

ЗАКОНОМІРНОСТІ ПРОЯВУ ГРУПОВОЇ СТІЙКОСТІ ДО ЗБУДНИКІВ ХВОРОБ У ЗВ'ЯЗКУ З ПОХОДЖЕННЯМ ЗРАЗКІВ ПШЕНИЦІ М'ЯКОЇ

О. Ю. Леонов, Н. К. Ільченко, І. С. Лучна
Інститут рослинництва ім. В. Я. Юр'єва НААН

Узагальнено результати вивчення близько п'яти тисяч зразків пшениці м'якої колекції НЦГРПУ за стійкістю до збудників снігової плісені, септоріозу листя, борошнистої роси, піренофорозу, бурої листової іржі та твердої сажки. Встановлено, що різні ознаки стійкості не були близькими одна до одної за результатами факторного та кластерного аналізів, що свідчить про необхідність спрямування селекції на стійкість окремо до кожного із збудників і на цій основі створювати групову стійкість. Такою стійкістю до збудників хвороб листя пшениці м'якої характеризувались зразки з півночі та центру Європи. Виділено джерела групової стійкості до збудників захворювань, з використанням окремих з них створено високоурожайні лінії пшениці м'якої озимої з рівнем стійкості до збудників хвороб не менше 7 балів.

Пшениця м'яка, групова стійкість, збудник хвороби, походження

Вступ. Захворювання сільськогосподарських культур можуть викликати недобір 15-20 % урожаю і більше [1]. За період 1993-2005 рр. через враження хворобами в Росії втрачалось 7,5-29,1 млн. т зерна (10,0-35,7 %), в середньому 15,4 млн. т або 19,2 % [2]. За 1976-2000 рр. у Канзасі, найбільшому виробникові зерна пшениці в США, втрати урожаю цієї культури через хвороби склали 13,7 % [3]. Недобір врожаю зернових колосових від комплексу хвороб в Україні становить у середньому 12-18 %, а в роки епіфітотій — 25-50 % і більше [4].

Зв'язок між генетичним різноманіттям видів культурних рослин і їх стійкістю встановив Вавилов М. І., який довів роль генетичної диференціації паразитів у стійкості рослин, відкрив природні центри формування імунних рослин [5]. У подальшому було запропоновано теорію сполученої еволюції рослини-господаря і паразита на їх спільній батьківщині [6]. Для більшості грибкових патогенів визначено, що їх здатність індукувати реакцію стійкості або сприйнятливості знаходиться під простим менделівським контролем, при цьому вірулентність, зазвичай, успадковується рецесивно [7]. Расоспецифічну або вертикальну стійкість визначають головні гени або олігогени, які виявляють сильну фенотипову дію. Неспецифічну або гори-

зонтальну стійкість визначають полігени, кожен з яких має слабкий фенотиповий ефект [8]. Простота успадкування стійкості до хвороб не гарантує надійного захисту рослин. У виробництві стійкі сорти швидко втрачали несприйнятливості до патогенів через збільшення питомої ваги рас, які не контролюються конкретними генами стійкості [9].

Останніми роками знання механізмів захисту рослин від патогенів значно розширились. Істотно зросла кількість ідентифікованих генів, отримано дані про регуляцію їх активності різними захисними механізмами. Клонування генів, продукти яких є відповідальними за регуляцію генів стійкості, відкриває додаткові можливості для реалізації нових стратегій захисту [10]. Також успішним і досить поширеним на даний час методом підвищення стійкості до патогенів є залучення до гібридизації та трансгенезу споріднених культурних видів та диких співродичів пшениці [11, 12]. Еволюція паразиту, поява нових вірулентних рас вимагають від селекціонера залучення нових джерел стійкості. Тому необхідною умовою успішної селекції на імунітет є правильно підібраний і всебічно вивчений вихідний матеріал.

