

ЕФЕКТИВНІСТЬ ВІДОМИХ ГЕНІВ СТІЙКОСТІ ПШЕНИЦІ *TRITICUM AESTIVUM* L. ДО ЗБУДНИКА БУРОЇ ІРЖІ ПШЕНИЦІ *PUCCINIA TRITICINA* ERIKS. У 2019–2020 рр.

Збудник бурої іржі пшениці поширений на всій території України, що зумовлює необхідність дослідження ефективності генів стійкості рослини-господаря. Визначено ефективність відомих генів стійкості пшениці до збудника бурої іржі у 2019–2020 рр. в умовах дії популяції патогену, типової для зони Правобережного Лісостепу України. Оцінювання проводили після епіфітотії 2018 р. на серії майже ізогенних ліній пшениці сорту Thatcher та сортах, які розширюють основний набір генів. За результатами досліджень виявлено різний рівень експресії генів стійкості, що дало змогу виокремити кілька груп: 1) гени, здатні зумовити дуже високий рівень стійкості до всіх місцевих рас збудника (9 балів – ознаки хвороби відсутні; 8 балів – поодинокі некротичні плями), – Lr9, Lr18, Lr19, Lr21, Lr25, Lr27+31, Lr28, Lr35, Lr41, Lr43+24, Lr50, LrTm; 2) гени, що зумовлюють стійкість, – рослини незначно уражуються патогеном (8 балів – поодинокі некротичні плями та уредініопустули інтенсивністю до 5%; 7 балів – уредініопустули інтенсивністю до 10%; 6 балів – дрібні і середні уредініопустули інтенсивністю до 15%) – Lr22a, Lr32, Lr34, Lr42, Lr43, Lr46; 3) гени стійкості, рівень експресії яких визначено як лабільний (гетерогенний), – Lr2a, Lr2b, Lr12, Lr14a, Lr14b, Lr20, Lr23, Lr24, Lr39, Lr40. Остання група генів стійкості має мінливий характер і залежить від рівня інфекційного навантаження та рівня вірулентності популяції патогену загалом. Виокремлені гени стійкості варто використовувати в селекційному процесі із врахуванням особливостей останньої групи. Неefективними до дії всіх рас популяції збудника бурої іржі пшениці в зоні Правобережного Лісостепу України є гени Lr1, Lr2c, Lr3, Lr3ka, Lr3bg, Lr10, Lr11, Lr13, Lr15, Lr16, Lr17, Lr26, Lr29, Lr30, Lr33, Lr37, LrB. Якщо вони пов'язані з корисними ознаками, їх використання в селекції потребує пірамідкування з іншими більш ефективними генами стійкості.

Ключові слова: пшениця, бурої іржі пшениці, гени стійкості, стійкість.

Вступ

Збудник бурої листкової іржі пшениці *Puccinia triticina* Eriks. (син. *Puccinia recondita* f. sp. *tritici* Rob. et. Desm.) поширений в усіх зонах вирощування пшениці у світі [1–3], зокрема й на території України [4–6]. Створення і вирощування сортів пшениці (*Triticum aestivum* L.) з ознакою стійкості до збудника бурої листкової іржі пшениці є одним зі шляхів пригнічення й подолання розвитку патогену. Такі сорти деякий час зберігають свою стійкість, але через процеси генетичної мінливості патогену (мутаційної, комбінаційної, популяційної) і процес міграції спор у популяції патогену з'являються нові гени вірулентності, які долають захисну дію генів стійкості пшениці [7].

На сьогодні відомо понад 90 генів стійкості пшениці до збудника бурої листкової іржі [8–11], визначено місце їх локалізації в геномі пшениці, а їхню ефективність вивчають у різних зонах вирощування пшениці.

Виявлено відмінності в ефективності генів стійкості пшениці в різних частинах світу. Зокрема, в Україні найбільш ефективними в зоні Степу є гени Lr9, Lr19, а гени Lr24 і Lr37 мали слабе ураження. Ген Lr34 сприйнятливий до ураження збудником бурої іржі [4]. Пізніші дослідження на майже ізогенних лініях сорту Thatcher показали, що гени Lr9, Lr19, Lr24 були ефективними, Lr20, Lr21, Lr26, Lr28, Lr36, Lr37 – середньоефективними, а Lr10, Lr14a, Lr22a, Lr22b – неефективними [5].

У зоні Правобережного Лісостепу України ефективними протягом 2000–2010 рр. були гени стійкості Lr9, Lr18, Lr19, Lr21, Lr22a, Lr23, Lr24, Lr25, Lr27+31, Lr28, Lr29, Lr35, Lr36, Lr39, Lr40, Lr41, Lr42, Lr43+24, LrTm [11]. У місцевій популяції збудника бурої іржі в США є вірулентні раси до генів стійкості Lr2a, Lr9, Lr11 та Lr16. Виділено також фенотип вірулентності, вірулентний до генів Lr17a, Lr24 і Lr26, третій за поширеністю, виявлений у регіоні долини Огайо, Великих

рівнин і Каліфорнії [13]. Тобто в цих регіонах США перелічені гени стійкості неефективні до місцевої популяції збудника бурої іржі.

Не виявлено вірулентностей до генів стійкості Lr9, Lr24, Lr25, L28, Lr32, Lr45 і Lr 47 у популяції Індійського субконтиненту. Більшість генів, які є в геномі місцевих пшениць (Lr1, Lr3a, Lr10, L11, Lr14a, Lr15, Lr16, Lr17, Lr20, L23 і Lr26), були неефективними для більшості патотипів збудника бурої іржі [2].

Дослідження стійкості єгипетських сортів до місцевих патотипів збудника бурої іржі виявило неефективність генів Lr9, L24 і Lr34 до них. Гени Lr10 і Lr19 забезпечують стійкість до деяких із них, але мають по одному вірулентному патотипу, до якого не ефективні [3]. Гени стійкості Lr1, Lr2c, Lr3, L16, Lr24 і Lr26 є неефективними проти більшості вірулентних фенотипів місцевої популяції збудника бурої іржі [14].

