,82	5/12,5			
9,19,24/	3/7,5			4/3,33	1/1,82	4/10,0	5/10,42		
9,19,26/	6 /15,0	14/31,82	1/ 5,0	13/10,83	13/23,64	11/27,5	8/16,67	2/22,22	36/40,0
9,19,29/					3/5,45				9/10,0
9,24,26	1/ 2,5			2/1,67			1/2,08		
19,23,26/					1/1,82				
19,24,26/	5/ 12,5			17/14,17			1/2,08		
19,24,29/				2/1,67					
19,26,29/				2/1,67					1/ 1,11
2a,9,26/		1/ 2,27							
1,2a,9,19/			5/25,0						
2a,2в,9,19/			1/ 5,0						
2a,9,19,26/		7/15,91		1/0,83	2/3,63				
9,19,23,24/					2/3,63	5/12,5			
9,19,23,26/				1/0,83					
9,19,24,26/	12/30,0	3/ 6,82		27/22,5	1/1,82		25/52,09	2/22,22	
9,19,24,29/							2/4,17		
9,19,26,29/				5/ 4,17		1/ 2,5			14/15,56
19,23,24,26 /				2/1,67			1/2,08		
19,24,26,29/				8/6,66					
1,2a,2в,9,19/			7/35,0		12/21,82				
1,2a,2в,9,26/					1/1,82				
1,2a,9,19,26/			1/ 5,0						
2a,2в,9,19,26/		9/20,47		1/0,83	3/5,45			1/11,11	
2a,9,19,24,26/		1/ 2,27							
9,19,23,24,26/		1/ 2,27		5/ 4,17				3/ 33,34	
9,19,23,26,29/		1/ 2,27		2/1,67					
9,19,24,26,29/	2 / 5,0	1/ 2,27		17/14,17			4/8,33		
1,2a,2в,9,19,26/		1/ 2,27							
2a,2в,9,19,24,26/		1/ 2,27						1/11,11	
2a,2в,9,19,26,29/		1/ 2,27							
Патотипы ∑ 39	12	13	7	20	14	8	9	5	7
Изоляты ∑ 466	40	44	20	120	55	40	48	9	90

Влияние генотипа растения-хозяина на расовый состав бурой ржавчины пшеницы в подтаёжной зоне Омской области, %.

Год	Сорт	Физиологическая раса, %					
		6	12	57	61	77	144
2009	Памяти Азиева	2,9	0	0	3,5	90,4	3,2
	Омская 32	0	0	0	3,4	94,2	2,4
	Алтайская 92	38,3	0	0	0	20,8	40,9
	Тарская 10	1,3	43,6	9,4	35,2	10,5	0
2010	Памяти Азиева	4,3	0	0	4,9	86,2	4,6
	Омская 32	0	0	0	3,9	91,3	4,8
	Алтайская 92	34,2	0	0	0	28,6	37,2
	Тарская 10	2,1	39,6	12,3	30,8	15,2	0
2011	Памяти Азиева	2,7	0	0	5,2	88,0	4,1
	Омская 32	0	0	0	3,2	93,9	2,9
	Алтайская 92	39,4	0	0	0	19,3	41,3
	Тарская 10	2,5	41,5	10,0	36,4	9,6	0

Полевая оценка устойчивости сортов яровой пшеницы к бурой ржавчине по скорости нарастания болезни, %

Сорт	Динамика поражения, %														
	2009 г.					2010 г.					2011 г.				
	10.07	18.07	27.07	06.08	ПКРБ, у.е.	24.07	01.08	11.08	21.08	ПКРБ, у.е.	12.07	20.07	30.07	8.08	ПКРБ, у.е.
Памяти Азиева	10	60	100	С.х.*	3040	5	50	100	С.х.*	3995	10	60	100	С.х.*	3040
Тарская 10	5	30	70	100	2260	0	10	70	С.х.*	2510	5	20	60	100	

*С,х.- сухой лист

Устойчивость изогенных линий сорта Тетчер к популяции бурой ржавчины пшеницы в Омской области, 2009-2011гг., шт. / %.