Мета і завдання досліджень. Раніше нами було встановлено зв'язки стійкості до поширених в Лісостепу України збудників захворювань пшениці м'якої з еколого-географічним походженням зразків [13, 14, 15, 16, 17, 18]. Для практичної селекції важливо, щоб потенційний сорт не характеризувався високою сприйнятливостю до поширених в даній кліматичній зоні хвороб. Висока ж стійкість до всіх хвороб є бажаною, але на практиці важко досяжною. Більш цінним є вихідний матеріал, який поєднує стійкість до декількох хвороб з відсутністю сильної сприйнятливості до решти. У зв'язку з цим необхідно було виділити серед сучасного різноманіття зразків пшениці м'якої джерела групової стійкості до збудників основних захворювань, встановити регіони їх походження.

Матеріал і методи досліджень. Польові та лабораторні дослідження проводили протягом 1996-2012 років у сівозмінах Інституту рослинництва ім. В. Я. Юр'єва НААН, та в лабораторіях установи. Попередником пшениці озимої в усі роки вивчення був чистий пар, а ярої – горох на зерно. У роботі використано результати вивчення близько п'яти тисяч зразків пшениці м'якої озимої та ярої колекції НЦГРРУ.

Стійкість до септоріозу, борошнистої роси, бурої листкової іржі, піренофорозу визначали в польових умовах на природному інфекційному фоні за методикою Бабаянца-Мештерхазі [19], максимальній стійкості відповідав показник 9 балів. Визначення стійкості до сажкових захворювань при штучному зараженні проводилось лабораторією стійкості до біотичних чинників Інституту рослинництва.

Статистичний обробіток отриманих результатів складався з кореляційного, кластерного та факторного аналізів та нелінійних побудов різних ступенів, які здійснювались на пакеті STATISTICA 6.1.

Результати та їх обговорення. Враховуючи, що стійкість до хвороб листя (септоріозу, борошнистої роси, піренофорозу та бурої листової іржі) визначали за однією методикою і шкалою, можна використовувати середнє значення як інтегрований показник стійкості.

З 2880 зразків пшениці м'якої озимої, які вивчалися не менше двох років, більш стійкими до хвороб листя виявилися сорти та лінії Великобританії, Нідерландів, Латвії, Литви, Польщі, Німеччини, Австрії, Швейцарії, Чехії, Сербії та Ірану (у середньому на 0,5-1,0 бали перевищували стійкість стандарту Альбатрос одеський), а менш стійкими - Грузії, Вірменії, Казахстану, Киргизії, Туреччини, Сирії, Китаю (на 0,5-1,5 бали поступалися). Серед 1970 зразків пшениці м'якої ярої вищу стійкість до хвороб листя мали пшениці Великобританії, Швеції, Франції, Німеччини, Польщі, Чехії, нижчу - Сирії, Ізраїлю, Єгипту, Пакистану, Індії, Непалу, Канади, США, Австралії. Отже зразки пшениці м'якої з північної та центральної частин Європи характеризуються груповою стійкістю до хвороб, а з центру Азії - сприйнятливістю.

Стійкістю до хвороб листя з пшениць озимих відрізнялись Вінничанка, Пивна, Еритроспермум 26221, Лютесценс E.G. 244-2002, Лютесценс E.G. 292-2004, Еритроспермум 293-2004, 154-1Ф-00 (Україна), Catalus, Ohio (Німеччина), Jubilatka (Польща), Rheia (Чехія), MV Verbunkos (Угорщина), Sutjeska, NS 3-2062 (Сербія), Charmany, TX98D1170 (США). З них тільки Еритроспермум 26221, Sutjeska та Charmany були стійкими до збудника твердої сажки.

Кращими за груповою стійкістю до хвороб листя серед пшениць ярих виявилися Торчинська, Зимоярка, Колективна 5, Харківська 28 (Україна), Tybalt (Великобританія) Lavett (Швеція), Nandu, Attis, Glanner (Німеччина), Ismena, Omega (Польща), Zuzana (Чехія), ряд ліній Самарського НДІСГ (Росія), одержаних шляхом віддаленої гібридизації пшениці з пирієм (Еритроспермум 865/АГІС 1) та кілька мексиканських ліній. Більшість з цих зразків виявилися стійкими до збудника летючої сажки, але сприйнятливими до твердої. Імунними до твердої сажки (9 балів) були лише Зимоярка (Україна) та CASS94Y00215S-5Y-1M-0M-1Y-0M (Мексика), а ще три мексиканські лінії та Attis (Німеччина) характеризувалися високою стійкістю (7-8 балів).