Проведення постійного моніторингу ефективності відомих генів стійкості до дії місцевої популяції патогену дає змогу вчасно отримати інформацію про доцільність залучення до селекційного процесу того чи того гена стійкості. Зважаючи на те, що расовий склад збудника може варіювати залежно від зони вирощування і заявлена селекційна стійкість може не відповідати очікуванням, моніторинг оцінювання ефективності генів стійкості в конкретній зоні вирощування сортів пшениці набуває актуальності.

Методи і матеріали досліджень

Матеріалом досліджень для вивчення расового складу популяції збудника бурої іржі були майже ізогенні лінії, створені на базі сорту Thatcher (38 ліній), та сорти і лінії – носії певних генів

стійкості, які розширюють основний набір генів (усього 45 зразків). Насіння базового набору ліній створено в Міжнародному центрі поліпшення кукурудзи і пшениці в Мексиці (СІММУТ). Насіння самих же майже ізогенних ліній та сортів і ліній розширеного набору отримано з Національного центру генетичних ресурсів рослин України Інституту рослинництва ім. В. Я. Юр'єва НААН.

Лінії і сорти висівали у 2019–2020 рр. на дослідній ділянці лабораторії імунітету сільськогосподарських рослин до хвороб Інституту захисту рослин (ІЗР) НААН (Дослідне сільськогосподарське виробництво Інституту фізіології рослин і генетики НАНУ), розташованій у Київській області (зона Правобережного Лісостепу України).

У 2019 р. відмічено високий інфекційний рівень розвитку захворювання на буру іржу після епіфітотії у 2018 р. Умови 2019 р. сприяли достатньому вияву природного інфекційного фону збудника бурої іржі пшениці. У 2020 р. спостерігався середній рівень розвитку захворювання на буру іржу.

Дослідна ділянка ІЗР розташована на виробничих і дослідних полях Інституту фізіології рослин і генетики НАНУ. Природний інфекційний фон збудника бурої іржі досить високий. Це дає змогу не створювати штучний інфекційний фон, а проводити оцінювання стійкості на природному фоні. Оцінювання стійкості матеріалу потрібно проводити протягом тривалого часу (декілька років) для отримання достовірних даних щодо стійкості внаслідок дії різних рівнів інфекційних навантажень і впливу різних погодних умов.

Визначення імунологічної реакції майже ізогенних ліній і сортів – носіїв генів стійкості (в балах) проводили у фази молочної, молочно-воскової і воскової стиглості розвитку рослин

Таблиця 1. Інтегрована шкала оцінювання стійкості зернових колосових культур до *Puccinia triticina*, *Puccinia dispersa*, *Puccinia hordei*, *Puccinia coronifera* [4]

Бал	Характер вияву хвороби	Ступінь стійкості, сприйнятливості
9	Ознаки хвороби відсутні	Дуже висока стійкість
8	Поодинокі хлоротичні або некротичні плями, можливо, з дрібними уредініопустулами інтенсивністю до 5 %	Висока стійкість
7	Дрібні або середні уредініопустули, можливо, в хлорозних або некротичних плямах інтенсивністю до 10 %	Стійкість
6	Дрібні або середні уредініопустули, можливо, в хлорозних або некротичних плямах інтенсивністю до 15 %	
5	Інтенсивність уредініопустул до 25 %, можливо, зі слабким хлорозом і некрозом	Слабка сприйнятливість
4	Середні, великі уредініопустули інтенсивністю до 40 %, можливо, зі слабким хлорозом	Сприйнятливість
3	Інтенсивність уредініопустул до 65 %	
2	Великі уредініопустули, що зливаються, інтенсивністю до 90 %	Висока сприйнятливість
1	Великі уредініопустули, що зливаються, інтенсивністю до 100 %	Дуже висока сприйнятливість

за Інтегрованою шкалою оцінювання стійкості зернових колосових культур до *Puccinia triticina* [4] (табл. 1).

Результати та обговорення досліджень

В останні роки досліджень спостерігається доволі частий епіфітотійний розвиток збудника бурої іржі пшениці. Зокрема, у 2018 р. відмічено епіфітотійний розвиток хвороби, у 2019 р. – поступіфітотійний, зафіксовано високий рівень розвитку захворювання, а у 2020 р. – помірний розвиток хвороби.

Результати оцінювання стійкості показали, що найвищу стійкість (9 і 8 балів) протягом двох років досліджень проявили лінії з генами стійкості Lr9, Lr18, Lr19, Lr21, Lr25, Lr27+31, Lr28, Lr35, Lr41, Lr43+24, Lr50, LrTm (табл. 2). На рівень експресії цих генів не впливає інтенсивність інфекційного навантаження. В умовах Правобережного Лісостепу України вони здатні забезпечити високий рівень стійкості. Стабільну стійкість у межах 6–7–8 балів виявили лінії з генами стійкості Lr32, Lr34, Lr46.

Невелике зниження стійкості (до 6–7 балів) в один із років із подальшим відновленням до високого рівня спостерігалось у ліній з генами

стійкості Lr22a, Lr42, Lr43. У поступіфітотійному 2019 р. зниження показника стійкості до 6 балів могло відбутися через накопичення в популяції певної кількості вірулентних клонів до цих генів стійкості. У наступному 2020 р. кількість вірулентних клонів не була критичною і відбулося відновлення високого рівня відповідних генів стійкості.

Проте маємо ряд генів стійкості (Lr2a, Lr2b, Lr20, Lr23, Lr24, Lr40), які не змогли у 2019 р. забезпечити високі показники стійкості та визначили помірну стійкість – слабку сприйнятливості рослин (бали 6–5) із подальшим відновленням стійкості і високої стійкості у 2020 р. (бали 6–7–8–9).

Виокремилась група генів стійкості (Lr12, Lr14a, Lr14b, Lr33, Lr39), які після епіфітотії були слабо сприйнятливими (5 балів), а наступного року проявили високу стійкість – стійкість (бали 6, 7 і 8).

Цікаві зміни стійкості було виявлено в лінії з геном стійкості Lr36: у 2019 р. – 6–7 балів (стійка), а наступного року – 6–5 балів (слабка сприйнятливості). Таке можливо, якщо в популяції збудника розмножилися і закріпилися вірулентні до цього гена клони (раси).

