

МЕЛІОРАЦІЯ, ЗЕМЛЕРОБСТВО, РОСЛИННИЦТВО

УДК 631.52:633.11:631.6(477.7)

DOI <https://doi.org/10.32848/agrar.innov.2020.2.1>

УСПАДКУВАННЯ СТІЙКОСТІ ДО ФІТОПАТОГЕНІВ ГІБРИДАМИ ПШЕНИЦІ М'ЯКОЇ ОЗИМОЇ В УМОВАХ ЗРОШЕННЯ ПІВДНЯ УКРАЇНИ

БАЗАЛІЙ Г.Г. – кандидат сільськогосподарських наук

<https://orcid.org/0000-0003-2842-0835>

Інститут зрошувального землеробства Національної академії аграрних наук України

УСИК Л.О. – кандидат сільськогосподарських наук

<https://orcid.org/0000-0002-9710-0758>

Інститут зрошувального землеробства Національної академії аграрних наук України

ЖУПИНА А.Ю. – аспірант

<https://orcid.org/0000-0002-3630-7579>

Інститут зрошувального землеробства Національної академії аграрних наук України

ЛАВРИНЕНКО Ю.О. – доктор сільськогосподарських наук

<https://orcid.org/0000-0001-9442-8793>

Інститут зрошувального землеробства Національної академії аграрних наук України

Постановка проблеми. Серед поширених і шкодочинних хвороб на півдні України найбільш значимими є борошниста роса, бура іржа, септоріоз. В окремі епіфітотійні роки уражені ними посіви знижують урожайність на 25–30 % і більше. Бура іржа уражує рослини переважно в період зерноутворення, а борошниста роса – протягом усього вегетаційного періоду. Вивчення особливостей успадкування стійкості рослин пшениці до названих (та інших) захворювань є перманентною задачею селекції, тому кожний рік селекціонер поповнює перелік гібридних комбінацій, які використовуються як вихідний матеріал для доборів, а інформація про ступінь стійкості їх до хвороб слугує не тільки для вирішення поточних задач, але й для прогнозування ефективності селекції у наступні далекосяжні роки [1–3].

Особливо цінною є інформація про донорські властивості окремих сортів, які одноразово, постійно або багаторазово використовуються як батьківські форми гібридів, а також про структуру наявних гібридних популяцій за стійкістю-сприйнятливістю до різних хвороб, у тому числі до борошнистої роси і бурої іржі, що дозволить підвищити ефективність створення резистентних сортів озимої м'якої пшениці [4–6].

Актуальність досліджень. Дослідження особливостей успадкування стійкості до фітопатогенів є теоретичною основою доборів компонентів гібридизації для створення вихідного матеріалу для селекції пшениці [7; 8]. Такі дослідження актуальні в аспекті подальшого розвитку генетики пшениці і мають велике практичне значення в контексті підвищення ефективності селекції на поєднання в одному фенотипі стійкості до хвороб та інших бажаних ознак. Останніми роками цей напрям селекції пшениці м'якої озимої вивчено не досить, що й зумовило актуальність проведення роботи на відповідну тему.

Метою статті було виявлення характеру прояву генетичного контролю та особливостей успадкування стійкості до борошнистої роси, бурої іржі, септоріозу в гібридів пшениці м'якої озимої з метою створення резистентного матеріалу для селекції сортів інтенсивного типу.

Матеріали та методика досліджень. Вивчалися гібриди F_1 , F_2 , F_3 . Схема розташування ділянок: материнська форма – гібридна популяція – батьківська форма. Сівба насіння гібридів F_1 – ручна, площа ділянок 1,5–5,0 м² (залежно від наявності насіння). Сівба насіння F_2 – машинна, площа ділянок 5 м². Попередник – пар; перед сівбою пшениці проведений вологозарядковий полив нормою 600 м³/га; у період кущення пшениці проведено підживлення аміачною селітрою – 1,0 ц/га; у період трубкування та колосіння проводились вегетаційні поливи нормою 500 м³/га. Умови вирощування загальноприйняті для пшениці м'якої озимої у південному регіоні України в умовах зрошення на природному інфекційному фоні. Штучний інфекційний фон створювався при зараженні рослин у фазу виходу в трубку-колосіння нанесенням спор популяції найбільш поширених рас патогену в спеціальному інфекційному розсаднику. Перша оцінка (візуально) проводилася на 10-й день після зараження, наступні дві – через 7–10 діб. Ступінь ураження рослин борошнистою росою і бурою іржею оцінювалася за шкалами: Кобба, Лоегерінга, Майнса-Дітца, Саарі-Прескота. Лабораторні дослідження проводили за загальноприйнятими методиками [9–11].

Результати досліджень. У процесі селекційно-генетичних досліджень протягом 2016–2019 років вивчено понад 350 гібридних популяцій з різними генетичними системами стійкості до бурої іржі, борошнистої роси та септоріозу. До гібридизації залучалися сорти не

тільки з домінантною стійкістю, але й з напівдомінантною, що дало можливість створити генетичне середовище для широкого формоутворення.