Линии с Lr генами	Количество изолятов с авирулентными генами, шт. / %			Среднее по области, Σ / %
	2009г.	2010г.	2011г.	
1	0	14/12,96	17/ 11,33	31/6,65
2а	2/0,96	41/ 37,96	14/9,33	57/12,23
2в	2/0,96	22/ 20,37	8/5,33	32/6,87
9	156/ 75,0	100/ 92,59	132/ 88,0	388/83,26
19	194/ 93,27	102/ 94,44	147/ 98,0	443/95,06
23	8/3,85	9/8,33	10/6,67	27/5,79
24	155/ 74,52	10/9,26	20/ 13,33	185/39,70
26	181/ 87,02	83/ 76,85	86/ 57,33	350/75,11
29	40/ 19,23	6/5,56	24/ 16,0	70/15,02
28,41,47	208/100	108/100	150/100	466/100
Σ изолятов	208	108	150	466

Устойчивость изогенных линий сорта Тетчер к популяции бурой ржавчины пшеницы Омской области, 2009-2011гг., Σ / %.

Гены Lr	Агроклиматическая зона			Среднее по зонам области, Σ / %.
	Подтайга	Лесостепь	Степь	
1	18/17,31	13/6,05	0	31/6,65
2a	35/33,65	20/9,30	2/1,36	57/12,23
2в	21/20,19	18/8,37	3/2,04	32/6,87
9	91/87,5	168/78,14	129/87,75	388/83,26
10	0	2/0,93	0	2/0,43
11	0	0	1/0,68	1/0,21
19	94/90,38	205/95,35	144/97,96	443/95,06
23	2/1,92	21/9,77	4/2,72	27/5,79
24	30/28,85	111/51,63	44/29,93	185/39,70
26	82/78,85	154/71,63	114/77,55	350/75,11
29	5/4,81	36/16,74	30/20,41	70/15,02
28	100	100	100	100
41	100	100	100	100
47	100	100	100	100
Σ изолятов	104	215	147	466

Коэффициент сходства популяций по фенотипам (r), %

Агроклиматическая зона	Подтайга			Лесостепь		
	2009г.	2010г.	2011г.	2009г.	2010г.	2011г.
Лесостепь	80,84	36,36	10,00	-	-	-
Степь	55,00	44,69	10,00	63,33	33,13	61,67

Коэффициент сходства популяций по генотипам (r), %

Агроклиматическая зона	Подтайга			Лесостепь		
	2009г.	2010г.	2011г.	2009г.	2010г.	2011г.
Лесостепь	59,07	32,73	10,0	-	-	-
Степь	53,75	17,93	10,0	47,92	5,45	46,94

Оценка устойчивости родительских форм к бурой ржавчине пшеницы, %

Р	2009 г			2010 г			2011 г		
	29.07	13.08	27.08	29.07	10.08	23.08	31.07	15.08	29.08
♀ Омская 32	10	50	90	5	50	80	1	40	90
♀ Омская 33	1	30	80	1	30	70	1	30	80
♀ Страда Сибири	0	30	60	0	30	60	0	20	70
♀ Светланка	5	30	70	0	30	70	0	30	70
♀ Омская 35	0	20	40	0	10	50	0	10	60
♀ Дуэт	1	20	80	5	10	80	1	20	90
♂ Тулеевская	0	60	80	1	50	80	1	50	80
♂ Lr 38	1	30	60	0	30	70	1	20	80
♂ Лютесценс 4140	0	10	10	0	5	10	0	5	10
St S Памяти Азиева			100			100			90
St R Од. 35-1			0			0			0