Гени стійкості Lr15, Lr22b, Lr1, Lr3, Lr3ka, Lr16, Lr26, Lr29, Lr37 були сприйнятливими у 2019 р., збільшили показники стійкості у 2020 р.

Таблиця 2. Ефективність генів стійкості пшениці до дії природної популяції збудника бурої іржі в зоні Північного Лісостепу України у 2019–2020 рр.

Ген стійкості	Оцінка стійкості, бал		Ген стійкості	Оцінка стійкості, бал	
	2019 р.	2020 р.		2019 р.	2020 р.
Thatcher (Lr22b)	3–2	5–4	Lr24	5–6*	9*
Lr1	3–4	5	Lr25	9*	9–8*
Lr2a	5–6*	6*	Lr26	3–4	5
Lr2b	5–6*	7–8*	Lr27+31	9*	9*
Lr2c	5–4	5	Lr28	9*	9–8*
Lr3	4–3	5–4	Lr29	4–3	6*–5
Lr3ka	3–4	5–4	Lr30	6*–5	6*–5
Lr3bg	5	5	Lr32	6*	6*
Lr9	9–8*	8*	Lr33	5	7*
Lr10	3–4	4–3	Lr34	8*	7–6*
Lr11	5–4	5	Lr35	9*	9*
Lr12	5	8*	Lr36	7–6*	6*–5
Lr13	5–4	5	Lr37	3–4	5–4
Lr14a	4	6*	Lr39	5	6*
Lr14b	5	6*	Lr40	6*–5	9*
Lr15	3–2	6*–5	Lr41	9*	9*
Lr16	3	5–4	Lr42	6*	9*
Lr17	5–4	6*–5	Lr43	6*	9*
Lr18	8*	8–9*	Lr43+24	9*	8–9*
Lr19	9*	9*	Lr46 Lal Bachadur	6–7*	7–6*
Lr20	6*–5	9*	Lr50 Korweta	8–9*	8*
Lr21	8–7*	9*	LrTm	8*	8*
Lr22a	6*	9*	LrB	5–4	5
Lr23	6*–5	9*	–	–	–

* Найвищі бали стійкості: 9 – дуже висока стійкість; 8 – висока стійкість; 7, 6 – стійкість.

до 6–5 балів гени Lr15, Lr17 і до 5–4 балів (слабка сприйнятливості – сприйнятливості) решта наведених генів стійкості.

Стабільно сприйнятливими або слабо сприйнятливими за умов 2019–2020 рр. були гени стійкості Lr2c, Lr3bg, Lr10, Lr11, Lr13, LrB. Вияв стійкості цих генів не залежить від рівня інфекційного навантаження. Ген Lr30 був стабільно стійким – слабо сприйнятливим обидва роки досліджень.

Гени стійкості Lr39, Lr40, Lr22a, Lr23, Lr24, які в минулі роки забезпечували високий рівень стійкості за різних умов інфекційного навантаження, в наступному після епіфітотії році знижували показники стійкості до стійкості – слабка сприйнятливості (бали 5, 6 або 6–5) із подальшим відновленням до високої стійкості у 2020 р. за помірного інфекційного навантаження. Можливо, під час епіфітотії в місцевій популяції збудника бурої іржі зростає кількість тих рас, які мають відповідні гени вірулентності до цих генів стійкості. У наступному році з високим рівнем інфекційного навантаження вміст вірулентних рас значно не зменшується, тому гени стійкості проявляють знижені показники стійкості. Потрібно провести подальші дослідження, щоб з'ясувати, як змінюватиметься експресія названих генів стійкості в наступні роки і чи відбудеться закріплення вірулентних рас у популяції патогену.

Більшість генів зі стабільними показниками стійкості було інтродуковано з інших видів пшениці або дикорослих злаків (табл. 3). З виду *T. umbellulata* перенесено ген Lr9; від *Ae. elongatum* отримано гени Lr19, Lr24, Lr29. Насторожує той факт, що лінія з геном стійкості Lr29, яка була високостійкою протягом 20 років

наших попередніх досліджень (з 2000 р.), уперше знизила свою стійкість у 2012 р. під час епіфітотії до слабка сприйнятливості (5 балів) [11]. Відновлення стійкості до 6 балів (інтенсивність уредніюпустул до 15 % на листку) відмічено в наступні 2013 і 2014 рр. У 2015 р. за умов середнього рівня інфекційного навантаження відмічено стійкість – 7 балів (інтенсивність хлоротичних плям і пустул до 10 %). У 2019 р. з високим рівнем інфекційного навантаження лінія з геном стійкості Lr29 виявилась сприйнятливою (бали 4–3, інтенсивність уредніюпустул 40–60 % на листку). Навіть у 2020 р. з середнім рівнем інфекційного навантаження стійкість не відновила і була на рівні 6–5 балів (інтенсивність уредніюпустул 15–25 % на листку). Можливо, в популяції патогену з'явилися і в останні роки закріплюються раси з відповідними генами вірулентності до цього гена стійкості. Такі особливості потрібно брати до уваги під час проведення селекційного процесу.

Для більшості вже наведених результатів ефективності генів стійкості ми не бачимо відповідності вияву експресії гена за певних температурних умов (табл. 3). Це питання потребує уточнення і вивчення для місцевої популяції патогену.

Донором генів Lr21, Lr22a, Lr41 і Lr42 став вид *T. tauschii*. Цікавим є той факт, що в наступному після епіфітотії 2019 році, коли більшість генів не відновили свої показники стійкості, лінія з геном Lr21 проявила стійкість – високу стійкість і в наступному році з середнім рівнем інфекційного навантаження мала високу стійкість (9 балів). Такі радикальні зміни у вияві стійкості потребують уточнень. Ген Lr22a, як зазначено вище, є ефективним в останні роки. Гени Lr41 і Lr42 залишаються ефективними.