За використання як батьківських компонентів сортозразків західноєвропейського еко типу та сортів селекції Інституту зрошеного землеробства було встановлено, що спадкування ознаки стійкість-сприйнятливості до ураження борошністою росю в більшості гібридів F₂ було на проміжному рівні щодо обох батьків. Зразки ХКЗ / 1130/17, 1128/17 / Овідій, 1130/17 / Овідій, 1131/17 / Овідій, 1132/17 / Овідій, 1133/17 / Овідій, 1134/17 / Овідій виявилися більш прийнятливими до борошністої роси, ніж обидва батьки (табл. 1).

У гібридів F₃ більшість комбінацій є помірно стійкими до ураження борошністою росю. У зразка Л 15/2125 / 1126/17 домінування стійкості, яке було характерне у першому поколінні, зберігається і в третьому поколінні, а такі зразки як 1128/17 / Овідій, 1134/17 / Овідій, ХКЗ / 1130/17 проявляють наддомінування за ознакою прийнятливості до борошністої роси.

За ознакою стійкість-сприйнятливості до ураження септоріозом в F₂ зразки 1126/17 / Овідій, 1130/17 / Овідій, 1131/17 / Овідій, 1134/17 / Овідій, Херсонська безоста / 1126/17, ХКЗ / 1130/17, Л 15/2125 / 1130/17 виявились більш прийнятливими до хвороби ніж обидва батьки. Зразки 1126/17 / Херсонська безоста та 1128/17 / Овідій мали стійкість вищу за обох батьків. У гібридів F₃ більшість комбінацій є помірно стійкими до ураження септоріозом, а такі зразки як 1126/17 / Овідій, 1133/17 / Овідій,

ХКЗ / 1126/17, Херсонська безоста / 1126/17 проявляють наддомінування за цією ознакою (табл. 2).

У результаті досліджень було встановлено, що в умовах зрошення на штучному інфекційному фоні стійкість до бурої іржі і борошністої роси може успадковуватись як домінантна, напівдомінантна і рецесивна ознака залежно від генетичного контролю її у вихідних батьківських форм. Водночас встановлено, що в гібридів від схрещування одного і того ж сорту-тестера (Дріада 1, Херсонська 99, Херсонська безоста) з різними за стійкістю сортами характер ураження хворобами може бути різним (табл. 3).

У більшості досліджуваних комбінацій при схрещуванні з толерантним сортом Дріада 1 олігогенна стійкість до борошністої роси і бурої іржі більшою мірою контролювалася домінантними генами, або блоком домінантних алелей. Це характерно для гібридів Василина / Дріада 1, Донской маяк / Дріада 1, Донской сюрприз / Дріада 1, Донская 93 / Дріада 1 та інші. Але у деяких гібридних популяціях (Фора / Дріада 1, Ніконія / Дріада 1, Херсонська 99 / Дріада 1, Луганчанка / Дріада 1, Юна / Дріада 1) спостерігався рецесивний контроль стійкості, що, очевидно, пов'язано з модифікуючими чинниками генотипового та зовнішнього середовища.

За штучного зараження патогенами відмічено як просте успадкування, яке укладалося в прості менделевські схеми, так і полігенне розщеплення. Водночас спостерігався значний прояв комплементарної і епістатичної взаємодії генів стійкості. Привертають увагу ком-

Таблиця 1 – Успадкування ознаки стійкість-сприйнятливості до ураження борошністою росю гібридів пшениці озимої (2016–2019 рр.)

Гібридна комбінація ♀ / ♂	Інтенсивність ураження у %								
	F ₁			F ₂			F ₃		
	♀	F ₁	♂	♀	F ₂	♂	♀	F ₃	♂
1126/17 / Овідій	10	15	15	31	27	9	15	20	15
1128/17 / Овідій	15	15	15	21	26	9	15	20	15
1130/17 / Овідій	10	10	15	12	24	9	20	20	15
1131/17 / Овідій	10	15	15	23	31	9	30	20	15
1132/17 / Овідій	10	10	15	11	30	9	20	30	15
1133/17 / Овідій	15	10	15	25	27	9	20	15	15
1134/17 / Овідій	10	15	15	14	21	9	20	30	15
1126/17 / Херсонська без.	10	20	30	17	24	24	20	20	20
ХКЗ / 1125/17	10	15	10	31	26	17	30	30	30
ХКЗ / 1126/17	20	20	20	29	22	11	30	15	15
(Brigadier / Кірія) x 1126/17	20	15	20	29	25	11	10	15	15
Херсонська безоста / 1126/17	20	10	20	26	26	11	20	20	15
Кошова / 1126/17	15	15	20	33	12	11	20	20	15
ХКЗ / 1130/17	20	15	15	21	22	7	15	20	15
Л 15/2125 / 1130/17	20	10	15	27	22	7	20	15	15
1129/17 / Леда	20	15	15	8	11	15	20	30	40
Л 15/2125 / 1126/17	20	15	20	37	26	15	40	20	30
1128/17 / Овідій	15	20	20	22	21	18	20	30	20

Таблиця 2 – Успадкування ознаки стійкість-сприйнятливість до ураження септоріозом гібридів пшениці озимої (2016–2019 рр.)