Продолжительность периода всходы-колошение у родителей и гибридов F₁, сутки

F ₁	2009 г					2010 г					2011 г				
	Тул	Lr 38	Л 4140	Хср F ₁	P♀	Тул	Lr 38	Л 4140	ХсрF ₁	P♀	Тул	Lr 38	Л 4140	ХсрF ₁	P♀
Ом. 32	44	46	44	45	44	47	48	47	47	48	42	44	42	43	42
Ом. 33	46	46	46	46	46	48	49	48	48	50	44	45	45	45	45
Стр. Сиб.	46	46	46	46	44	49	49	49	49	47	44	44	44	44	42
Светл.	46	46	46	46	46	49	49	48	49	50	44	45	45	45	45
Ом. 35	46	46	46	46	47	48	49	49	49	53	44	45	45	45	47
Дуэт	47	46	45	46	46	51	48	48	49	50	46	44	44	45	45
Хср F₁	46	46	46	НСР = 0,67		49	49	48	НСР = 0,56		44	45	44	НСР = 0,57	
P♂	44	46	46			46	49	49			49	42	45		

Продолжительность периода всходы-колошение у родителей и гибридов F₂, сутки

F ₂	2010 г					2011 г				
	Тул	Lr 38	Л 4140	ХсрF ₂	P♀	Тул	Lr 38	Л 4140	ХсрF ₂	P♀
Ом 32	47	48	48	48	48	42	45	43	43	42
Ом 33	49	49	49	49	50	44	45	45	45	45
Стр Сиб	47	48	48	48	47	44	44	44	44	42
Светл	49	49	49	49	50	44	45	45	45	45
Ом 35	51	51	51	51	53	46	46	46	46	47
Дуэт	50	50	49	50	50	44	45	45	45	45
ХсрF₂	49	49	49	НСР = 0,63		44	45	45	НСР = 0,41	
P♂	46	49	49			42	45	45		

Вариансы комбинационной способности сортов, %

Всходы - колошение	Фактор	2009 г.	2010 г.		2011 г.	
		F ₁	F ₁	F ₂	F ₁	F ₂
Всходы - колошение	ОКС ♀	44,7*	48,6*	58,4*	86,7*	59,3*
	ОКС ♂	34,7*	19,2*	25,4*	8,0*	33,1*
	СКС	17,1*	30,4*	15,0*	4,0*	7,1*
	Ошибка	3,5	1,9	1,2	1,3	0,5
	Фактор	2009 г.	2010 г.		2011 г.	
ВР	ОКС ♀	10,8*	71,9*	49,6*	18,5*	45,6*
	ОКС ♂	44,6*	10,1*	25,3*	71,8*	45,2*
	СКС	43,6*	17,6*	24,6*	9,6*	9,0*
	Ошибка	1,1	0,4	0,5	0,1	0,2
	Фактор	2009 г.	2010 г.		2011 г.	
ОК	ОКС ♀	83,4*	42,1*	63,8*	77,0*	62,4*
	ОКС ♂	0,9	39,9*	31,1*	13,9*	28,7*
	СКС	15,3*	17,8*	4,6*	8,5*	8,4*
	Ошибка	0,4	0,2	0,5	0,5	0,5
	Фактор	2009 г.	2010 г.		2011 г.	
ПК	ОКС ♀	82,8*	38,3*	64,9*	53,9*	64,8*
	ОКС ♂	2,3*	38,4*	30,3*	35,4*	25,6*
	СКС	14,6*	22,9*	4,4*	9,6*	8,9*
	Ошибка	0,3	0,4	0,4	1,1	0,7
	Фактор	2009 г.	2010 г.		2011 г.	
ЧЗГК	ОКС ♀	82,6*	81,8*	93,6*	84,4*	68,8*
	ОКС ♂	0,9	3,9*	1,6	5,0*	20,2*
	СКС	16,2*	13,9*	3,1	10,3*	9,8*
	Ошибка	0,4	0,4	1,7	0,3	1,2
	Фактор	2009 г.	2010 г.		2011 г.	
мЗГК	ОКС ♀	80,9*	93,9*	80,2*	72,0*	78,4*
	ОКС ♂	1,2	3,4	13,4	16,2*	16,7*
	СКС	16,9*	1,4	2,0	11,1*	2,7
	Ошибка	1,0	1,3	4,4	0,8	2,2
	Фактор	2009 г.	2010 г.		2011 г.	
ЧЗР	ОКС ♀	80,8*	41,6*	69,4*	87,5*	73,6*
	ОКС ♂	4,0	26,7*	21,3*	5,6*	22,4*
	СКС	11,9*	27,4*	8,8*	5,5*	2,9*
	Ошибка	3,3	4,3	0,5	1,4	1,1
	Фактор	2009 г.	2010 г.		2011 г.	
мЗР	ОКС ♀	90,0*	55,5*	94,4*	94,4*	75,0*
	ОКС ♂	8,5*	39,4*	1,2	2,7*	21,7*
	СКС	0,9	4,6*	3,9*	2,2*	2,7*
	Ошибка	0,6	0,5	0,5	0,7	0,6
	Фактор	2009 г.	2010 г.		2011 г.	
m1000з	ОКС ♀	71,2*	51,0*	71,8*	91,5*	69,6*
	ОКС ♂	12,4*	37,6*	20,8*	2,2	21,1*
	СКС	15,0*	9,3*	6,8*	5,3*	8,6*
	Ошибка	1,4	2,0	0,7	1,1	0,7
	Фактор	2009 г.	2010 г.		2011 г.	