Таблиця 3. Перелік майже ізогених ліній пшениці сорту Thatcher, які використовували для визначення ефективності генів стійкості до дії місцевої популяції збудника *P. recondita* f. sp. *tritici* [5,17]

Ген стійкості	Локалізація в хромосомах геному пшениці	Назва, номер лінії	Джерело гена стійкості	Ступінь вияву (експресії) гена за різних температурних умов
1	2	3	4	5
Lr1	5DL	Centenario/6*Thatcher, L6003	Malakoff	низька
Lr2a	2DS	Webster /6*Thatcher, RL6016	Webster	середня, більш ефективний за високих температур
Lr2b	2DS	Thatcher* 6/Carina, RL6019	Carina	середня
Lr2c	2DS	Thatcher* 6/Loros, RL6025	Brevit	середня
Lr3	6B	Thatcher* 6/Democrat, RL6002	Democrat	низька
Lr3ka	6B	Thatcher* 6/ Klein Aniversario, RL6007	Klein Aniversario	низька
Lr3bg	6B	Bage/6 *Thatcher, RL6042	Bage	низька
Lr9	6BL	Thatcher* 6/Transfer, RL6010	<i>Aegilops umbellulata</i>	низька
Lr10	1A	Thatcher* 6/Exchange, RL6004	Lee	середня

Продовження табл. 3

Ген стійкості	Локалізація в хромосомах геному пшениці	Назва, номер лінії	Джерело гена стійкості	Ступінь вияву (експресії) гена за різних температурних умов
1	2	3	4	5
Lr11	2A	Hussar	Hussar	більш ефективний за низьких температур
Lr12*	4B	Exchange/6 *Thatcher, RL6011	Exchange	низька
Lr13*	2BS	Manitou	Frontana	висока
Lr14a	7BL	Selkirk/6 *Thatcher, RL6013	Hope	висока, більш ефективний за температур нижче 20 °C
Lr14b	7BL	Thatcher* 6/Maria Escobar, RL6006	Bowie	менш ефективний за підвищених температур
Lr15	2DS	Thatcher* 6/Kenya W 1483, RL6052	Kenya 1-12 E-19-J	низька
Lr16	4B	Thatcher* 6/Exchange, RL6005	Exchange	низька, більш ефективний за низьких температур
Lr17	2AS	Klein Lucero/6 *Thatcher, RL6008	Klein Lucero	низька, більш ефективний за низьких температур
Lr18	5BL	Thatcher* 7/ South Africa 43, RL6009	South Africa 43	висока, з підвищенням температури ефективність знижується
Lr19	7DL	Thatcher* 7/Agatha, RL6040	<i>Agropyron elongatum</i>	низька
Lr20	7AL	Thew, W3201	Thew	ефективний за низьких температур, за 30,5 °C неефективний
Lr21	1D	Thatcher* 6/RL5406, RL6043	<i>Triticum tauschii</i>	низька
Lr22a*	2DS	Thatcher* 6/RL5404, RL6044	<i>T. tauschii</i>	низька
Lr22b*	–	Thatcher	Thatcher	низька
Lr23	2BS	Lee FL310/6 *Thatcher, RL6012	Gabo	висока, більш ефективний за температури вище 20 °C (від 25 °C)
Lr24	3DL	Thatcher* 6/Agent, RL6064	<i>A. elongatum</i>	середня
Lr25	4DS	Thatcher* 7/Transec, RL6084	<i>Rosen rye</i>	низька
Lr26	1B (1BL/1RS)	Thatcher* 6/ST-1-25, RL6078	<i>Imperial rye</i>	низька
Lr27+31	3BS	Gatcher	Gatcher	–
Lr28	4AL	CS 2D-2M 3/8(C77.1), RL6079	<i>T. speltoides</i>	низька
Lr29	7DS	Thatcher* 6/CS-7AG-11, RL6080	<i>A. elongatum</i>	низька
Lr30	4AL	Thatcher* 6/Terenzio, RL6049	Terenzio	більш ефективний за високих температур
Lr32	3D	Tc (Lr32), RL5497	<i>T. tauschii</i>	низька
Lr33	1BL	Thatcher* 6/RI58548, RL6057	RI58548	–
Lr34	7D	Thatcher* 6/PI58548, RL6058	RI58548	більш ефективний за низьких температур (від 10 °C або за середньодобової температури не вище 20 °C)
Lr35*	2B	Thatcher* 6/RL5711	<i>T. speltoides</i>	–
Lr36	6BS	E84-018	<i>T. speltoides</i>	–
Lr37	2AS	Thatcher* 8/VPM1, RL6081	<i>A. ventricosa</i>	більш ефективний за низьких температур (від 18 °C)

Ген стійкості	Локалізація в хромосомах геному пшениці	Назва, номер лінії	Джерело гена стійкості	Ступінь вияву (експресії) гена за різних температурних умов
1	2	3	4	5
Lr38	1DL, 2AL, 3DS, 5AS, 6DL	Thatcher* 6/T7, RL6097	<i>A. intermedium</i>	–
Lr39**	2DS	KS86WGRC02	<i>T. tauschii</i>	–
Lr40**	1D	KS89WGRS07	<i>T. tauschii</i>	–
Lr41**	2DS	KS90WGRC10	<i>T. tauschii</i>	–
Lr42	1D	KS91WGRC11	<i>T. tauschii</i>	–
Lr43**	1D	KS92WGRC16	<i>T. tauschii</i>	–
Lr43+24	–	TAM200	–	–
Lr46	1BL	Lal Bachadur	<i>T. aestivum</i> , Pavon76	–
Lr50	2BL	Korweta	<i>T. timopheevi</i>	–
LrTm*	6A	KS92WGRC23	<i>T. monococcum</i>	–
LrB	–	Thatcher* 6/Carina, RL6051	Brevit	–

* Гени стійкості дорослих рослин (більшість учених не досліджує їх у фазу проростків).

