

ИЗУЧЕНИЕ НАСЛЕДОВАНИЯ ПРИЗНАКА УСТОЙЧИВОСТИ ЯЧМЕНЯ К СЕТЧАТОЙ ПЯТНИСТОСТИ И СОЗДАНИЕ ИСТОЧНИКОВ УСТОЙЧИВОСТИ С КОМПЛЕКСОМ СЕЛЕКЦИОННО-ЦЕННЫХ ПРИЗНАКОВ

Ю. А. СУЩЕВИЧ

Научно-практический центр Национальной академии наук Беларуси по земледелию,
г. Жодино, Республика Беларусь, e-mail: sushchevichyuliya@mail.ru

(Поступила в редакцию 20.01.2021)

Сетчатая пятнистость ячменя является широко распространенным и высоко вредоносным заболеванием. Болезнь прогрессирует во всех зернофуражных странах мира, в том числе и в Беларуси. Снижение урожайности при сильном развитии болезни могут достигать 50–60 %. Наиболее экономичным и экологически чистым методом борьбы с болезнью является селекционно-генетический. В статье представлены результаты исследований по изучению наследования признака «устойчивость к *Pyrenophora teres*». Установлено, что устойчивость ячменя к сетчатой пятнистости у гибридов первого поколения от скрещивания восприимчивого сорта и источников устойчивости зависела как от ядерных, так и от цитоплазматических факторов. Выявлено сверхдоминирование, полное и неполное доминирование, а также рецессивное проявление признака устойчивости к патогену. Результаты гибридологического анализа показали, что невосприимчивость к сетчатой пятнистости у выделенных источников детерминирована одной – двумя парами генов. Проявление признака устойчивости в некоторых случаях зависело от сложного взаимодействия генов восприимчивого сорта и источника резистентности (доминантный эпистаз, полимерия). Выделенные источники устойчивости передают признак устойчивости преимущественно при использовании их в качестве материнской родительской формы и могут быть использованы в качестве доноров устойчивости к сетчатой пятнистости. Создана и передана в Национальный банк семян генетических ресурсов хозяйственно полезных растений 21 линия ярового ячменя ценная по устойчивости к сетчатой пятнистости: SY3, SY5, SY6, SY7, SY10, SY12, SY14, SY15, SY16, SY18, SY20, SY24, SY27, SY33, SY34, SY37, SY42, SY47, SY50, SY55, SY63. Данные линии рекомендуются для дальнейшего использования в качестве исходного материала как источники устойчивости к сетчатой пятнистости ячменя.

Ключевые слова: ячмень, сетчатая пятнистость, распространенность, источник устойчивости, гибрид, отбор.

*Barley net blotch is a widespread and highly harmful disease. The disease is progressing in all grain-feeding countries of the world, including Belarus. A decrease in yield with a strong development of the disease can reach 50-60%. The most economical and environmentally friendly method of combating the disease is genetic selection. The article presents results of studies on the inheritance of "resistance to *Pyrenophora teres*" trait. It was found that the resistance of barley to net blotch in the first generation hybrids from crossing a susceptible variety and resistance sources depended on both nuclear and cytoplasmic factors. We have established overdominance, complete and incomplete dominance, as well as recessive manifestation of the trait of resistance to the pathogen. The results of hybridological analysis showed that the resistance to net blotch in isolated sources is determined by one or two pairs of genes. The manifestation of resistance trait in some cases depended on the complex interaction of genes of susceptible variety and the source of resistance (dominant epistasis, polymeria). The isolated sources of resistance convey the trait of resistance mainly when used as a maternal parent form and can be used as donors of resistance to net blotch. We have created and transferred to the National Bank of Seeds of Genetic Resources of Economically Useful Plants 21 spring barley lines valuable for their resistance to net blotch: SY3, SY5, SY6, SY7, SY10, SY12, SY14, SY15, SY16, SY18, SY20, SY24, SY27, SY33, SY34, SY37, SY42, SY47, SY50, SY55, SY63. These lines are recommended for further use as starting material as sources of resistance to barley net blotch.*

Key words: barley, net blotch, prevalence, source of resistance, hybrid, selection.