Гібридна комбінація ♀ / ♂	Інтенсивність ураження у %								
	F ₁			F ₂			F ₃		
	♀	F ₁	♂	♀	F ₂	♂	♀	F ₃	♂
1126/17 х Овідій	15	20	30	21	23	19	20	15	20
1128/17 х Овідій	20	15	30	24	23	19	15	15	20
1130/17 х Овідій	15	20	30	16	23	19	15	20	20
1131/17 х Овідій	15	15	30	20	24	19	15	20	20
1132/17 х Овідій	20	15	30	20	20	19	30	30	20
1133/17 х Овідій	15	15	30	24	24	19	20	15	20
1134/17 х Овідій	20	15	30	11	21	19	15	20	20
1126/17 х Херсонська безоста	20	20	15	22	18	22	15	15	20
ХКЗ х 1125/17	15	15	20	27	22	20	20	20	30
ХКЗ х 1126/17	20	15	20	26	21	12	20	15	20
(Brigadier х Кірія) х 1126/17	15	20	20	25	22	12	15	15	20
Херсонська безоста х 1126/17	15	20	20	22	25	12	15	10	20
Кошова х 1126/17	20	15	20	28	15	12	15	20	20
ХКЗ х 1130/17	30	20	20	20	21	12	20	20	20
Л 15/2125 х 1130/17	20	30	20	15	16	12	15	15	20
1129/17 х Леда	15	20	15	8	9	18	15	20	20
Л 15/2125 х 1126/17	20	15	20	23	17	10	20	20	20
1128/17 х Овідій	15	15	30	17	13	14	40	30	20

Таблиця 3 – Характер успадкування стійкості до борошнистої роси та бурої іржі гібридами F₂ пшениці м'якої озимої (інтенсивність ураження в %)

№ п/п	Походження ♀ / ♂	Борошниста роса			Бура іржа		
		\bar{x}	R:S	$\chi^2_{0.05}$	\bar{x}	R:S	$\chi^2_{0.05}$
1	2	3	4	5	6	7	8
1	Василина / Дріада 1	15,8	3:1	3,200	15,2	3:1	0,480
2	Донской маяк / Дріада 1	14,7	3:1	0,000	15,5	15:1	0,596
3	Донской сюрприз / Дріада 1	14,2	3:1	0,053	15,5	3:1	0,000
4	Донская 93 / Дріада 1	14,3	3:1	0,000	14,3	13:3	0,260
5	Фора / Дріада 1	29,2	1:3	1,920	14,4	13:3	0,260
6	Ніконія / Дріада 1	17,5	1:3	0,533	15,8	3:1	0,133
7	Українка 5 / Дріада 1	16,7	9:7	1,014	20,7	9:7	0,000
8	Победа / Дріада 1	17,6	9:7	1,989	23,8	7:9	1,461
9	Саратниця / Дріада 1	17,8	9:7	0,162	8,9	15:1	1,596
10	Вікторія одеська / Дріада 1	24,2	7:9	0,366	17,1	9:7	0,366
11	Одеська 132 / Дріада 1	14,2	13:3	0,260	20,0	9:7	0,366
12	Ніконія / Дріада 1	11,7	15:1	0,178	11,0	13:3	0,585
13	Одеська 265 / Херсонська 99	13,1	15:1	0,360	10,4	15:1	0,000
14	Станична / Херсонська 99	17,0	9:7	0,000	11,5	15:1	0,000
15	Победа 50 / Херсонська 99	18,5	9:7	0,409	11,3	15:1	0,360
16	Кірія / Херсонська 99	18,2	9:7	1,989	18,4	9:7	1,014
17	Красуня одеська / Херсонська 99	22,8	7:9	0,650	30,8	3:13	0,065
18	Дея / Херсонська 99	35,4	3:13	0,625	15,6	3:1	0,000
19	Ареал / Херсонська 99	10,4	15:1	1,596	11,1	15:1	0,710
20	Донской сюрприз / Херсонська бз.	15,0	3:1	1,920	12,5	15:1	3,433

Продовження таблиці 3

21	Кірія/ Херсонська бз.	17,2	3:1	3,320	12,0	15:1	3,383
22	Сирена одеська / Херсонська безоста	30,2	1:3	3,413	17,2	9:7	2,598
23	Донщина / Херсонська безоста	16,9	9:7	0,162	7,2	15:1	0,000
24	Донская 93 / Херсонська безоста	18,2	9:7	1,014	9,4	15:1	0,710
25	Донской маяк / Херсонська безоста	13,1	13:3	0,065	8,5	15:1	0,596
26	Крошка / Херсонська безоста	33,3	3:13	0,000	7,4	R	0,000
27	Донская 93 / Херсонська безоста	11,9	15:1	3,383	9,4	15:1	2,837
28	Фора / Херсонська безоста	32,9	1:15	3,433	15,1	3:1	0,213
29	Ніка Кубані / Херсонська безоста	42,8	1:15	0,000	8,9	15:1	0,710