** Lr39 = Lr41; Lr40 = Lr21; ген Lr43 не ізольований, лінія містить гени Lr21 і Lr39.

Від *T. speltoides* у геном пшениці перенесено гени стійкості Lr28, Lr35, Lr36. За результатами наших досліджень, гени Lr28 і Lr35 залишаються високоефективними. Також вірогідно, що в останні роки в популяції патогену немає вірулентних до цих генів стійкості рас, що й забезпечує їхню ефективність. Ген Lr36, за нашими даними, знизив стійкість до стійкості – слабкої сприйнятливості (бали 6–5). Така ситуація можлива через зміну расового і вірулентного складу в популяції збудника.

Ген LrTm отримано від *T. monococcum*. Він залишається високоефективним протягом усіх років досліджень доволі тривалий термін.

З жита *Rosen rye* перенесено ген Lr25, який забезпечує стабільно високу стійкість у зоні Правобережного Лісостепу, а в зоні Степу він сприйнятливий до більшості місцевих рас [4].

Однак стійкість лінії з двома генами стійкості, які також перенесено в геном пшениці від її дикого родича *T. tauschii* (Lr32) і від рису *Imperial rye* (Lr26), у наступному після епіфітотії році була стабільно стійкою (Lr32) і сприйнятною (Lr26) – бали 4–3. Під час епіфітотії в популяції патогену могли накопичитись раси з відповідними до гена Lr26 вірулентностями, які змогли подолати захисну дію цього гена, і ситуація повторилась наступного року з високим рівнем інфекційного навантаження. Лінія з геном стійкості Lr32 проявила стабільну стійкість в обидва роки незалежно від інфекційного навантаження.

Джерелом гена Lr50 є *T. timopheevi*. На сьогодні він є високоефективним навіть за умов високого інфекційного навантаження. Ген Lr46 мав

стабільну стійкість у межах 6–7 балів в усі роки досліджень.

Про ефективність проведення селекційних робіт із залученням різних видів злаків давно наголошено в наукових роботах [6,15–17]. За результатами наших досліджень ми також радимо залучати до селекційного процесу донорський матеріал, який би походив від диких злаків або диких родичів пшениці [18]. Але потрібно постійно проводити моніторинг ефективності цих генів до дії місцевої популяції збудника бурої іржі, оскільки в останні роки простежується тенденція втрати цими генами ефективності через появу в популяції патогену відповідних генів вірулентності, які долають захисну дію раніше високоефективних генів стійкості, особливо за умов епіфітотій.

Лабільний тип резистентності проявляють гени стійкості Lr12, Lr17, Lr20. Ген Lr12 відновив стійкість у 2020 р. (8 балів – висока стійкість, проти 5 балів – слабка сприйнятливість у 2019 р.). Ген Lr17 знизив стійкість до майже сприйнятливості (бали 5–4) у 2019 р. та зміг відновити показники стійкості у 2020 р. тільки до 6–5 балів – стійкість – слабка сприйнятливість. Ген Lr20 був стійким – слабко сприйнятливим у 2019 р., а в наступному році лінія з цим геном не мала ураження патогеном (9 балів – дуже висока стійкість).

Для раніше високоефективних генів стійкості Lr23 та Lr24 простежено зниження стійкості в постепіфітотійний 2019 рік із подальшим відновленням стійкості у 2020 р. Це вказує на те, що в популяції патогену вже є раси з відповідними генами вірулентності, які поки що не

закріпились у популяції. Такі моменти потребують ретельного моніторингу і контролю.

Сорт-реципієнт Thatcher (Lr22b) виявився сприйнятливим в усі роки після епіфітотії.

Після епіфітотій минулих років у 2016 р. втратив і не відновив ефективність ген Lr1, а після епіфітотії 2018 р. втратив ефективність ген Lr2c.

Гени Lr2a і Lr2b відрізняються показниками стійкості під час епіфітотій і 2020 р. з середнім рівнем інфекційного навантаження, проте в постепіфітотійні роки ці гени знижують показники до слабкої сприйнятливості.

Ген стійкості Lr30 проявляє майже в усі роки досліджень слабку сприйнятливість. Ген Lr33 відновлює показники стійкості до 7 балів у 2020 р.

Лінії, які містять гени стійкості Lr22b, Lr1, Lr3, Lr3ka, Lr3bg, Lr10, Lr11, Lr13, Lr14a, Lr14b, Lr15, Lr16, Lr17, Lr26, Lr29, Lr37 та LrV, нездатні забезпечити стабільну стійкість до дії місцевої популяції патогену.

За останнє десятиріччя (2005–2015 рр.) втратили можливість стабільно забезпечувати стійкість гени Lr12 і Lr13. У 2000–2004 рр. вони тільки в окремий рік могли знизити стійкість до 5 балів (слабка сприйнятливість). За 2009–2015 рр. під час епіфітотій їхні показники знизились до сприйнятливості (2–3–4 бали) [11]. Ген Lr12 мав доволі високі показники стійкості в роки з помірним інфекційним рівнем, але втрачав їх під час епіфітотій. На сьогодні цей ген може забезпечити стійкість тільки у разі невеликого інфекційного навантаження. Хоча під час епіфітотії 2018 р. проявив стійкість. Дослідження ефективності гена Lr13 показали, що він втратив свою ефективність повністю. В останні 5 років він проявляє слабку сприйнятливість – сприйнятливість (бали 4–5).

Лінії з генами стійкості Lr30, Lr32 і Lr33 не можуть забезпечити належний рівень стійкості до дії місцевої популяції збудника бурої іржі пшениці. Хоча раніше ген Lr32 був ефективним. Це означає, що під час епіфітотійного розвитку захворювання в місцевій популяції патогену з'явилась і накопичилась достатня кількість таких рас, які мали відповідні гени вірулентності, що змогли легко подолати захисну дію цього гена стійкості. Якщо в минулі 5 років досліджень встановлено, що відновити свою ефективність ген Lr33 уже не зміг, що свідчило про закріплення в популяції патогену генів вірулентності до нього, то на сьогодні можемо констатувати деяке відновлення показників стійкості цього гена в межах

5–6 балів під час епіфітотій і високого інфекційного навантаження та стійкість з балом 7 за середнього інфекційного рівня.