Введение

Сетчатая пятнистость, возбудителем которой является несовершенный гриб-микроспоридий *Pyrenophora teres* (net-форма), считается одним из самых вредоносных заболеваний ярового и озимого ячменя [1]. В эпифитотийные годы потери урожая от поражения сетчатой пятнистостью могут достигать 50–60 % [2, 3, 4]. Ранняя инокуляция ячменя приводит к поражению почти 90 % поверхности листьев и к уменьшению числа зерен в колосе на 1–6 % [5]. Наиболее экономичным и экологически чистым методом борьбы с болезнью является селекционно-генетический. В связи с этим необходим дальнейший поиск устойчивых сортов, линий и форм среди коллекционного и селекционного материала, изучение наследования устойчивости при использовании в гибридизации источников устойчивости с целью определения их донорских свойств и получения нового исходного селекционного материала с ценными хозяйственно-полезными признаками, что и являлось целью нашей работы.

Основная часть

По результатам полевой и лабораторной оценки (бензимидазольный метод исследований) 182 сортообразца ярового ячменя на устойчивость к сетчатой пятнистости были отобраны образцы для проведения гибридизации. Критерием подбора родительских форм являлась устойчивость сортообразцов к сетчатой пятнистости с учетом географической (генетической) удаленности. Для изучения закономерностей наследования признаков устойчивости к сетчатой пятнистости в условиях фитотронно-тепличного комплекса проведена гибридизация по полной диаллельной схеме четырех сортов ярового ячменя, различающихся по восприимчивости: Harrington (восприимчивый), Linus (относительно

устойчивый), Нутанс 3291(устойчивый), Дзівосны (устойчивый). Для получения гибридных растений проводилась кастрация колоса путем разреза наружной цветочной чешуи глазным пинцетом с дальнейшим извлечением через разрез пыльников. Затем колос изолировали при помощи изолятора сделанного из пергаментной бумаги размером 25 X 10 см. Опыление проводили через 2–3 дня *твел-методом*. По каждой комбинации кастрировали не менее 7 колосьев. После созревания зерен под изолятором, колосья срезали с частью стебля, обмолачивали вручную и подсчитывали количество гибридных зерен.

В результате скрещивания было получено 12 гибридных комбинаций.

По результатам оценок средних значений пораженности гибридов F₁ и их родительских форм были рассчитаны коэффициенты фенотипической доминантности по методике Густафсона (табл. 1) [6]:

$$hp = \frac{F-MP}{P-MP}, \quad (1)$$

где: F – значение пораженности у гибрида; MP – среднее значение признака родительских форм (P₁+P₂):2; P – среднее значение устойчивости лучшего родителя; hp – 0–0,5 – частичное или полудоминирование признака; hp – 0,6–0,9 – неполное доминирование; hp – 1,0 – полное доминирование; hp >1 – сверхдоминирование.

Таблица 1. Оценка родительских форм и гибридов F₁ ячменя в реципрокных скрещиваниях

Материнская форма	Поражённость, балл	Отцовская форма	Поражённость, балл	Гибрид F ₁ , поражённость, балл	Коэффициент доминантности
Реципрокные скрещивания устойчивого и восприимчивого сорта					
Harrington♀	3,0	Linus♂	2,2	3,0	-1,0 (полное доминирование восприимчивости)
Linus♀	2,2	Harrington♂	3,0	2,3	0,75 (неполное доминирование устойчивости)
Harrington♀	3,0	Нутанс 3291♂	1,4	2,3	-0,12 (частичное доминирование восприимчивости)
Нутанс 3291♀	1,4	Harrington♂	3,0	1,6	0,75 (неполное доминирование устойчивости)
Harrington♀	3,0	Дзівосны♂	1,5	2,2	0,07 (частичное доминирование устойчивости)
Дзівосны♀	1,5	Harrington♂	3,0	1,6	0,86 (неполное доминирование устойчивости)
Реципрокные скрещивания устойчивого и относительно устойчивого сорта					
Нутанс3291♀	1,4	Linus♂	2,2	1,4	1,0 (полное доминирование устойчивости)
Linus♀	2,2	Нутанс 3291♂	1,4	2,1	-0,75 (неполное доминирование восприимчивости)
Нутанс3291♀	1,4	Дзівосны♂	1,5	1,2	5,0 (сверхдоминирование устойчивости)
Дзівосны♀	1,5	Нутанс 3291♂	1,4	1,3	3,0 (сверхдоминирование устойчивости)
Дзівосны♀	1,5	Linus♂	2,2	1,6	0,71 (неполное доминирование устойчивости)
Linus♀	2,2	Дзівосны♂	1,5	1,7	0,42 (частичное признака устойчивости)