Побудова лінії залежності урожайності від середнього значення стійкості до листових хвороб другого і третього ступенів для зразків пшениці м'якої ярої показала близький до прямолінійного зв'язок ($r=0,33$). Для пшениці озимої зв'язок був не таким чітким ($r=0,15$), а крива залежності другого і третього ступенів показала, що найвища урожайність досягалась при стійкості 6-8 балів. В окремі роки при більшому ураженні пшениці комплексом хвороб листя (2001 р., 2004 р., 2008 р.) лінія залежності мала чітко виражений кут нахилу і залежність була істотною позитивною (коефіцієнт кореляції склав 0,29, 0,23 і 0,24, відповідно).

Розбіжності між пшеницею ярою і озимою пояснюються низькою зимостійкістю стійких до хвороб пшениць із Західної Європи та їх пізньостиг-

лістю, що є негативною ознакою для пшениці озимої в східній частині Лісостепу України і призводить до зниження урожайності.

Проведення факторного аналізу за методом головних компонент за ознаками стійкості до хвороб, і в цілому до несприятливих чинників середовища не дозволило виявити чіткої повторюваності за роками у класифікації ознак ні серед зразків ярої, ні серед зразків пшениці озимої. Погодні умови, загальний фітосанітарний стан посівів культур складався настільки порізному, що ознаки стійкості до конкретних хвороб щороку розподілялись до різних факторів, або не попадали до жодного з них. Згідно з усередненими за роками даними по пшениці озимій при застосуванні різних способів обертання стійкість до септоріозу та піренофорозу з факторними навантаженнями понад 0,7 попадали до одного фактора, а стійкість до борошнистої роси - до іншого. Але кожен з цих факторів описував не більше 25 % загальної дисперсії. Стосовно пшениці ярої, жодна з ознак стійкості до хвороб не несла факторного навантаження понад 0,7.

Ієрархічна кластеризація ознак стійкості до хвороб пшениці озимої показала подібні результати: відсоткове відношення найближчої відстані зв'язку до максимальної відстані не було меншим за 85 %, тобто ознаки не були надто близькими. При кластеризації методом К-середніх ознаки стійкості до септоріозу листя та до піренофорозу попали до одного кластеру зі значенням відстані від його центру 0,56, а відстані між елементами другого кластеру і його центром (0,66-0,72) були майже такими, як відстані між кластерами (0,68). Для пшениці м'якої ярої також відстані не були близькими.

Встановлені закономірності зв'язків прояву ознак стійкості до окремих хвороб з географічним походженням зразків пшениці зумовлюють існування ієрархії і за комплексом ознак стійкості. Проведення кластерного аналізу у зв'язку з географічним походженням зразків пшениці м'якої озимої за ознаками стійкості до снігової плісені, септоріозу листя, борошнистої роси, піренофорозу, бруї листкової іржі та твердої сажки дозволило виділити три головні кластери (рис. 1).

До першого кластеру увійшли зразки з країн півночі та заходу Європи. Представники цього кластеру характеризувались вищою стійкістю до септоріозу листя, борошнистої роси і сприйнятливістю до твердої сажки.

До другого кластеру увійшли зразки з Північної Америки та країн Азії, у тому числі з тих країн, які співпрацюють за спільними програмами СІММУТ. Представники другого кластеру характеризувались вищою стійкістю до твердої сажки і сприйнятливістю до снігової плісені і борошнистої роси.

До третього кластеру увійшли зразки з країн півдня та сходу Європи, у тому числі й України, Ірану та ПАР. Представники цього кластеру характеризувались збалансованим проявом стійкості до хвороб, вищою, у порівнянні з іншими кластерами, стійкістю до снігової плісені, піренофорозу, бруї листкової іржі. Найбільш близькими до зразків України були пшениці Болгарії, Росії, Молдови та Румунії.