Ген стійкості Lr34, за даними літератури, є найпоширенішим у селекційному матеріалі пшениці [19] і забезпечує стабільну тривалу стійкість на різних етапах розвитку рослини. В останні роки спостерігаємо поступове відновлення ефективності гена. За даними ефективності генів за різного температурного режиму, його ефективність проявляється за помірних температур не вище 20 °С (табл. 3). Але температурний режим має тенденцію до збільшення і ефективність цього гена досить висока. Тому такі припущення щодо ефективності генів стійкості за різних значень температури навколишнього середовища потребують додаткових досліджень.

Окремо відмітимо ген стійкості Lr37. Джерелом цього гена є *T. ventricosa*, але, незважаючи на походження від дикого родича пшениці, за нашими даними, він не може забезпечити достатній рівень стійкості дорослої рослини в зоні Правобережного Лісостепу України. Хоча, за даними вивчення його ефективності в зоні Степу, він є середньооефективним [5]. Наші селекціонери також залучають його до роботи як високо-ефективний, грунтуючись на даних закордонних дослідників [6], що може мати негативні наслідки в майбутньому.

Потребує подальшого вивчення зниження ефективності генів Lr39 і Lr40 після епіфітотії 2018 р. і відновлення часткового для гена Lr39 і повного відновлення для гена Lr40. Даних щодо впливу на їхню експресію температурного режиму ми не маємо.

Отже, в умовах дії місцевої популяції збудника бурої іржі в зоні Правобережного Лісостепу України у 2019–2020 рр. визначено ефективні гени стійкості, які поділено за рівнем експресії на декілька груп:

1) гени стійкості, здатні зумовити дуже високий рівень стійкості до всіх місцевих рас збудника бурої іржі (9 балів – ознаки хвороби відсутні; 8 балів – поодинокі некротичні плями), – Lr9, Lr18, Lr19, Lr22, Lr25, Lr27+31, Lr28, Lr35, Lr41, Lr43+24, Lr50 та LrTm;

2) гени, що зумовлюють стійкість (рослини незначно уражуються патогеном – бали 8, 7 і 6 – дрібні і середні уредніюпустили інтенсивністю до 15 %), – Lr22a, Lr32, Lr34, Lr42, Lr43, Lr46;

3) гени стійкості, рівень експресії яких визначається як лабільний (гетерогенний), – Lr2a, Lr2b, Lr12, Lr14a, Lr14b, Lr20, Lr23, Lr24, Lr39, Lr40.

Остання група генів стійкості має мінливий характер і залежить від рівня інфекційного навантаження та рівня вірулентності популяції патогену загалом. Усі наведені вище гени стійкості радимо використовувати в селекційному процесі із врахуванням особливостей останньої групи.

Неефективними до дії всіх рас популяції збудника бурої іржі пшениці в зоні Правобережного Лісостепу України є гени Lr1, Lr2c, Lr3, Lr3ka, Lr3bg, Lr10, Lr11, Lr13, Lr15, Lr16, Lr17, Lr26, Lr29, Lr30, Lr33, Lr37, LrB. Це означає, що в місцевій популяції патогену більшість рас містять відповідні їм гени вірулентності. Залучати їх до селекційного процесу можна тільки в тому разі, якщо вони пов'язані з корисними ознаками. До того ж їх використання потребує пірамідування з іншими більш ефективними генами стійкості.

Висновки

В умовах дії місцевої популяції збудника бурої іржі в зоні Правобережного Лісостепу України у 2019–2020 рр. визначено ефективні гени стійкості, які поділено за рівнем експресії на декілька груп:

– гени стійкості, здатні зумовити дуже високий рівень стійкості до всіх місцевих рас збудника

бурої іржі (9 балів – ознаки хвороби відсутні; 8 балів – поодинокі некротичні плями), – Lr9, Lr18, Lr19, Lr22, Lr25, Lr27+31, Lr28, Lr35, Lr41, Lr43+24, Lr50 та LrTm;

– гени, що зумовлюють стійкість (рослини незначно уражуються патогеном – бали 8, 7 і 6 – дрібні і середні уредніюпустили інтенсивністю до 15 %), – Lr22a, Lr32, Lr34, Lr42, Lr43, Lr46;

– гени стійкості, рівень експресії яких визначається як лабільний (гетерогенний), – Lr2a, Lr2b, Lr12, Lr14a, Lr14b, Lr20, Lr23, Lr24, Lr39, Lr40.

Остання група генів стійкості має мінливий характер і залежить від рівня інфекційного навантаження та рівня вірулентності популяції патогену загалом. Усі наведені вище гени стійкості радимо використовувати в селекційному процесі із врахуванням особливостей останньої групи. Неefективними до дії всіх рас популяції збудника бурої іржі пшениці в зоні Правобережного Лісостепу України є гени Lr1, Lr2c, Lr3, Lr3ka, Lr3bg, Lr10, Lr11, Lr13, Lr15, Lr16, Lr17, Lr26, Lr29, Lr30, Lr33, Lr37, LrB. Не радимо залучати їх до селекційного процесу. Якщо вони пов'язані з корисними ознаками, їх використання має відбуватися за рахунок пірамідування з іншими більш ефективними генами стійкості.

