

анатомо-физиологические возможности [12]. В целом, урон, который может нанести популяция каждого конкретного вида, зависит от степени его перехода к гетеротрофности (внутренние причины) и нагрузок на сообщество, включающее растений-паразитов (внешние причины). Нами показано, что несмотря на сложность оценки положительного и отрицательного вклада полупаразитов в продуктивность и разнообразие кормовых луговых сообществ, не вызывает сомнения присутствие индикаторных свойств как у разных полупаразитических норичниковых, так и у фитоценологических ячеек с участием полупаразитов.

Литература

1. Pennings S.C., Callaway R.M. Parasitic plants: parallels and contrasts with herbivores / *Oecologia*, 2002. – V. 32. – P. 479–489.
2. Quested H.M., Press M.C., Callaghan T.V., Cornelissen J.H. The gemiparasitic angiosperm *Bartsia alpina* has the potential to accelerate decomposition in sub-arctic communities / *Oecologia*, 2002. – V. 130. – P. 88–95.
3. Salonen V., Vestberg M., Vauhkonen M. The effect of host mycorrhizal status on host plant-parasitic plant interactions / *Mycorrhiza*, 2001. – №. 11. – P. 95–100.9.
4. Логинова В.Г., Елеусенова Н.Г. Распространение погрёмка и других растений-полупаразитов на лугах Пермской области. / *Микориза и другие формы консортивных связей в природе*. – Пермь, 1985. – С. 96–101.
5. Логинова В.Г., Тарасова С.Н., Ощепкова Н.В. О многохозяйственности погрёмка. / *Микориза и другие формы консортивных связей в природе*. – Пермь, 1989. – С. 76–81.
6. Силакова В.М. Фитоценотическая приуроченность *Rhinanthus vernalis* Schischk. Et Serg.: научные тр. Курского пед. ин-та. – Курск, 1972. – Т. 10 (89). – С. 30–36.
7. Бейлин И.Г. Цветковые полупаразиты и паразиты. – М.: Наука, 1968. – 352 с.
8. Терехин Э.С. Паразитные цветковые растения: эволюция онтогенеза и образ жизни. – Л.: Наука, 1977. – 220 с.
9. Алексеев А.И., Бабурин В.Л., Гладкевич Г.И., Горлов В.Н., С.А.Ковалёв, Хрущев А.Т. и др. Экономическая и социальная география России: учебник для вузов. – М.: Дрофа, 2001. – 672 с.
10. Третьякова О.А. Изучение гостальной специфичности паразитических растений семейств Scrophulariaceae, Cuscutaceae на Урале. / *Биотехнология – охране окружающей среды*. – М.: Графikon-принт, 2005. – С. 505–508.
11. Киселева О.А. Актуальные направления исследований полупаразитических растений на Урале / *Ботанические исследования на Урале: материалы регион. с междунар. участием науч. конф., посвящ. памяти П.Л. Горчаковского*. – Пермь, 2009. С.169–173.
12. Киселёва О.А., Темирбекова С.К., Зимницкая С.А., Неуймин С.И. Эколого-анатомические адаптации вегетативной сферы однолетних полупаразитических норичниковых (*Scrophulariaceae* Juss.) к паразитическому существованию / *Плодоводство и ягодоводство России*. – Т. 23. – М., 2010. – С. 288–301.

УДК 633.14.631.523

В. Г. Дедяев, канд. биол. наук,
ГНУ Воронежский НИИСХ Россельхозакадемии
niish1c@mail.ru

ЭФФЕКТИВНОСТЬ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ СОРТА МНОГОЛЕТНЕЙ КОРМОВОЙ РЖИ ДЕРЖАВИНСКАЯ 29 КАК ДОНОРА ГЕНЕТИЧЕСКОЙ ЗАЩИТЫ ОТ БОЛЕЗНЕЙ В ЦЕНТРАЛЬНО-ЧЕРНОЗЕМНОМ РЕГИОНЕ

Сорт многолетней кормовой ржи Державинская 29 является надежным донором устойчивости к болезням. Созданный на его основе селекционный материал и сорта обладают варьированием растений по степени устойчивости и сохраняют ее по настоящее время. Показано, что устойчивость к стеблевой ржавчине наследуется по моногенному доминантному типу. Предполагается, что такой тип наследования обусловлен не одним эффективным геном, а блоком сцепленных

генов устойчивости, каждый из которых обеспечивает устойчивость к значительному числу клонов популяции гриба.