Примітка: R – стійкі, S – нестійкі. Теоретичне значення $\chi_{05}^2=3,9$

бінації: Саратниця / Дріада 1, Одеська 265 / Дріада 1, Зарниця / Дріада 1, Победа / Херсонська 99, Ареал / Херсонська 99, Донщина / Херсонська 99, Донская 93 / Херсонська безоста, які виділялися високою стійкістю до бурої іржі. Резистентність детермінувалася комплементарно діючими (9:7) або адитивними домінантними генами (15:1). У гібридних комбінаціях Українка 5 / Дріада 1, X. 01-366 / Дріада 1, Станична / Херсонська 99, Одеська 132 / Дріада 1, Кірія / Херсонська 99, Донская 93 / Херсонська безоста теж спостерігалось дигенне розщеплення з комплементарною взаємодією генів високої стійкості (9:7); ймовірно, що комплементарія великих і малих генів цих компонентів схрещування створюють в даних популяціях нові ефективні блоки генів стійкості.

Епістатична взаємодія генів стійкості до бурої іржі (13:3) характерна для комбінацій, створених з участю форм і сортів 01-579, Херсонська безоста, X. 00-667, Донская 93, Фора, Ерітроспермум 2393-90, Ніконія.

Залучення в гібридизацію нестійкого сорту Красуня одеська в деяких випадках зумовило домінування підвищеного ураження рослин бурюю іржею (3:13), що відповідає наявності гіпостатичного епістазу, а у ряду комбінацій виявлено повне домінування нестійких адитивних генів (1:15).

Гібридні популяції, створені з участю тестера Дріада 1, Василина, Донской маяк, Донской сюрприз, Донская 93 мали моногенно-домінантний характер успадковування стійкості до борошністої роси. Цей тип взаємодії генів у цілому характерний для більшості простих гібридних комбінацій.

Для практичної селекції більш цінними є комбінації з домінантним моно- та олігогенним контролем стійкості до патогенів. У процесі розщеплення гібридів у них з'являється значна частка стійких форм, і на такому фоні більш висока ймовірність ідентифікації рослин, які характеризуються не тільки стійкістю до хвороб, але й поєднують у своєму фенотипі інші корисні ознаки і властивості. У подальшій селекційній роботі їх можна зафіксувати цілеспрямованими доборами.

У гібридних комбінаціях Херсонська 99 / Херсонська 98-212, Херсонська 01-21 / Дріада 1, Господиня / Херсонська безоста, Василина / Херсонська 99, Істок / Херсонська безоста та інших (2008 рік) спостерігалось дигенне розщеплення з комплементарною взаємодією генів високої стійкості (9:7; $\chi_{05}^2=0,082-0,739$). Ймовірно, що комплементарія великих і малих генів цих компонентів схрещування створюють в популяціях нові ефек-

тивні блоки генів резистентності до бурої іржі (13:3; $\chi_{05}^2=0,135-1,220$). Це характерно для комбінацій, створених з участю сортів: Херсонська 99, Кохана, Зразкова, Астет, Сирена одеська, Перлина лісостепу, Муза та інші.

Включення в гібридизацію нестійких до бурої іржі сортів (інтенсивність ураження 40–60 % – S) – 02-323, Повага, Любава одеська, Харус, ВЕІ JN.G-411, ЗН 93.51736 зумовило в більшості випадків домінування сприйнятливості рослин (13:3; $\chi^2=0,135-1,220$), що відповідає наявності гіпостатичного епістазу, і в деяких випадках призвело до повного домінування «нестійких» адитивних генів (1:15).

При зворотних схрещуваннях позитивний ефект реципрокної різниці спостерігався лише в тому випадку, коли донором високої стійкості була материнська форма. У деяких комбінаціях при цьому вищеплювались стійкі гомозиготні біотици з типом реакції 0-5 (R). Можна припустити, що гени цих джерел (Херсонська безоста, Кохана, Ніконія, Овідій, X. 05-155) більш ефективні при взаємодії з цитоплазмою материнської форми.

По відношенню до іншого шкодочинного патогену – збудника борошністої роси також виявлено різний генетичний контроль стійкості. Так, гібридні комбінації, створені з участю сортів Херсонська 99, Господиня, Зміна, Любава одеська, Росинка, Мирополь, Кохана носили моногенний характер успадковування, а з сортами Порада, Ніконія, X. 05-155, Овідій, Косовиця, Сирена, Фора – комплементарний тип успадковування. Цей тип взаємодії генів у цілому був характерний для більшості простих гібридних популяцій. Особливу селекційну цінність мають комбінації: Кохана / Господиня, Землячка / Херсонська 99, Муза / Херсонська 99, Білоцерківська інтенсивна / Херсонська 99, Астет / Херсонська 99, в яких стійкість до борошністої роси характеризувалась адитивним характером успадковування (15:1; $\chi^2=0,235-2,269$).