* Достоверно при P<0,05

Эффекты ОКС

Сорта, линии	Всх- колош	ВР	ОК	ПК	ЧЗГК	мЗГК	ЧЗР	мЗР	м1000з
Омская 32	-1,14	2,31	-0,49	-0,47	-0,98	-0,07	-15,10	-1,06	-2,95
Омская 33	0,03	4,55	0,01	0,06	-0,25	-0,02	-1,08	-0,07	-0,32
Страда Сибири	-0,16	-1,43	-0,06	0,10	1,91	0,08	6,91	0,58	1,89
Светланка	0,14	1,45	-0,50	-0,58	-3,17	-0,16	-24,94	-0,94	-1,40
Омская 35	0,67	-4,44	0,51	0,39	1,46	0,09	15,83	0,75	1,83
Дуэт	0,45	-2,43	0,54	0,50	1,02	0,07	18,39	0,74	0,95
<i>Ст. ош.</i>	<i>0,12</i>	<i>0,29</i>	<i>0,06</i>	<i>0,04</i>	<i>0,26</i>	<i>0,02</i>	<i>1,85</i>	<i>0,07</i>	<i>0,22</i>
Тулеевская	-0,01	-0,71	0,07	0,04	-0,51	-0,01	2,15	-0,10	-0,91
Lr 38	0,20	2,00	-0,05	-0,02	0,31	0,01	-3,56	-0,04	0,45
Лютесценс 4140	-0,19	-1,29	-0,01	-0,03	0,20	0,01	1,41	0,13	0,46
<i>Ст. ош.</i>	<i>0,07</i>	<i>0,40</i>	<i>0,08</i>	<i>0,06</i>	<i>0,37</i>	<i>0,03</i>	<i>2,62</i>	<i>0,10</i>	<i>0,31</i>

Коэффициенты корреляции сорта Омская 32, 2009-2011 гг.

<i>Омская 32</i>	ВР								
ВР	1,0	ОК							
ОК	0,6	1,0	ПК						
ПК	0,3	0,8	1,0	ЧЗГК					
ЧЗГК	0	0,5	0,7	1,0	мзГК				
мзГК	0,3	0,5	0,5	0,4	1,0	ЧЗР			
ЧЗР	-0,5	0,2	0,2	0,5	-0,2	1,0	мзР		
мзР	-0,2	-0,2	0	0,5	0,3	0,2	1,0	м1000з	
м1000з	0,4	-0,2	-0,2	-0,2	0,3	-0,9	0,4	1,0	

Коэффициенты корреляции сорта Омская 33, 2009-2011 гг.