A variety of perennial fodder rye Derzhavinskaya 29 is a reliable donor of stability to diseases. Selected on its base material and varieties possess a varying of plants according to their stability and keep it at present times. It is shown that stability to stem mildew is inherited according to monogeneous dominant type. It is supposed that such type of inheritance is not due to one effective

gene, but to a block of chained genes of stability, each of which supplies a stability to a great number of fungus population.

Ключевые слова: рожь, устойчивость к болезням, источники устойчивости, бурая ржавчина, стеблевая ржавчина, наследование устойчивости.

Key words: rye, stability to diseases, sources of stability, brown mildew, stem mildew, inheritance of stability.

Введение. Проблема устойчивости озимой ржи к болезням будет актуальной долгие годы. Это в основном связано с непрерывно идущими у патогенов расообразовательными процессами, приводящими к увеличению в популяциях доли наиболее агрессивных клонов.

Большое значение в селекции на устойчивость имеют особенности климата региона. В нашей зоне с недостаточным количеством осадков и неравномерным их выпадением, проявление и распространение болезней по годам имеет периодический характер. Эпифитотий практически не бывает. Наиболее распространенные болезни: бурая листовая и стеблевая ржавчины, проявляются в основном к концу вегетации культуры и значительного ущерба не приносят. Тем не менее, селекция озимой ржи на устойчивость к этим патогенам ведется с 1975 года, и с обязательным использованием искусственных инфекционных и провокационных фонов.

Изучение генетики устойчивости ржи к стеблевой ржавчине, проведенные рядом исследователей, выявили целый ряд доминантных генов вертикальной устойчивости и показали, что отдельные устойчивые растения могут быть обнаружены во многих, если не во всех сортах культурной ржи [1,2].

В созданном нами селекционном материале и сортах растения варьировали по степени поражения ржавчинами. Теоретически, это варьирование могло быть обусловлено как вертикальной, так и горизонтальной устойчивостью. Поэтому, с целью определения типа устойчивости и возможности длительного использования ее в селекции сортов, проведен гибридологический анализ выявленных устойчивых растений. В нашей зоне на стеблях проявляется и развивается только стеблевая ржавчина, поэтому исследования осуществили на растениях, устойчивых к этой болезни.

Материал и методика. В качестве источника групповой устойчивости мы использовали многолетнюю рожь Державина, полученную А.И. Державиным (1938) от скрещивания *S. cereale* с *S. montanum* (subsp. *curgijanovii*). При скрещивании Державинской 29 с сортами Таловская 12 и Чулпан нами был получен гибрид (Гк–834). Для увеличения концентрации

устойчивых форм в 1982 году Гк–834 высевали весной и отобрали растения с единичными урединиями 1 и 2 типов расоспецифической реакции (К–123). Также на искусственном инфекционном фоне двух болезней, в массиве Гк–834, а впоследствии и в К–123 высевался короткостебельный сорт Таловская 12. От свободного переопыления и трехкратного отбора устойчивых растений, в нем была получена популяция Таловская 12 с.о. (свободное опыление). Державинская 29 у.о. (улучшенная отбором) получена пятикратным отбором высокоустойчивых и непоражающихся растений из сорта Державинская 29 при весеннем посеве неярковизированными семенами.

Наследование устойчивости к стеблевой ржавчине изучали в потомствах от скрещивания отдельных растений из сортообразцов: Державинская 29 (Ставропольский НИИСХ); Державинская 29 улучшенная отбором, К–123, Таловская 12 в.п. (отбор при весеннем посеве), Таловская 29 в.п. (Воронежский НИИСХ им. В.В. Докучаева); Державинская 29, П–5/80Н1, Гк–2953/81 Н1, Гк–75/81 Н1, Гк–2952/81 Н1, Гк–2952/81 Н1 (НИИСХ ЦРНЗ); ВНИИФ–82, ВНИИФ–93, ВНИИФ–115, ВНИИФ–122 (ВНИИ фитопатологии), с сортом-опылителем Саратовская 5, в котором отсутствовали растения устойчивые к стеблевой ржавчине. Этот сорт служил накопителем и индикатором инфекции и высевался через 5 рядков изучаемого материала.

Тип расоспецифической реакции растений на поражение бурой ржавчиной определяли по шкале Майнса и Джексона, стеблевой – по шкале Стэкмена и Левина, степень поражения – по шкале Петерсона [3]. Так как устойчивые растения в основном обладали всеми типами специфической реакции, учитывали ее гетерогенность: Х + (плюс) гетерогенный – разные типы пустул и реакций, но преобладает тип 4 (весьма восприимчивый); Х – (минус) гетерогенный – разные типы пустул и реакций, но преобладает тип 1 (весьма устойчивый) [4, 5].