Встановлено, що у гібридних популяціях з домінуванням польової стійкості до патогенів (бура іржа, борошніста роса) добір позитивних константних варіантів в F_2 практично неможливий, тому що нащадки з високою стійкістю значною мірою гетерозиготні і виділення гомозиготних, стійких біотипів можливе у більш старших поколіннях (в F_3-F_4).

У схрещуваннях з участю сортів з домінантним і напівдомінантним контролем стійкості до бурої іржі в розщеплюваних поколіннях спостерігалось виділення біотипів з високою стійкістю, генетичною основою яких

була кумулятивна і комплементарна взаємодія відповідних олігогенів із малими генами резистентності.

У таблиці 4 подано узагальнені результати оцінок за стійкістю – сприйнятливістю до борошнистої роси і бурої іржі гібридних популяцій, які вивчалися. Найбільш цінними виявилися комбінації з домінантним генетичним контролем стійкості (R:S = 3:1; 9:7; 15:1; 13:3). Частка таких комбінацій у загальній кількості складала: по борошнистій росі в 2008 р. – 66,7 %, у 2009 р. – 54,9, по бурій іржі відповідно 67,2 і 83,9 %. Це найбільш перспективні популяції, що слугували вихідним матеріалом для селекції на поєднання в одному фенотипі високої продуктивності та стійкості до борошнистої роси і бурої іржі. В числі комбінацій з рецесивним генетичним контролем стійкості до збудників названих хвороб більш перспективними є варіанти з комплементарною взаємодією рецесивних генів (7:9), де частка стійких форм сягає 40–45 %, і добір на поєднання стійкості, продуктивності та інших бажаних ознак у даному варіанті вихідного матеріалу може забезпечити значний позитивний результат.

Даними досліджень 2019 р. встановлено, що фенотипова домінантність за стійкістю до борошнистої роси детермінована різною дією і взаємодією генів, а саме: моногенним контролем – R:S=3:1 (Херсонська 99 / Херсонська безоста, Писанка / Херсонська 99, Господиня / Х. 98-347, Х. 00-528 / Х. 05-792, Селянка / Х. 01-367 та інші); комплементарною взаємодією двох домінантних генів – R:S=9:7 (Херсонська 99 / Писанка, Х. 00-528 / Балківська, Богатирська / Х. 00-528, Х. 06-452 / Х. 01-367); адитивною дією двох домінантних генів – R:S=15:1 (Херсонська 99 / Кохана, Писанка / Х. 98-347, Х. 01-367 / Куяльник, Х. 06-456 / Х. 01-367, Бул 6687.12 / Х. 01-367, Delabrad / Х. 01-367, Svilena / Х. 01-367, ХК-2 / ХК-1, Х. 00-528 / Господиня); епістатичною взаємодією двох домінантних генів – R:S=13:3 (Землячка одеська / Х. 98-347, Еритроспермум 1936 / Х. 01-367, MV Palotas / Х. 01-367 та інші).

У перерахованих гібридних популяціях середні значення ураження борошнистою росю коливалися у межах 8,1–28,5 %, а частка високо- і середньостійких рослин дорівнювала 56–94 %. Водночас у деяких популяціях (Ніконія / Херсонська 99, Астет / Х. 01-367, Причорноморська / Х. 01-367, Карена / Овідій, Батько / Х. 05-612, Василина / Писанка) всі рослини віднесені до категорії високостійких (тип R), а частина із них зовсім не уражувалася патогеном, тобто була імунною.

Отримані дані свідчать, що у значної частини (33,3 і 45,1 %) гібридних популяцій стійкість до борошнистої детермінована рецесивними аелями із співвідношенням R:S 1:3, 7:9, 1:15 і 3:13. Тобто кількість стійких і середньостійких рослин за такого генетичного контролю залежно від схеми розщеплення знаходилася у межах 6–43 %. Найбільша частка за комплементарною взаємодією генів (R:S=7:9), найменша – за адитивною дією двох рецесивних генів (R:S=1:15).

За стійкістю до бурої іржі структура гібридних популяцій була іншою у порівнянні з характером розщеплення за резистентністю до борошнистої роси: 11,6 % популяцій зовсім не уражувалося патогеном. Крім того, у 69,6 % гібридів стійкість детермінована адитивною дією 2-х домінантних генів. У числі високостійких комбінацій Херсонська 99 / Писанка, Херсонська 99 / Херсонська безоста, Кохана / Херсонська 99, Землячка / Х. 98-347, Х. 00-528 / Балківська, Х. 00-528 / Х. 05-616, Богатирська / Х. 00-528, Х. 01-367 / Ліона, Х. 01-367 / Куяльник та інші.