Из приведенной выше таблицы видно, что у гибридных комбинаций *Linus*♀ × *Harrington*♂, *Нутанс 3291*♀ × *Harrington*♂, *Дзівосны*♀ × *Harrington*♂ и *Harrington*♀ × *Дзівосны*♂ отмечено неполное доминирование устойчивости родителя. Гетерозиготы обладают промежуточным фенотипом между родительскими формами. Коэффициенты доминантности растений F₁ варьируют от 0,07 до 0,86. Это означает, что при наследовании устойчивости основную роль играют гены с аддитивными эффектами. В комбинациях *Harrington*♀ × *Linus*♂ и *Harrington*♀ × *Нутанс3291*♂ получено отрицательное значение показателей доминантности, со значениями -1,0 и -0,12. Таким образом, наблюдается ухудшение средних показателей признака по устойчивости к сетчатой пятнистости у гибридов при использовании высоковосприимчивого сорта *Harrington* в качестве материнской формы. При использовании этого сорта в качестве отцовской формы отмечено доминирование устойчивого родителя. В реципрокных гибридных комбинациях *Harrington*♀ × *Дзівосны*♂ и *Дзівосны*♀ × *Harrington*♂, наблюдался положительный результат как в прямых, так и в обратных скрещиваниях.

При скрещивании устойчивых сортов и относительно устойчивых также можно наблюдать эффекты неполного, частичного, полного и сверхдоминирования признака устойчивости. В реципрокных гибридных комбинациях *Нутанс3291*♀ × *Дзівосны*♂, *Дзівосны*♀ × *Нутанс3291*♂ гибриды проявляют эффект сверхдоминирования и обладают высокой устойчивостью к *P. teres*. Коэффициенты доминантности соответственно равны 5 и 3. В гибридной комбинации *Нутанс3291*♀ × *Linus*♂ к возбудителю

сетчатой пятнистости листьев проявился доминантный эффект, отсутствует цитоплазматическое наследование, что указывает на то, что болезнь контролируется в основном доминантными ядерными генами. Коэффициент доминантности равен 1. В реципрокных гибридных комбинациях *Дзівосны*♀ × *Linus*♂, *Linus*♀ × *Дзівосны*♂ отмечено неполное доминирование устойчивости родителя, т.е. доминантность не проявляется в полной мере. Гетерозиготы обладают промежуточным фенотипом между родительскими формами. В комбинации *Linus*♀ × *Нутанс3291*♂ получено отрицательное значение показателей доминантности, со значением -0,75. Таким образом, наблюдается ухудшение средних показателей устойчивости к сетчатой пятнистости у гибридов.

Для установления количества генов, контролирующей устойчивость у изучаемых гибридных комбинаций к *P. teres* был проведен гибридологический анализ растений F₂ (табл. 2).

Таблица 2. Расщепление по устойчивости растений ячменя к *Pyrenophora teres* в гибридных комбинациях F₂

Комбинация скрещивания	Соотношение фенотипов R:S		χ ²
	теоретически ожидаемое	фактическое	
Harrington × Linus	3:1 (376:126)	364:138	1,524
Harrington × Нутанс3291	3:1 (376:126)	382:120	0,382
Harrington × Дзівосны	3:1 (414:138)	393:159	4,261
Linus × Harrington	3:1 (369:123)	360:132	0,877
Нутанс3291 × Harrington	3:1 (384:128)	392:120	0,667
Дзівосны × Harrington	3:1 (408:136)	388:156	3,921

Примечание: R – устойчивые, S – восприимчивые.

$$\chi^2_{0,05}=3,84$$

Для оценки фактического расщепления теоретически ожидаемому использовали критерий χ², который вычислялся по формуле:

$$\chi^2 = \frac{(f-F)^2}{F}, \quad (2)$$

где: f – фактические данные; F – теоретически ожидаемые.

Поскольку рассчитанное значение χ² по следующим комбинациям опыта (*Harrington* × *Linus*; *Harrington* × *Нутанс3291*; *Linus* × *Harrington*; *Нутанс3291* × *Harrington*) не превышает χ²_{0,05}=3,84 можно говорить о том, что полученное расщепление подчиняется второму закону Менделя (расщепление 3:1), а наблюдаемые небольшие отклонения связаны со случайными причинами и не являются закономерностью. Следовательно, нулевая гипотеза в этом случае не отвергается. Значение χ² показывает на достоверность гипотезы о моногенном типе наследования.

В реципрокных гибридных комбинациях *Harrington* × *Дзівосны* и *Дзівосны* × *Harrington* значение χ² показывает на недостоверность гипотезы о моногенном типе наследования. Для этих гибридов была взята дигенная модель наследования устойчивости растений к сетчатой пятнистости листьев (табл. 3).