Список літератури

- Bolton MD, Kolmer JA, Garvin DF. Wheat leaf rust caused by *Puccinia triticina*. *Molecular Plant Pathology*. 2008;9(5):563–75. DOI: 10.1111/j.1364-3703.2008.00487.x
- Bhardwaj SC, Kumar S, Gangwar OP, Prasad P, et al. Physiologic specialization and genetic differentiation of *Puccinia triticina* causing leaf rust of wheat on the Indian subcontinent during 2016 to 2019. *Plant Disease*. 2021;105:1992–2000. DOI: 10.1094/PDIS-06-20-1382-RE
- Selim ME, Makhlof AH, Ahmed GA. Relation between resistance to leaf rust and fusarium crown rot diseases in some Egyptian wheat cultivars. *Alexandria Science Exchange Journal*. 2021;42(2):453–65. DOI: 10.21608/asejaiqjsae.2021.176091
- Бабаянц ОВ, Бабаянц ЛТ. Основы селекции и методология оценок устойчивости пшеницы к возбудителям болезней. Одесса: БМВ; 2014. 401 с.
- Галасв ОВ. Ефективність різних генів стійкості до бурої іржі та їхніх комбінацій у міжлінійних гібридів пшениці ярої (*Triticum aestivum* L.) в умовах Півдня України. Збірник наукових праць СГІ-НЦНС [Інтернет]. 2016;28(68):109–122. Доступно на: http://sgi.in.ua/data/documents/Zbirnik-naukovih-prac-SGI_NCNS-28-2017_1.pdf
- Kovalyshyna H, Dmytrenko Y, Tonkha O, Makarchuk O, Demydov O, Humeniuk O, et al. Diversity of winter common wheat varieties for resistance to leaf rust created in the V. M. Remeslo Myronivka Institute of Wheat. *Potravinarstvo Slovak Journal of Food Science*. 2020;14:1001–1007. DOI: 10.5219/1447
- Лісовий МП, Лісова ГМ. Сполучена еволюція рослини-господаря і патогена – дослідження і практичне втілення. *Захист і карантин рослин*. 2017;63:104–118. DOI: 10.36495/1606-9773.2017.63.104-118
- McIntosh RA, Wellings CR, Park RF. *Wheat Rusts: An Atlas of Resistance Genes* [Internet]. Australia, Victoria: CSIRO Publ.; 1995. Available from: <https://ebooks.publish.csiro.au/content/wheat-rusts> DOI: 10.1071/9780643101463
- McIntosh RA, Yamazaki Y, Devos KM, Dubcovsky J, et al. Catalogue of gene symbols for wheat [Internet]. 2003. Available from: <http://www.shigen.nig.ac.jp/wheat/komugi/top/top.jsp>
- McIntosh RA, Yamazaki Y, Dubcovsky J, Rogers J, et al. Catalogue of gene symbols for wheat [Internet]. 2013. Available from: <http://www.shigen.nig.ac.jp/wheat/komugi/genes/symbolClassList.jsp>
- McIntosh RA, Dubcovsky J, Rogers J, Morris C, Appels R, Xia XC. Catalogue of gene symbols for wheat: 2015-2016 supplement [Internet]. Available from: <https://shigen.nig.ac.jp/wheat/komugi/genes/macgene/supplement2015.pdf>
- Лісова ГМ. Експресія генів стійкості пшениці до збудника бурої іржі в умовах Лісостепу України в 2000–2010 рр. *Захист і карантин рослин* [Інтернет]. 2012;58:97–106. Доступно на: <http://zkr.ipp.gov.ua/index.php/journal/issue/view/7/58-pd>
- Kolmer JA, Long DI, Hughes ME. Physiological specialization of *Puccinia triticina* on wheat in the United States in 2005. *Plant Disease*. 2007;91(8):979–84. DOI: 10.1094/PDIS-91-8-0979
- El-Orabey WM, Sallam ME, Omara RI, Abd El-Malik NI. Geographical distribution of *Puccinia triticina* physiologic races in Egypt during 2012-2014 growing seasons. *African Journal of Agricultural Research*. 2015;10(45):4193–203. DOI: 10.5897/AJAR2015.10298
- Wuik RV, Thakare CS, Hasabnis SN, et al. Leaf rust virulence pattern in peninsular India during 1997-98. *J. Maharashtra Agr. Univ*. 1999;24(1):50–52.
- Long DL, Kolmer JA, Leonard KJ, Hughes ME. Physiological specialization of *Puccinia triticina* on wheat in the United States in 2000. *Plant Disease* [Internet]. 2002;86(9):981–6. Available from: <https://apsjournals.apsnet.org/doi/epdf/10.1094/PDIS.2002.86.9.981>

17. Roelfs AP, Singh RP, Saari EE. Rust Diseases of Wheat: Concepts and methods of disease management [Internet]. Mexico, D.F.: CIMMYT; 1992. 81 p. Available from: <http://hdl.handle.net/10883/1153>
18. Лісовий МП, Лісова ГМ. Екологічний аналіз складових інтегрованого методу захисту рослин у XXI столітті. Вісник аграрної науки. 2007;2:25–8.
19. Lillemo M, Asaf B, Singh RP, Huerto-Espino J, et al. The adult plant rust resistance loci Lr34/Yr18 and Lr46/Yr29 are important determinants of partial resistance to powdery mildew in bread wheat line Saar. Theor Appl Genet. 2008;116:1155–66. DOI: 10.1007/s00122-008-0743-1