При изучении наследования степени поражения устойчивых растений, обладающих гетерогенным типом реакции, мы рассматриваем как альтернативный признак степени поражения сорта опылителя в момент его 100 % поражения.

Статистическую обработку результатов исследований проводили по Доспехову [6], объединение выборок – по Урбаху [7], оценку соответствия фактического расщепления теоретически ожидаемому – по критерию χ^2 (Хи квадрат) [8]. При создании инфекционного фона руководствовались методическими указаниями по селекции озимой ржи на устойчивость к грибным болезням [9].

Питомник сравнительного изучения исходного материала высевали кассетной сеялкой поперечного высева, однорядковыми деланками в трехкратной повторности, с дублем в естественных условиях развития патогенов. Длина деланок 1,4 м, междурядье 30 см. Анализируемые растения и их потомства высевали сажалками разрежено 10×30 см. Инокуляцию осуществляли урединноспорами из расчета 20 мг жизнеспособных спор на 1 м². Растения оценивали в момент 100 % поражения сорта-индикатора. В питомнике сравнительного изучения на устойчивость к болезням оценивали по 30 растений каждого варианта. Структуру урожая определяли сноповым анализом вариантов по 12 селектируемым признакам.

В скрещивание брали по 3–5 колосьев с растения. Из каждого сортообразца было взято

по 10 устойчивых растений. Те растения, которые во время оценки поразились на 50 % и более, или имели потомства менее 10 растений, из анализа исключались. В F₁ использовали изоляцию отдельных растений пергаментными изоляторами и опылением их смесью пыльцы с деланки.

Результаты. У вновь созданного селекционного материала, средняя степень поражения растений болезнями была значительно ниже, а масса 1000 семян и масса зерна с колоса достоверно выше, чем у восприимчивого сорта – стандарта Таловская 12 (табл.1). При этом, у более устойчивых образцов: К–123 и Державинская 29 у.о. отмечается снижение продуктивности колоса, по сравнению с их исходными образцами.

1. Эффективность использования сорта Державинская 29 как донора групповой устойчивости к болезням, 1987 г.

Сортообразцы	Степень поражения, %		Масса 1000 семян, г	Масса зерна с колоса, г
	бурой	стеблевой		
Таловская 12 ст.	81±0.7	86±0.6	17.8±0.53	0.68±0.021
Таловская 12 с.о.	39±1.1	19±2.0	31.9±0.97	1.39±0.062
Гк – 834	32±1.5	16±1.6	33.9±0.42	1.48±0.044
К – 123	22±2.9	9±1.5	34.1±0.50	1.33±0.046
Державинская 29	59±7.9	37±4.8	24.3±0.74	1.07±0.123
Державинская 29 у.о.	6±0.3	0.5±0.06	18.5±0.62	0.70±0.071

Групповая устойчивость сортов озимой ржи к бурой листовой и стеблевой ржавчинам, в нашем селекционном материале и сортах, выражается разнородностью или варьированием растений по степени поражения. При двенадцатилетнем изучении, устойчивые образцы Таловская 12 с.о., Гк–834 и К–123 имели в своих популяциях непораженные растения, растения с единичными урединиями 1 и 2 типов распецифической реакции и слабо по-

раженные обеими болезнями растения (табл.2).

Теоретически, это варьирование могло быть обусловлено как вертикальной, так и горизонтальной устойчивостью. Поэтому, с целью определения типа устойчивости и возможности длительного использования ее в селекции сортов, проведен гибридологический анализ выявленных устойчивых растений. Результаты анализа гибридов F₂ приведены в таблице 3.

2. Влияние развития бурой листовой и стеблевой ржавчин на структурную изменчивость степени поражения растений озимой ржи, %

Сортообразцы	Степень поражения, %									Масса, г	
	80–100	60–80	40–60	20–40	10–20	1–10	до 1	0	средняя	1000 семян	зерна с колоса
Таловская 12 ст.	52*	14	18	10	4	2	0	0	69	24.9**	1.20
	59	18	14	6	2	1	0	0	75	36.2	1.86
Таловская 12 с.о.	22	11	15	17	13	10	8	4	43	31.6	1.51
	16	13	14	8	7	12	10	20	42	34.4	1.77
Гк – 834	15	15	14	16	14	11	9	6	38	32.0	1.57
	9	5	8	7	9	17	16	29	20	33.7	1.73
К – 123	6	4	7	10	15	23	19	19	18	31.6	1.47
	3	4	3	3	4	17	24	39	10	33.4	1.74

* – в числителе, растений (%) пораженных бурой ржавчиной, в знаменателе – стеблевой;

** – в числителе, показатели полученные на искусственном инфекционном фоне, в знаменателе – в естественных условиях развития болезней.