<i>Омская 33</i>	ВР								
ВР	1,0	ОК							
ОК	0,3	1,0	ПК						
ПК	0,3	0,9	1,0	ЧЗГК					
ЧЗГК	0,2	0	0,1	1,0	мзГК				
мзГК	0,5	0	0,1	0,8	1,0	ЧЗР			
ЧЗР	0,7	0,6	0,6	-0,4	0	1,0	мзР		
мзР	0,4	0,2	0,2	-0,2	0,3	0,4	1,0	м1000з	
м1000з	-0,4	-0,4	-0,5	0,3	0,3	-0,8	0,3	1,0	

Коэффициенты корреляции сорта Светлана, 2009-2011 гг.

<i>Светлана</i>	ВР								
ВР	1,0	ОК							
ОК	0	1,0	ПК						
ПК	-0,3	0,8	1,0	ЧЗГК					
ЧЗГК	0,7	-0,1	-0,3	1,0	мзГК				
мзГК	0,4	-0,3	-0,5	0,7	1,0	ЧЗР			
ЧЗР	0,6	0,1	0,1	0,5	0,2	1,0	мзР		
мзР	0,6	0	-0,2	0,7	0,8	0,4	1,0	м1000з	
м1000з	-0,3	-0,1	-0,3	0	0,4	-0,7	0,3	1,0	

Коэффициенты корреляции линии Лютесценс 4140, 2009-2011 гг.

<i>Лютесценс 4140</i>	ВР								
ВР	1,0	ОК							
ОК	0,1	1,0	ПК						
ПК	0,1	0,9	1,0	ЧЗГК					
ЧЗГК	0,5	0,4	0,4	1,0	мзГК				
мзГК	0,6	0,3	0,2	0,9	1,0	ЧЗР			
ЧЗР	0,3	-0,1	-0,2	0,6	0,7	1,0	мзР		
мзР	0,2	-0,5	-0,5	0,5	0,6	0,8	1,0	м1000з	
м1000з	-0,1	-0,6	-0,5	-0,1	0	-0,1	0,5	1,0	

Коэффициенты корреляции F_1 Омская 32 × Лютесценс 4140, 2009-2011 гг.

<i>Ом32×Л4140</i>	ВР								
ВР	1,0	ОК							
ОК	0,2	1,0	ПК						
ПК	0,6	0,8	1,0	ЧЗГК					
ЧЗГК	0,5	-0,1	0,4	1,0	мзГК				
мзГК	0,5	-0,3	0,2	0,7	1,0	ЧЗР			
ЧЗР	-0,1	-0,1	-0,1	-0,1	-0,4	1,0	мзР		
мзР	-0,2	-0,2	-0,2	0	-0,3	0,9	1,0	м1000з	
м1000з	-0,2	-0,4	-0,2	0,1	0,1	0,1	0,5	1,0	

Коэффициенты корреляции F_1 Омская 33 × Лютесценс 4140, 2009-2011 гг.

<i>Ом33×Л4140</i>	ВР								
ВР	1,0	ОК							
ОК	0,2	1,0	ПК						
ПК	0,2	1,0	1,0	ЧЗГК					
ЧЗГК	0	0,1	0,2	1,0	мзГК				
мзГК	0,3	0	0,1	0,6	1,0	ЧЗР			
ЧЗР	0,4	0,7	0,5	0	-0,1	1,0	мзР		
мзР	0,5	0,7	0,6	0,2	0,3	0,9	1,0	м1000з	
м1000з	0,3	0,1	0,2	0,4	0,8	-0,2	0,3	1,0	

Коэффициенты корреляции F_1 Светланка × Лютесценс 4140, 2009-2011 гг.