Таблица 3. Расщепление растений ячменя по устойчивости к *Pyrenophora teres* в реципрокных скрещиваниях F₂ *Harrington* × *Дзівосны* и *Дзівосны* × *Harrington*

Частота встречаемости	Частота встречаемости растений в классе, шт.	Соотношение фенотипов R:S		χ ²
		теоретически ожидаемое	фактическое	
Гибридная комбинация F ₂ <i>Harrington</i> × <i>Дзівосны</i>				
9	устойчивые	310	283	2,351
3	относительно устойчивые	104	110	0,346
3	восприимчивые	104	116	1,384
1	высоковосприимчивые	34	43	2,382
Всего растений		552	552	6,463
Гибридная комбинация F ₂ <i>Дзівосны</i> × <i>Harrington</i>				
9	устойчивые	306	276	2,941
3	относительно устойчивые	102	112	0,980
3	восприимчивые	102	115	1,656
1	высоковосприимчивые	34	41	1,441
Всего растений		544	544	7,018

Примечание: R – устойчивые, S – восприимчивые.

$$\chi^2_{0,05}=7,81; \chi_{\text{фак}} < \chi^2_{0,05}$$

Закономерность наследования устойчивости к *Pyrenophora teres* в гибридах близка. В гибридной комбинации *Harrington* × *Дзівосны* устойчивых растений было сформировано 283, что составляет 51,3%, а в реципрокном скрещивании – резистентных форм оказалось 276 или 50,7 %. Такого количества устойчивых растений вполне достаточно, чтобы формировать гомозиготные линии для исходного материала.

Гибридологический анализ растений гибридной комбинации *Harrington* × *Дзівосны* и *Дзівосны* × *Harrington* показал высокую вероятность гипотезы о дигенном наследовании устойчивости. Устойчивые растения мы рекомендуем отбирать для создания исходного материала при селекции резистентных сортов ярового ячменя к сетчатой пятнистости листьев.

Если несколько генов определяют один признак организма, то они взаимодействуют друг с другом. При этом в потомстве может наблюдаться необычное расщепление по фенотипу в F_2 представляющие видоизменение общей менделевской формулы 9:3:3:1.

В гибридных комбинациях *Linus* × *Нутанс3291*, *Linus* × *Дзівосны*, *Нутанс3291* × *Linus*, *Нутанс3291* × *Дзівосны* наблюдается доминантный эпистаз, расщепление по фенотипу 12:3:1 [(9+3): 3:1]. В данном случае происходит подавление одним доминантным геном действия другого гена. В гибридной комбинации *Дзівосны* × *Linus* также наблюдается доминантный эпистаз 13:3 [(9+3+1): 3], где (9+3+1) устойчивые растения и 3 восприимчивых растения. Таким образом, подавление гена восприимчивости доминантной же аллелью другого гена (ингибитора) обуславливает расщепление 13:3.

В гибридной комбинации *Дзівосны* × *Нутанс3291* наблюдается полимерия (расщепление 15:1). Что свидетельствует о взаимодействии неаллельных множественных генов, одновременно влияющих на развитие устойчивости, а степень ее проявления зависит от количества генов.

Для проведения биометрического анализа, оценки устойчивости и продуктивности было отобрано 4926 растения из 12-ти гибридных комбинаций F_2 , в пределах каждого гибрида от 299 до 552 растений. В период вегетации были отмечены растения, обладающие высокой устойчивостью к сетчатой пятнистости и непораженные мучнистой росой и другими пятнистостями, всего выделено 2438 растений (от 120 до 283 в разрезе гибридных комбинаций F_2). Среднеустойчивые, восприимчивые и высоко восприимчивые растения выбракованы. После уборки была проведена браковка выделенных растений по следующим параметрам: выравненность растений, высота не более 90 см, количество продуктивных стеблей – не менее 3.

В результате проведенной работы были отобраны 68 растений, от 4 до 7 из каждой комбинации F_2 , которые сочетали высокую устойчивость к сетчатой пятнистости и хозяйственно полезные признаки. Эффективность отбора составила, в среднем, 2,9 % (1,8–3,7 % в зависимости от комбинации скрещивания).

Полученные высокоустойчивые растения были высеяны в поле на инфекционном фоне (линии F_3). В фазу начала кущения было проведено искусственное заражение линий с дальнейшей оценкой их на устойчивость к сетчатой пятнистости и соответственно браковка растений в пределах каждой линии по устойчивости.