3. Оценка различий между фактическими и теоретическими отношениями устойчивых и восприимчивых растений (3:1) у гибридов F₂ от анализируемых гомозигот

Источники анализируемых растений	Соотношение					X ²
	У*	C _y **	У+C _y	В***	(У + C _y):В	
ВНИИФ – 122	14	17	31	13	3:1	0,485
ВНИИФ – 115	23	11	34	10	3:1	0,121
Державинская 29 (Немчиновка)	23	3	26	9	3:1	0,009
Державинская 29 у.о.	44	21	65	20	3:1	0,029
Таловская 12 в.п.	10	18	28	11	3:1	0,214
Таловская 29 в.п.	52	4	56	17	3:1	0,114
К – 123	18	0	18	7	3:1	0,120
Гк – 75/81 hl	66	0	66	19	3:1	0,318
Гк – 2953/81 Н1	18	0	18	5	3:1	0,130
Гк – 2952/81 Н1	67	7	74	24	3:1	0,014
Гк – 2952/81 hl	123	6	129	44	3:1	0,017
П – 5/80 Н1	91	2	93	31	3:1	0,000

*У – устойчивые, **C_y – среднеустойчивые, ***В – восприимчивые (без специфической реакции, со 100 % поражением)

Из-за наличия у устойчивых растений с Х – (минус) гетерогенным типом реакции, урединой 4 типа мы обозначили их как среднеустойчивые (C_y). Так как специфическая реакция защиты у таких растений обусловлена проявлением генов материнских, а не отцовских, мы причислили их в F₂ к устойчивым (У). Отношение устойчивых и среднеустойчивых растений к восприимчивым в изучаемом материале как 3 (У + C_y) : 1. В свидетельствует о том, что устойчивость ко всем клонам популяции стеблевой ржавчины ржи наследуется

доминантно и по принципу моногенности. О чем свидетельствуют значения X², которые значительно меньше допустимого значения при P_{0,95} = 3.841.

Для нас важным было выяснить, как наследуется устойчивость растений с Х – (минус) гетерогенным типом. С этой целью мы проанализировали потомства гибридов F₁ материнских растений от скрещивания с Саратовской 5. В таблице 4 на примере 5-ти потомств показаны особенности в наследовании этой устойчивости.

4. Результаты анализа гибридов F₁ от скрещивания устойчивых растений с восприимчивым сортом Саратовская 5

Анализируемое растение			Соотношение							X ²
происхождение	№	С.п.* %	фактическое				ожидаемое			
			У		C _y		В, шт.	У : C _y	У : В	
			шт.	с.п., %	шт.	с.п., %				
Гк – 2952/81 hl	25	1	104	1–10	0	-	0	-	1:0	-
Гк – 123	13	5	41	1–10	0	-	41	-	1:1	0,000
ВНИИФ–82	4	1	30	1–5	41	10–50	0	1:1	-	1,725
ВНИИФ–93	20	5	41	1–5	30	20–75	13	1:1	-	0,048
Таловская 12 с.о.	11	40	0	-	24	70	45	0:1	-	-

С.п.* – степень поражения

Если обе гомологичные хромосомы материнского растения имеют одинаковое количество генов, определяющих устойчивость, и они находятся в гомозиготном состоянии, то все растения в гибридном потомстве будут точно такими по устойчивости, как анализируемый родитель (единообразие). Гк – 2952/81 hl, растение под № 25. Расщепление 1:1 в группе гибридных потомств F₁ от растений № 13, 14, 15 (пример Гк – 123 № 13) свиде-

тельствует о том, что одна из гомологичных хромосом не имеет в группе сцепления доминантных аллелей генов, определяющих устойчивость. В данном случае анализируемые растения можно считать истинными гетерозиготами.

В том случае, если в одной из хромосом имеется несколько доминантных аллелей генов устойчивости, а в гомологичной их меньше, но все они находятся в гомозиготном

состоянии у материнского растения, то в расщепляющемся гибридном потомстве F_1 , от такого растения возможно появление неродительских фенотипов со степенью поражения большей, чем у исходного родительского растения (ВНИИФ–82, растение № 4). Аналогичная картина наблюдалась в расщепляющихся потомствах от анализируемых растений с номерами: 12, 17, 19, 20, 28, 29 (пример ВНИИФ–93, растение № 20), с той лишь разницей, что во второй гомологичной хромосоме материнского растения аллелей генов устойчивости было еще меньше. В результате степень поражения растений в этой группе (C_y) была близкой к 100 %. Поэтому реакцию сверхчувствительности типов: 0, 1, 2 на некоторых растениях не удалось обнаружить. Заметно более слабое, чем ее гибриды F_1 , поражение болезнью анализируемого растения, говорит о его гетерозиготности по нескольким генам устойчивости, причем часть доминантных аллелей расположена в одной, а часть в другой гомологичной хромосоме (анализируемые растения: 6, 7, 8, 9, 10, 11, 18,

21, 22, 23, 24, 30, 31 – пример Таловская 12 с.о. растение 11). В данном случае у материнского растения наблюдается гетерозис по устойчивости.