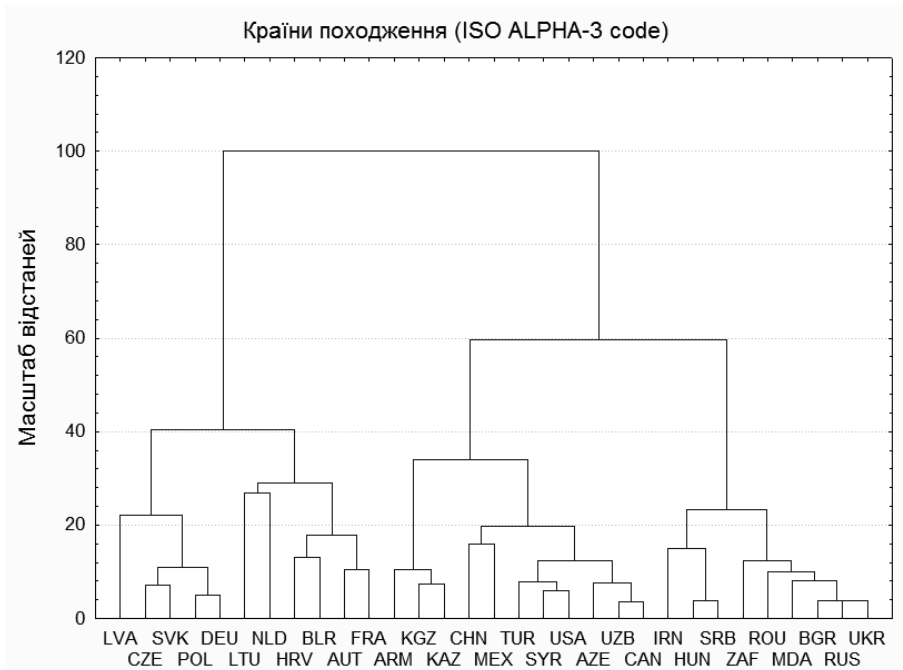


Рис. 1 Ієрархічне дерево країн походження зразків пшениці м'якої озимої за ознаками стійкості до хвороб (манхетенські відстані, метод Варда)

При кластеризації методом К-середніх отримано майже ідентичні три великі кластери, лише з другого кластеру перемістилися до третього пшениці Канади, а до першого - Узбекистану. Істотною для $p < 0,01$ різниця між кластерами була за ознаками стійкості до борошнистої роси, септоріозу листя та твердої сажки, а для $p < 0,05$ - снігової плісені та бурюї листкової іржі.

Ієрархічні побудови за стійкістю до хвороб для селекційних установ України, які працюють з пшеницею м'якою озимою, показали існування двох великих кластерів, до одного з яких увійшли сорти та лінії Інституту землеробства НААН, Миронівського інституту пшениці ім. В. М. Ремесла НААН, Носівської дослідно-селекційної станції НААН, Іванівської дослідно-селекційної станції НААН, Інституту фізіології рослин та генетики НАН, Національного університету біоресурсів і природокористування України, а до другого - зразки селекційних установ зі східної та південної частин України, Білоцерківської дослідно-селекційної станції НААН та Полтавської державної аграрної академії. Для першого кластеру характерною є вища стійкість до усіх хвороб, за виключенням піренофорозу.

Ієрархічні кластерні побудови для пшениці ярої за ознаками стійкості до збудників септоріозу листя, борошнистої роси, піренофорозу, бурюї листкової іржі та твердої сажки виявили два великі кластери, які умовно можна

назвати європейською групою, до якої потрапили також зразки з Китаю, та азіатсько-американською, до якої потрапили ще зразки з Мароко, Єгипту та Австралії, кожна з яких розділяється на підкластери (рис. 2). Представники першого кластера характеризувались значно вищою стійкістю до борошнистої роси і вищою стійкістю до септоріозу листа та піренофорозу. Представники другого кластеру були більш стійкими до твердої сажки і бурої листової іржі та сприйнятливими до борошнистої роси.