В результате проведенной работы была выделена 21 линия ярового ячменя высокоустойчивая к *P. teres*: SY3, SY5, SY6, SY7, SY10, SY12, SY14, SY15, SY16, SY18, SY20, SY24, SY27, SY33, SY34, SY37, SY42, SY47, SY50, SY55, SY63. Данные линии переданы в Национальный банк семян генетических ресурсов хозяйственно-полезных растений и рекомендуются для дальнейшего использования в качестве исходного материала как источники устойчивости к сетчатой пятнистости ячменя.

Заключение

1. Изучено наследование признака устойчивости к сетчатой пятнистости 12 гибридных комбинаций сортов ярового ячменя при использовании 3 сортов источников устойчивости в качестве родительских форм *Linus*, *Нутанс3291*, *Дзівосны* и одного восприимчивого сорта *Harrington*.

2. Установлено, что в первом поколении F_1 эффект доминирования зависел от компонентов скрещивания. В реципрокных гибридных комбинациях *Нутанс3291* ♀ × *Дзівосны* ♂, *Дзівосны* ♀ × *Нутанс3291* ♂ гибриды проявляют эффект сверхдоминирования и обладают высокой устойчивостью к *P. teres*. Коэффициенты доминантности соответственно равны 5,0 и 3,0. В гибридной комбинации *Нутанс3291* ♀ × *Linus* ♂ к возбудителю сетчатой пятнистости листьев проявился доминантный эффект, коэффициент доминантности равен 1. В гибридных комбинациях *Linus* ♀ × *Harrington* ♂, *Нутанс3291* ♀ × *Harrington* ♂, *Дзівосны* ♀ × *Harrington* ♂, *Harrington* ♀ × *Дзівосны* ♂, *Дзівосны* ♀ × *Linus* ♂, *Linus* ♀ × *Дзівосны* ♂ проявилось неполное или частичное доминирование устойчивости (коэффициенты доминантности равны 0,07–0,86). В комбинациях *Harrington* ♀ × *Linus* ♂, *Linus* ♀ × *Нутанс3291*, *Harrington* ♀ × *Нутанс3291* ♂ получено отрицательное значение показателей доминантности, со значениями -1,0, -0,75 и -0,12.

3. Гибридологический анализ растений в F_2 выявил моногенное, дигенное, а также полигенное наследование признака устойчивости. Статистические значения гибридов F_2 позволили отобрать

68 высокопродуктивных линий ярового ячменя с устойчивостью к *Pyrenophora teres*. Эффективность отбора из выборки 2438 растений составила 2,9 %.

4. Выделенные источники устойчивости передают признак устойчивости преимущественно при использовании их в качестве материнской родительской формы и могут быть использованы в качестве доноров устойчивости к сетчатой пятнистости.

5. Отобрана и передана в Национальный банк семян генетических ресурсов хозяйственно-полезных растений 21 линия ярового ячменя ценная по устойчивости к сетчатой пятнистости и хозяйственно-полезным признакам: SY3, SY5, SY6, SY7, SY10, SY12, SY14, SY15, SY16, SY18, SY20, SY24, SY27, SY33, SY34, SY37, SY42, SY47, SY50, SY55, SY63.

ЛИТЕРАТУРА

1. Хохряков, М. К. Политематический определитель возбудителей гельминтоспориозов злаков / М. К. Хохряков, А. А. Бенкен. – Л.: [б. и.], 1969. – 18 с.

2. Хасанов, Б. А. Определитель грибов – возбудителей «гельминтоспориозов» растений из родов *Bipolaris*, *Drechlera* и *Exserohilum* / Б. А. Хасанов. – Ташкент: Фан, 1992. – 244 с.

3. Steffenson, B. J. Pathotype diversity of *Pyrenophora teres* f. *teres* on barley / B. J. Steffenson, R. K. Webster // *Phytopathology*. – 1992. – Vol. 82, № 2. – P. 170–177.

4. Jayasena, K. W. Yield reduction in barley in relation to spot-type net blotch / K. W. Jayasena // *Australasian Plant Pathology*. – 2007. – Vol. 36, № 5. – P. 429–433.

5. Войтова, Л. Р. Сетчатая пятнистость ячменя / Л.Р. Войтова // *Защита растений*. – 1971. – №11. – С. 44–45.

6. К методике проведения гибридологического анализа гибридов зерновых культур / В. А. Дзюба [и др.] // *Зерновое хозяйство России*. – 2012. – № 3. – С. 8–13.