Важливо відмітити, що гібридні популяції з домінантним контролем до збудника бурої іржі (R:S=15:1, 9:7, 3:1) були створені з участю сортів Херсонська 99, Х. 98-347, Х. 00-528, Х. 01-367, Овідій, ХК-1. Ураження рослин у названих гібридів не перевищувало 12,5 %, значна кількість морфобіотипів уражувалася у межах 5–7 %.

У гібридних популяціях Ніконія / Херсонська 99, Х. 00-528 / Овідій всі проаналізовані рослини виявилися

Таблиця 4 – Структура гібридних популяцій F2 озимої пшениці м'якої за генетичним контролем стійкості рослин до фітопатогенів

Показник	Борошниста роса				Бура іржа			
	2018 р.		2019 р.		2018 р.		2019 р.	
	шт.	%	шт.	%	шт.	%	шт.	%
Вивчено комбінацій, всього:	144	100	69	100	143	100	69	100
У тому числі із співвідношенням: R:S								
9:7	39	27,1	7	10,1	9	6,3	1	1,5
15:1	13	9,0	11	15,9	37	25,9	48	69,4
13:3	23	16,0	5	7,2	16	11,2	5	7,2
3:1	21	14,6	15	21,7	34	23,8	4	5,8
R	5	3,5	12	17,5	30	21,0	8	11,6
1:3	15	10,4	6	8,7	4	2,8	1	1,5
7:9	13	9,0	6	8,7	8	5,6	–	–
1:15	1	0,6	2	2,9	3	2,1	1	1,5
3:13	6	4,2	4	5,8	2	1,3	–	–
1:1	8	5,6	1	1,5	–	–	1	1,5

Примітка: розходження у статистичних показниках структури гібридних популяцій у різні роки пояснюється різним генетичним походженням комбінацій і неоднозначним інфекційним навантаженням

абсолютно резистентними – середній ступінь ураження складав 7,3–9,5 %.

Отже, ідентифіковані генетичні джерела високої стійкості до борошнистої роси, бурої іржі, септоріозу, які в подальшому необхідно використовувати в якості компонентів гібридизації з метою поєднання в одному фенотипі хворобостійкості, продуктивності та якості зерна. Кожний ідентифікований за фенотипом стійкий зразок (чи сорт, лінія) необхідно вивчити у схрещуваннях з високопродуктивними компонентами для визначення їх комбінаційної та селекційної здатності.

Висновки. Отримані результати свідчать, що стійкість до борошнистої роси і бурої іржі успадковується як домінуюча, напівдомінантна і рецесивна ознака. Експресивність генів стійкості до патогенів може змінюватися під впливом факторів генотипового і зовнішнього середовища.

За ознакою «стійкість-сприйнятливість» до ураження септоріозом в F_2 більшість гібридів виявились прийнятливими до септоріозу. У гібридів F_3 більшість комбінацій є помірно стійкими до ураження септоріозом, а такі зразки, як 1126/17 х Овідій, 1133/17 х Овідій, ХКЗ х 1126/17, Херсонська безоста х 1126/17, проявили наддомінування за цією ознакою.

За результатами аналізу структури гібридних популяцій виявлено моно- і дигенний контроль стійкості з варіантами адитивної дії, комплементарної та епістатичної взаємодії спадкових факторів. Найбільшу селекційну цінність мають гібридні комбінації з домінуючим моногенним контролем стійкості, а також з комплементарною та епістатичною взаємодіями домінуючих генів.

СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ:

1. Лісовий М.П. Генетика стійкості рослин до збудників хвороб і аспекти історичного розвитку та перспективи досліджень. *Генетика і селекція в Україні на межі тисячоліть*. Київ : Логос, 2001. Т. 2. С. 263–279.
2. Моргун В.В., Топчий Т.В. Пошук нових джерел стійкості пшениці озимої до основних збудників грибних хвороб. *Фізіологія рослин і генетика*. 2016. Т. 48, № 5. С. 393–400.
3. Karelov A.V., Pirko Ya.V., Kozub N.A. et al. Identification of the allelic state of the Lr34 leaf rust resistance gene in soft winter wheat cultivars developed in Ukraine. *Cytol. Genet.* 2011. Vol. 45, No. 5. P. 271–276. DOI: 10.3103/S0095452711050069
4. Demydov O.A., Kyrylenko V.V., Humeniuk O.V., Blyzniuk, B.V., Melnyk S.I. Stages of eating the new high-yielding bread winter wheat variety 'MIP Valensiia'. *Plant Varieties Studying and Protection*, 2018, 14 (1), 5–13. DOI: <https://doi.org/10.21498/2518-1017.14.1.2018.126483>
5. Kovalyshyna H.M., Dmytrenko Yu.M. Sources of resistance to brown rust pathogen and their use in the development of soft wheat varieties. *Plant Varieties Studying and Protection*. 2017. 13(4). 379–386. DOI: <https://doi.org/10.21498/2518-1017.13.4.2017.117742>.
6. Хоменко Л.О., Сандецька Н.В. Джерела комплексної стійкості пшениці озимої (*Triticum aestivum* L.) у селекції на адаптивність. *Plant Varieties Studying and Protection*. 2018. 14 (3). 270–276. DOI: <https://doi.org/10.21498/2518-1017.14.3.2018.145289>.