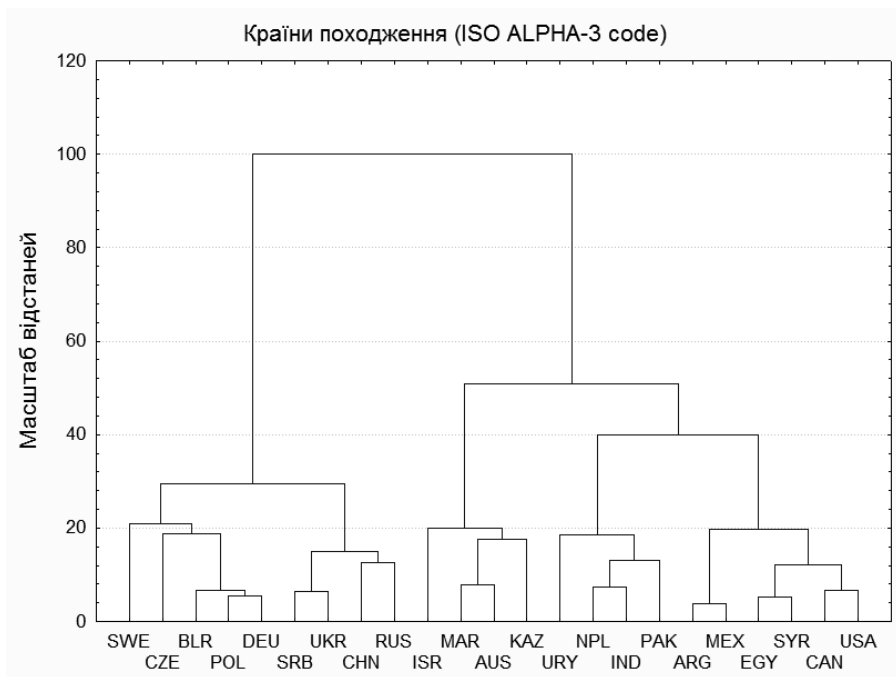


Рис. 2 Ієрархічне дерево країн походження зразків пшениці м'якої ярої за ознаками стійкості до хвороб (манхетенські відстані, метод Варда)

При кластеризації методом К-середніх отримано майже ідентичні два великі кластери, лише пшениці Китаю перемістилися з першого кластеру до другого. Істотною для $p < 0,01$ різниця між кластерами була за ознаками стійкості до борошнистої роси і піренофорозу.

Ієрархічні побудови за стійкістю до хвороб для селекційних установ України, які працюють з пшеницею м'якою ярою, виявили найбільшу близькість між зразками Миронівського інституту пшениці ім. В. М. Ремесла НААН і зразками Інституту рослинництва ім. В. Я. Юр'єва НААН, але відсоткове відношення найближчої відстані зв'язку до максимальної відстані склало 68 %, тобто близькість не була надто тісною.

Висновки. Комплексною стійкістю до збудників хвороб листя пшениці м'якої характеризувались зразки з півночі та центру Європи. Визначені закономірності за країнами походження підтверджено результатами кластерного аналізу. За результатами факторного та кластерного аналізів різні ознаки стійкості не були близькими одна до одної, що свідчить про необхідність спрямування селекції на стійкість окремо до кожного із збудників і на цій основі компонувати комплексну стійкість. Виділено джерела комплексної стійкості до збудників захворювань, з використанням окремих з них створені високоурожайні лінії пшениці м'якої озимої з рівнем стійкості до снігової плісені та хвороб листя не менше 7 балів (номери Національного каталогу UA0107137, UA0107142, UA0107267, UA0107144, UA0107854, UA0107714, UA0107715) та ряд ліній зі стійкістю до окремих хвороб.