Гибридологический анализ показал, что устойчивость к стеблевой ржавчине, взятая от Державинской ржи, наследуется по моногенному доминантному типу. Отмеченные отклонения от стандартных менделевских расщеплений позволяют предполагать, что выявленная устойчивость, возможно, обусловлена не одним, а блоком нескольких сцепленных генов устойчивости, каждый из которых способен обеспечить устойчивость только к определенным клонам популяции гриба, чем, по видимому, и объясняется различная степень поражения растений.

Такое наследование устойчивости у перекрестноопыляющихся культур дает возможность большому спектру рекомбинаций генов устойчивости и сохранению ее на долгие годы и вместе с климатическими условиями региона, является сдерживающим фактором развития эпифитотий (табл. 5).

5. Влияние поражения бурой листовой и стеблевой ржавчинами на признаки продуктивности колоса, 2006–2009 гг. (искусственный инфекционный фон)

Образцы	Ржавчина		Масса 1000 семян, г	Масса зерна с колоса, г
	бурая, %	стеблевая, %		
Саратовская 5 ст.	85	90	22,4	0,99
Таловская 15 ст.	85	78	18,9	0,94
Таловская 33 ст.	37	22	34,0	1,70
К – 123 в.п.	5,4	4,3	36,8	1,77
Таловская 33 сф.*	28	14	32,3	1,48
К – 123 сф.	25	11	31,3	1,43
К– 123 Р-тип стерильности	21	9	33,2	1,38
П – 32 индикатор	90	90	22,7	0,42

* – самофертильные

Выводы. Державинская 29 является надежным донором устойчивости к болезням. Созданные с ее участием селекционный материал и сорта сохраняют устойчивость к бурой листовой и стеблевой ржавчинам на протяжении 30 лет. Перекрестное опыление и гетерогенность устойчивости дают возможность в сортах ржи формировать растения с различной степенью поражения болезнями, что снимает необходимость использования в производстве смеси сортов с специфической и неспецифической устойчивостью [10]. По видимому, основную роль в этой защите играют блоки сцепленных генов устойчивости,

фактически работающие аналогично генам устойчивости в местах сопряженной эволюции ржи и ржавчин.

Литература

1. Королева Л.А. Взаимоотношения между популяциями ржи и возбудителем стеблевой ржавчины – *Puccinia Graminis Pers. f.Sp. Secalis Eriks. et Henn* // Микология и фитопатология, 13, 2, 1979. – С. 129–131.
2. Гончаренко А.А. Генетический анализ устойчивости к стеблевой ржавчине новых форм озимой ржи / А.А. Гончаренко, А.А. Шарахов // Вестник РАСХН. – 1997. – № 3. – С. 27–30.

3. *Гешеле Э.Э.* Основы фитопатологической оценки в селекции растений / Э.Э. Гешеле. – М.: Колос, 1978. – 208 с.
4. *Попкова К.В.* Учение об иммунитете растений / К.В. Попкова. – М.: Колос, 1979. – 279 с.
5. *Кобылянский В.Д.* Рожь. Генетические основы селекции / В.Д. Кобылянский. – М.: Колос, 1982. – 271 с.
6. *Доспехов Б.А.* Методика полевого опыта (с основами статистической обработки результатов исследований) / Б.А. Доспехов. – М.: Агропромиздат, 1985. – 351 с.
7. *Урбах В.Ю.* Биометрические методы (статистическая обработка опытных данных в биологии, с/х и медицине) / В.Ю. Урбах. – М.: Наука, 1964. – 415 с.
8. *Гершензон С.М.* Основы современной генетики / С.М. Гершензон. – Киев: Наук. думка, 1983. – 560 с.
9. *Кобылянский В.Д.* Методические указания по селекции озимой ржи на устойчивость к грибным болезням / В.Д. Кобылянский, Л.А. Королева. – Л., 1977. – 16 с.
10. *Воронкова А.А.* Генетико-иммунологические основы селекции пшениц на устойчивость к ржавчинам / А.А. Воронкова // Научн. тр. ВАСХ-НИЛ, 2297. – М.: Колос, 1980. – 192 с.