7. Орлюк А.П., Базалій Г.Г., Малярчук І.М. Структура гібридних популяцій озимої пшениці за стійкістю до хвороб. *Таврійський науковий вісник*. Херсон. 1997. Вип. 4. 3–6.

8. Орлюк А.П., Базалій Г.Г., Біляєва І.М. Особливості успадкування стійкості до фітопатогенів гібридами озимої пшениці при зрошенні. *Зрошуване землеробство*. Херсон : Айлант, 2007. Вип. 47. С. 134–139.

9. Воронкова А.А., Пучков Ю.М. Селекція пшениці на устійчивість к ржавчине. Краснодар, 1977. 55 с.

10. Драгавцев В.А. Методы генетического анализа неаллельных взаимодействий и их применение для анализа устойчивости растений. *Генетические основы устойчивости растений к болезням*. Ленинград : Колос, 1977. С. 167–174.

11. Методы селекции и оценки устойчивости пшеницы и ячменя к болезням в странах – членах СЭВ. Прага, 1988. 321 с.

References:

1. Lisovyy, M.P. (2001). Henetyka stiykosti roslin do zbudnykiv khvorob i aspekty istorychnoho rozvytku ta perspektyvy doslidzhen [Genetics of plant resistance to pathogens and aspects of historical development and research prospects]. *Henetyka i selektsiya v Ukraini na mezhi tysyacholit – Genetics and selection in Ukraine at the turn of the millennium*, 2, 263–279 [in Ukrainian].
2. Morgun, V.V., & Topchyy, T.V. (2016). Poshuk novykh dzherel stiykosti pshenytsi ozymoyi do osnovnykh zbudnykiv hrybnykh khvorob [Search for new sources of resistance of winter wheat to the main pathogens of fungal diseases]. *Fyzyolohyya rasteny y henetyka – Plant physiology and genetics*, 48, 5, 393–400 [in Ukrainian].
3. Karelov, A.V., Pirko, Ya.V., & Kozub, N.A. et al. (2011). Identification of the allelic state of the Lr34 leaf rust resistance gene in soft winter wheat cultivars developed in Ukraine. *Cytol. Genet. Vol. 45, 5, 271–276*. doi: 10.3103/S0095452711050069 [in English].
4. Demydov, O.A., Kyrylenko, V.V., Humeniuk, O.V., Blyzniuk, B.V., & Melnyk, S.I. (2018). Stages of eating the new high-yielding bread winter wheat variety 'MIP Valensiia'. *Plant Varieties Studying and Protection*, 14 (1), 5–13. <https://doi.org/10.21498/2518-1017.14.1.2018.126483> [in Ukrainian].
5. Kovalyshyna, H.M., & Dmytrenko, Yu.M. (2017). Sources of resistance to brown rust pathogen and their use in the development of soft wheat varieties. *Plant Varieties Studying and Protection*, 13(4), 379–386. <https://doi.org/10.21498/2518-1017.13.4.2017.117742> [in Ukrainian].
6. Khomenko, L.O., & Sandetska, N.V. (2018). Dzherela kompleksnoyi stiykosti pshenytsi ozymoyi (*Triticum aestivum* L.) u selektsiyi na adaptyvnyist [Sources of complex resistance of winter wheat (*Triticum aestivum* L.) in adaptability selection]. *Plant Varieties Studying and Protection*, 14(3), 270–276. <https://doi.org/10.21498/2518-1017.14.3.2018.145289> [in Ukrainian].
7. Orlyuk, A.P., Bazaliy, H.H., & Malyarchuk, I.M. (1997). Struktura hibrydnykh populyatsiy ozymoyi pshenytsi za stiykisty do khvorob [Structure of hybrid populations of winter wheat by disease resistance]. *Tavriyskyy naukovyy visnyk – Taurian Scientific Bulletin*. Kherson, 4, 3–6 [in Ukrainian].

8. Orlyuk, A.P., Bazaliy, H.H., & Bilyayeva, I.M. (2007). Osoblyvosti uspadkovuvannya stiykosti do fitopatoheniiv hibrydamy ozymoyi pshenytsi pry zroshenni [Features of inheritance of resistance to phytopathogens by hybrids of winter wheat under irrigation]. *Zroshuvane zemlerobstvo – Irrigated agriculture*. Kherson: Aylant, 47, 134-139. [in Ukrainian].

9. Voronkova, A.A., & Puchkov, Yu.M. (1977). Seleksiya pshenytsy na ustoychivost' k rzhavchine [Selection of wheat for resistance to rust]. Krasnodar, 55 [in Russian].