Список використаних джерел

1. *Пересыпкин В. Ф.* Атлас болезней полевых культур / В. Ф. Пересыпкин. - К. : Урожай, 1981. - 248 с.
2. Disease epidemiology on cereal crops in the European region of Russia / [S. S. Sanin, L. N. Nazarova, T. Z. Ibragimov et al.] // *Phytopathology.* - 2006. - Vol. 96. - S102.
3. Success Stories: Breeding for Wheat Disease Resistance in Kansas / [W. W. Vockus, J. A. Appel, R. L. Bowden et al.] // *Plant Dis.* - 2001. - Vol. 85. - P. 453-461.
4. Довідник із захисту рослин / [Л. І. Бублик, Г. І. Васечко, В. П. Васильєв та ін.]; під ред. М. П. Лісового. – Київ : Урожай, 1999. – 744 с.
5. *Вавилов Н. И.* Учение об иммунитете растений к инфекционным заболеваниям / Н. И. Вавилов. - Избранные произведения. Л.: "Наука". - 1967. - Т. 2. - С. 260-361.
6. *Жуковский П. М.* Сопряженная эволюция растения-хозяина и паразита / Генетические основы селекции растений на иммунитет / П. М. Жуковский. - М. : "Наука". - 1973. - С. 120-134.
7. *Берлянд-Кожевников В. М.* Селекция пшеницы на устойчивость к основным грибным болезням. Обзорная информация / В. М. Берлянд-Кожевников, М. А. Федин. - М. : ВНИИТЭИСХ. - 1977. - 56 с.
8. *Ван дер Планк Я.* Устойчивость растений к болезням / Я. Ван дер Планк. - М. : "Колос". - 1972. - 253 с.
9. *Дьяков Ю. Т.* Общие сведения о паразитизме / Генетические основы селекции растений на иммунитет / Ю. Т. Дьяков. - М. : "Наука". - 1973. - С. 65-73.
10. *Чесноков Ю. В.* Устойчивость растений к патогенам : (обзор иностранной литературы) / Ю.В. Чесноков // *Сельскохозяйственная биология.* - 2007. - № 1. - С. 16-35.
11. *Пухальский В. А.* Проблемы естественного и приобретенного иммунитета растений. К развитию идей Н. И. Вавилова. / [В. А. Пухальский,

- Т. И. Одинцова, Л. И. Извекова и др.] // Вестник ВОГиС. - 2007. – Том 11, № 3/4. - С. 631-649.
12. *Бабаянц Л. Т.* Источники и доноры новых генов устойчивости пшеницы к фитопатогенам / Л. Т. Бабаянц, А. И. Рыбалка, О. В. Бабаянц // Труды по фундаментальной и прикладной генетике. - Харьков : Штрих, 2001. - С. 232-241.
 13. *Леонов О. Ю.* Устойчивость к болезням листьев коллекционных образцов яровой мягкой пшеницы разного эколого-географического происхождения / О. Ю. Леонов, В. Н. Бондаренко // Зб. наук. праць СГІ-НАЦ НАІС. - Вип. 4 (44). - 2003. - С. 174-179.
 14. Скринінг колекції озимої м'якої пшениці за стійкістю до септоріозу (*Septoria tritici* Rob. et Desm.) / [О. Ю. Леонов, Н. М. Захарова, І. Б. Стрельцова та ін.] // Селекція і насінництво. - 2004. - Вип. 88. - С. 9-16.
 15. *Леонов О. Ю.* Закономірності прояву ознаки стійкості до борошністої роси серед зразків генофонду пшениці м'якої / О. Ю. Леонов // Зб. наук. праць СГІ-НАЦ НАІС. - 2010. - Вип. 16 (56). - С. 209-211.
 16. *Леонов О. Ю.* Стійкість до снігової плісені зразків пшениці м'якої озимої у зв'язку з еколого-географічним походженням / О. Ю. Леонов // Генетичні ресурси рослин. - 2010. - № 8. - С. 92-97.
 17. Стійкість до твердої та летючої сажок колекційних зразків пшениці м'якої ярої / [О. Ю. Леонов, І. М. Черняєва, Т. В. Бабушкіна та ін.] // Генетичні ресурси рослин. - 2010. - № 8. - С. 98-106.
 18. *Леонов О. Ю.* Моніторинг стійкості до піренофорозу серед сучасних сортів та ліній пшениці м'якої / О. Ю. Леонов // Вісник центру наукового забезпечення АПВ Харківської області. – 2011. – № 10. – С. 133-143.
 19. Методы селекции и оценки устойчивости пшеницы и ячменя к болезням в странах-членах СЭВ / [Л. Т. Бабаянц , А. Мештерхази, В. Вехтер и др.] // Прага, 1988. - 321 с.