References

1. Bolton MD, Kolmer JA, Garvin DF. Wheat leaf rust caused by *Puccinia triticina*. Molecular Plant Pathology. 2008;9(5):563–75. DOI: 10.1111/j.1364-3703.2008.00487.x
2. Bhardwaj SC, Kumar S, Gangwar OP, Prasad P, et al. Physiologic specialization and genetic differentiation of *Puccinia triticina* causing leaf rust of wheat on the Indian subcontinent during 2016 to 2019. Plant Disease. 2021;105:1992–2000. DOI: 10.1094/PDIS-06-20-1382-RE
3. Selim ME, Makhlof AH, Ahmed GA. Relation between resistance to leaf rust and fusarium crown rot diseases in some Egyptian wheat cultivars. Alexandria Science Exchange Journal. 2021;42(2):453–65. DOI: 10.21608/asejaiqsae.2021.176091
4. Babayants OV, Babayants LT. Foundations of breeding and methodology for assessing wheat resistance to pathogens. Odesa: BMB; 2014. 401 p. Russian.
5. Galaev AV. Effectiveness of different resistance genes to leaf rust and their combinations in interline hybrids of spring bread wheat (*Triticum aestivum* L.) in South Ukraine. Collected scientific articles of PBGI–NCSCI [Internet]. 2016;28(68):109–122. Available from: http://sgi.in.ua/data/documents/Zbirnik-naukovih-prac-SGI_NCNS-28-2017_1.pdf. Ukrainian.
6. Kovalyshyna H, Dmytrenko Y, Tonkha O, Makarchuk O, Demydov O, Humeniuk O, et al. Diversity of winter common wheat varieties for resistance to leaf rust created in the V. M. Remeslo Myronivka Institute of Wheat. Potravinarstvo Slovak Journal of Food Science. 2020;14:1001–1007. DOI: 10.5219/1447
7. Lisovyi M, Lisova G. The coevolution of a host-plant and pathogen – research and a practical implementation. Plant Protection and Quarantine. 2017;63:104–118. DOI: 10.36495/1606-9773.2017.63.104-118. Ukrainian.
8. McIntosh RA, Wellings CR, Park RF. Wheat Rusts: An Atlas of Resistance Genes [Internet]. Australia, Victoria: CSIRO Publ.; 1995. Available from: <https://ebooks.publish.csiro.au/content/wheat-rusts> DOI: 10.1071/9780643101463
9. McIntosh RA, Yamazaki Y, Devos KM, Dubcovsky J, et al. Catalogue of gene symbols for wheat [Internet]. 2003. Available from: <http://www.shigen.nig.ac.jp/wheat/komugi/top/top.jsp>
10. McIntosh RA, Yamazaki Y, Dubcovsky J, Rogers J, et al. Catalogue of gene symbols for wheat [Internet]. 2013. Available from: <http://www.shigen.nig.ac.jp/wheat/komugi/genes/symbolClassList.jsp>
11. McIntosh RA, Dubcovsky J, Rogers J, Morris C, Appels R, Xia XC. Catalogue of gene symbols for wheat: 2015-2016 supplement [Internet]. Available from: <https://shigen.nig.ac.jp/wheat/komugi/genes/macgene/supplement2015.pdf>
12. Lisova GM. Expression peculiarity of wheat resistance genes to the causal organism of the leaf rust in the conditions of Forest-Steppe of Ukraine in 2000-2010. Plant Protection and Quarantine [Internet]. 2012;58:97–106. Available from: <http://zkr.ipp.gov.ua/index.php/journal/issue/view/7/58-pd>. Ukrainian.
13. Kolmer JA, Long DI, Hughes ME. Physiological specialization of *Puccinia triticina* on wheat in the United States in 2005. Plant Disease. 2007;91(8):979–84. DOI: 10.1094/PDIS-91-8-0979
14. El-Orabey WM, Sallam ME, Omara RI, Abd El-Malik NI. Geographical distribution of *Puccinia triticina* physiologic races in Egypt during 2012-2014 growing seasons. African Journal of Agricultural Research. 2015;10(45):4193–203. DOI: 10.5897/AJAR2015.10298
15. Wuike RV, Thakare CS, Hasabnis SN, et al. Leaf rust virulence pattern in peninsular India during 1997-98. J. Maharashtra Agr. Univ. 1999;24(1):50–52.
16. Long DL, Kolmer JA, Leonard KJ, Hughes ME. Physiologic specialization of *Puccinia triticina* on wheat in the United States in 2000. Plant Disease [Internet]. 2002;86(9):981–6. Available from: <https://apsjournals.apsnet.org/doi/epdf/10.1094/PDIS.2002.86.9.981>
17. Roelfs AP, Singh RP, Saari EE. Rust Diseases of Wheat: Concepts and methods of disease management [Internet]. Mexico, D.F.: CIMMYT; 1992. 81 p. Available from: <http://hdl.handle.net/10883/1153>
18. Lisovyi MP, Lisova GM. Ecological analysis of the components of the integrated method of plant protection in the 21st century. Herald of Agrarian Science. 2007;2:25–8. Ukrainian.
19. Lillemo M, Asaf B, Singh RP, Huerto-Espino J, et al. The adult plant rust resistance loci Lr34/Yr18 and Lr46/Yr29 are important determinants of partial resistance to powdery mildew in bread wheat line Saar. Theor Appl Genet. 2008;116:1155–66. DOI: 10.1007/s00122-008-0743-1

H. Lisova

EFFECTIVENESS OF KNOWN WHEAT RESISTANCE GENES *TRITICUM AESTIVUM* L. TO *Puccinia triticina* ERIKS. LEAF RUST OF WHEAT IN 2019–2020

The wheat leaf rust is widespread throughout Ukraine, which makes it necessary to monitor the effectiveness of host plant resistance genes. In 2019–2020, under the conditions of the subpopulation of the pathogen, typical for the Right Bank Forest-Steppe zone of Ukraine, the effectiveness of known resistance genes was determined. Evaluation was conducted after the 2018 epiphytotypic series on a series of nearly isogenic Thatcher wheat lines and cultivars that expand the core gene set. According to the research results, they are distributed into several groups according to the level of expression: 1) genes capable of determining a very high level of resistance to all local races of the pathogen (score 9 – no signs of the disease; score 8 – single necrotic spots) Lr9, Lr18, Lr19, Lr21, Lr25, Lr27+31, Lr28, Lr35, Lr41, Lr43+24, Lr50, LrTm; 2) genes determining resistance – plants are slightly affected by the pathogen (score 8 – single necrotic spots

and urediniopustules with an intensity of up to 5 %; score 7 – urediniopustules with an intensity of up to 10 %; score 6 – small and medium urediniopustules with an intensity of up to 15 %) – Lr22a, Lr32, Lr34, Lr42, Lr43, Lr46; 3) resistance genes whose expression level is defined as labile (heterogeneous) – Lr2a, Lr2b, Lr12, Lr14a, Lr14b, Lr20, Lr23, Lr24, Lr39, Lr40. The last group is characterized by variability and depends on the level of infectious load and virulence of the pathogen population as a whole. We recommend using the listed resistance genes in the selection process, taking into account the characteristics of the last group. The genes Lr1, Lr2c, Lr3, Lr3ka, Lr3bg, Lr10, Lr11, Lr13, Lr15, Lr16, Lr17, Lr26, Lr29, Lr30, Lr33, Lr37, LrB are ineffective against all races of the leaf rust pathogen population in the Right Bank Forest Steppe zone of Ukraine. If they are associated with useful traits, their use in selection should be carried out at the expense of pyramiding with other more effective resistance genes.

Keywords: wheat, leaf rust of wheat, resistance genes, resistance.

Матеріал надійшов 24.06.2023



Creative Commons Attribution 4.0 International License (CC BY 4.0)