10. Dragavtsev, V.A. (1977). Metody geneticheskogo analiza neallel'nykh vzaimodeystviy i ikh primeneniye dlya analiza ustoychivosti rasteniy [Methods for genetic analysis of non-allelic interactions and their application for the analysis of plant resistance]. *Geneticheskiye osnovy ustoychivosti rasteniy k boleznyam – Genetic foundations of plant disease resistance*. L.: Kolos, 167-174 [in Russian].

11. Metody seleksii i otsenki ustoychivosti pshenytsy i yachmenya k boleznyam v stranakh – chlenakh SEV (1988). [Methods for breeding and assessing the resistance of wheat and barley to diseases in the CMEA member countries]. Prague.– Praga, 321 [in Russian].

Базалій Г.Г., Усик Л.О., Жупина А.Ю., Лавриченко Ю.О. Успадкування стійкості до фітопатогенів гібридами пшениці м'якої озимої в умовах зрошення півдня України

Мета. Встановити характер прояву генетичного контролю та особливостей успадкування стійкості до борошнистої роси, бурої іржі, септоріозу у гібридів пшениці м'якої озимої з метою створення резистентного матеріалу для селекції сортів інтенсивного типу.

Методи. Гібридологічний аналіз, польовий дослід з використанням природного та штучного інфекційного фону, статистичний. Вивчалися гібриди F₁, F₂, F₃. Ступінь ураження рослин борошнистою россою і бурою іржею оцінювалася за шкалами: Кобба, Майнса-Дітца, Саарі-Прескота. **Результати досліджень.** У процесі селекційно-генетичних досліджень протягом 2008–2019 років вивчено понад 350 гібридних популяцій з різними генетичними системами стійкості до бурої іржі, борошнистої роси та септоріозу. До гібридизації залучалися сорти не тільки з домінантною стійкістю, але й з напівдомінантною, що дало можливість створити генетичне середовище для широкого формоутворення. За використання в якості батьківських компонентів сорт-зразків західноєвропейського еко типу і сортів селекції Інституту зрошуваного землеробства було встановлено, що, спадкування ознаки «стійкість-сприйнятливість» до ураження борошнистою россою у більшості гібридів F₂ знаходилося на проміжному рівні по відношенню до обох батьків. За ознакою «стійкість-сприйнятливість» до ураження септоріозом лінії F₂ виявились більш сприйнятливими до хвороби ніж обидва батьки. Встановлено, що в умовах зрошення на штучному інфекційному фоні стійкість до бурої іржі і борошнистої роси може успад-

ковуватись як домінантна, напівдомінантна і рецесивна ознака залежно від генетичного контролю її у вихідних батьківських форм. **Висновки.** За результатами аналізу структури гібридних популяцій виявлено моно- і дигенний контроль стійкості з варіантами адитивної дії, комплементарної та епістатичної взаємодії спадкових факторів. Найбільшу селекційну цінність мають гібридні комбінації з домінантним моногенним контролем стійкості, а також з комплементарною та епістатичною взаємодіями домінантних генів.

Ключові слова: пшениця, фітопатогени, стійкість, гібриди, генетичний аналіз.

Bazaliy G.G., Usyk L.O., Zhupina A.Yu., Lavrynenko Yu.O. Inheritance of resistance to phytopathogens by hybrids of soft winter wheat in the conditions of irrigation of the south of Ukraine

Purpose. To establish the nature of the manifestation of genetic control and features of inheritance of resistance to powdery mildew, brown rust, septoria in hybrids of soft winter wheat in order to create a resistant material for selection of varieties of intensive type. **Methods.** Hybridological analysis, field experiment using natural and artificial infectious background, statistical. Hybrids F₁, F₂, F₃ were studied. The degree of damage to plants by powdery mildew and brown rust was assessed on scales: Cobb, Mainz-Dietz, Saari-Prescott. **Results.** In the process of selection and genetic research during 2008–2019, more than 350 hybrid populations with different genetic systems of resistance to brown rust, powdery mildew and septoria were studied. Varieties not only with dominant resistance, but also with semi-dominant resistance were involved in hybridization, which made it possible to create a genetic environment for wide formation. Using Western European ecotypes and breeding varieties of the Institute of Irrigated Agriculture as parental components, it was found that the inheritance of “resistance-susceptibility” to powdery mildew in most F₂ hybrids was at an intermediate level for both parents. On the basis of “resistance-susceptibility” to septoria, F₂ lines were more susceptible to the disease than both parents. It is established that in the conditions of irrigation on an artificial infectious background resistance to brown rust and powdery mildew can be inherited as a dominant, semi-dominant and recessive trait depending on its genetic control in the original parental forms. **Conclusions.** According to the results of the analysis of the structure of hybrid populations, mono- and digenic control of stability with variants of additive action, complementary and epistatic interaction of hereditary factors was revealed. Hybrid combinations with dominant monogenic control of stability, as well as with complementary and epistatic interactions of dominant genes have the greatest selection value.

Key words: wheat, phytopathogens, resistance, hybrids, genetic analysis.