<i>Светл×Л4140</i>	ВР								
ВР	1,0	ОК							
ОК	-0,2	1,0	ПК						
ПК	-0,2	0,9	1,0	ЧЗГК					
ЧЗГК	0,6	-0,4	-0,3	1,0	мзГК				
мзГК	0,8	-0,4	-0,5	0,8	1,0	ЧЗР			
ЧЗР	-0,2	0,6	0,6	-0,6	-0,5	1,0	мзР		
мзР	-0,3	0,2	0,3	-0,4	-0,4	0,8	1,0	м1000з	
м1000з	-0,1	-0,6	-0,4	0,3	0,2	-0,5	0,1	1,0	

Коэффициенты корреляции F_2 Омская 32 × Лютесценс 4140, 2010-2011 гг.

<i>Ом32×Л4140</i>	ВР								
ВР	1,0	ОК							
ОК	0,4	1,0	ПК						
ПК	0,3	0,7	1,0	ЧЗГК					
ЧЗГК	0,1	0	0,1	1,0	мзГК				
мзГК	-0,1	-0,3	-0,1	0,9	1,0	ЧЗР			
ЧЗР	0,2	0,6	0,6	0	-0,2	1,0	мзР		
мзР	0,1	0,5	0,7	0,3	0,3	0,7	1,0	м1000з	
м1000з	-0,1	0	0,3	0,4	0,7	-0,1	0,6	1,0	

Коэффициенты корреляции F_2 Омская 33 × Лютесценс 4140, 2010-2011 гг.

<i>Ом33×Л4140</i>	ВР								
ВР	1,0	ОК							
ОК	0,3	1,0	ПК						
ПК	0,3	0,8	1,0	ЧЗГК					
ЧЗГК	0,7	0,6	0,6	1,0	мзГК				
мзГК	0,8	0,7	0,5	0,8	1,0	ЧЗР			
ЧЗР	0,6	0,9	0,8	0,7	0,7	1,0	мзР		
мзР	0,4	0,9	0,8	0,7	0,7	0,9	1,0	м1000з	
м1000з	0,1	0,6	0,5	0,4	0,5	0,5	0,8	1,0	

Коэффициенты корреляции F_2 Светланка × Лютесценс 4140, 2010-2011 гг.

<i>Светл×Л4140</i>	ВР								
ВР	1,0	ОК							
ОК	0,5	1,0	ПК						
ПК	0,5	1,0	1,0	ЧЗГК					
ЧЗГК	0,2	0,2	0,2	1,0	мзГК				
мзГК	0,7	0,6	0,6	0,7	1,0	ЧЗР			
ЧЗР	0,6	0,8	0,7	0,2	0,6	1,0	мзР		
мзР	0,8	0,9	0,9	0,2	0,7	0,9	1,0	м1000з	
м1000з	0,6	0,6	0,7	0	0,6	0,3	0,6	1,0	

Результаты оценки показателей качества зерна

Сорт, образец	Вес зерна с делянки,г.	ККК, балл	Седиментация, мл
St - Памяти Азиева	57	3,2	36
St - Дуэт	87	3,0	34
St - Омская 33	84	3,2	32
St - Омская 35	81	3,0	40
Светланка/Л4140	87	4,0	46
Светланка/Л4140	113	4,0	42
Светланка/Л4140	110	4,0	42
Светланка/Л4140	110	4,0	48
Светланка/Л4140	98	4,0	43
Светланка/Л4140	102	3,8	44
Светланка/Л4140	113	3,5	46
Светланка/Л4140	116	3,5	46
Страда Сиб/Л4140	86	3,2	42
Страда Сиб/Л4140	87	3,0	45
Страда Сиб/Л4140	93	3,0	40
Страда Сиб/Л4140	97	3,0	40
Ом. 35/Л4140	87	3,5	43
Ом. 35/Л4140	104	3,2	42
Ом. 35/Л4140	102	3,0	42
Ом. 35/Л4140	86	3,0	42
Ом. 35/Л4140	84	3,5	44
Ом. 33/Л4140	92	3,5	48
Ом. 33/Л4140	86	3,2	43
Ом. 32/Л4140	92	3,8	44
Ом. 32/Л4140	82	3,5	40
Ом. 32/Л4140	81	3,5	41
Ом. 32/Л4140	82	3,6	39
Ом. 32/Л4140	85	3,5	38