

Шулембаева К.К.,  
Токубаева А.А., Чунетова Ж.Ж.,  
Даулетбаева С.Б.,  
Калиолданова Т.Б., Акыш С.К.

Казахский национальный  
университет им. аль-Фараби,  
Казахстан, г. Алматы

**Получение экологически  
устойчивых исходных форм  
для селекции пшеницы**

Shulembayeva K.K.,  
Tokubayeva A.A., ChUNETOVA J.J.,  
Dauletbaeva S.B.,  
Kalioldanova T.B., Akysh S.K.

Al-Farabi Kazakh National University,  
Kazakhstan, Almaty

**Obtaining sustainable raw forms  
for wheat breeding**

С использованием традиционных методов селекционно-генетических исследований, таких как мутагенез, беккроссная селекция и отдаленная гибридизация, получены генетически улучшенные рекомбинантные формы мягкой пшеницы. Изучена уровень фертильности гибридов мягкой пшеницы с диким видом с *T. timopheevi* и определена зависимость фертильности гибридов от направления скрещиваний и генотипа сорта. При изучении рецiproчных гибридов  $F_1$ , полученных от скрещивания мягкой пшеницы с диким видом – *T. timopheevi*, обнаружены четкие различия по проценту завязываемости зерен. Результаты исследования показали, что использование дикого вида при рецiproчном скрещивании его с мягкой пшеницей в качестве материнского компонента повышает совместимость геномов. Для гибридов, полученных от скрещивания *T. timopheevi* с мягкой пшеницей, характерно гетероплазматическое состояние: одновременно присутствуют копии дикого (материнского) и пшеничного (отцовского) типов. Использование мутантов, полученные с помощью химических соединений, требуют изучения генетической природы возникающих изменений, что имеет огромное значение и для подбора эффективных и специфически действующих мутагенов, и для расширения и углубления понимания природы эволюции пшеницы. Полученные мутанты под действием мутагенов могут успешно служить родоначальниками новых высокопродуктивных сортов.

На основе сорта Казахстанская 126 с использованием источников чужеродных генов получена серия изогенных линий по генам Hg, Bg, C, Pp, Eg, Hp, B, Rht, Pc, W, Ra. Разработан способ идентификации моносомных и дисомных растений по фенотипу на основе экспрессии маркерных генов.

Ключевые слова: селекция, отдаленная гибридизация, химический мутагенез, изогенные линии, замещение хромосом, сорт, хромосома, пшеница.

Using traditional methods of breeding and genetic research, such as mutagenesis, backcrossing selection and distant hybridization obtained genetically improved recombinant forms of soft wheat. Studied the level of fertility of hybrids of common wheat with wild species with *T. timopheevi* and the dependence the fertility of hybridson the direction of crosses and genotype varieties. In the study of reciprocal hybrids  $F_1$ , obtained by crossing wheat with wild species – *T. timopheevi* found clear differences in the percentage of the appearance of the grains. The results showed that the use of wild species with reciprocal crossing it with a soft wheat as a parent component genomes increases compatibility. For hybrids derived from crosses with *T. timopheevi* soft wheat characteristic heteroplasmic condition: simultaneously present copies of the wild (motherly) and wheat (paternal) types. Using mutants obtained using chemical compounds require a study of the genetic nature of changes occurring that is of great importance for the selection of effective and specific action of mutagens, and to broaden and deepen understanding of the nature of the evolution of wheat. These mutants under the action of mutagens can be successful, serve as the progenitors of new high-yield varieties.

On the basis of grade Kazakhstanskaya 126 using sources of foreign genes, a series of isogenic lines genes Hg, Bg, C, PP, Eg, Hp, B, Rht, Pc, W, Ra. A method for identifying monosomic and disomyh plant phenotype by marker gene expression.

Key words: selection, distant hybridization, chemical mutagenesis, isogenic lines, replacement of chromosomes, variety, chromosome wheat.

**ПОЛУЧЕНИЕ  
ЭКОЛОГИЧЕСКИ  
УСТОЙЧИВЫХ  
ИСХОДНЫХ ФОРМ  
ДЛЯ СЕЛЕКЦИИ  
ПШЕНИЦЫ****Введение**

Одним из возможности создания продуктивных, высокоустойчивых и ценных по качеству зерна сортов является перенос важных для селекции признаков от диких сородичей в геном пшеницы с помощью отдаленной гибридизации. При межвидовой гибридизации на устойчивость к видам ржавчины в селекции активно используют полбу, тургидум и пшеницу рода *T. Timopheevii* [1; 2]. Для устранения эффекта стерильности гибридов, к настоящему времени разработан метод подсредника, облегчающий перенос генов от отдаленных видов в геном пшеницы. Одни из них основаны на методах хромосомной инженерии, другие – на методах генетического контроля мейотической рекомбинации, третьи – на методах генной инженерии. Методом химического мутагенеза получены качественно новые формы. Так, например, карликовые мутанты у пшеницы и ячменя, ультраскороспелые мутанты у пшеницы и ячменя, устойчивые к грибковым заболеваниям формы растений, высоколизиновые и высокопродуктивные мутанты [3]. Приведенные факты свидетельствуют о том, что полученные с помощью химических соединений мутанты могут успешно служить родоначальниками новых высокопродуктивных сортов. Однако, получение мутантов и их изучение – это только первый этап селекционной работы. Более важным является использование мутантов в гибридизации с целью получения положительных трансгрессий. Гибридизация дает возможность для более полного использования мутаций в селекции пшеницы [4; 5]. Получение мутантов и использование их для гибридизации требуют изучения генетической природы возникающих изменений, что имеет огромное значение и для подбора эффективных и специфически действующих мутагенов, а также для расширения и углубления понимания природы эволюции пшеницы. Мутанты, обладающие комплексом морфологических, физиологических и биохимических изменений, затрагивающих хозяйственно-ценные свойства, в дальнейшем могут быть использованы для хромосомной локализации генов, определяющих данный признак с последующим межсортовым замещением хромосом. Изогенные линии являются удобными объектами для постановки многих

Шулембаева К.К., Токубаева А.А., Чунетова Ж.Ж., Даулетбаева С.Б., Қалиолданова Т.Б., Ақыш С.Қ.

Әл-Фараби атындағы Қазақ ұлттық университеті, Қазақстан, Алматы қ.

**Бидай селекциясына экологиялық тұрақты бастапқы материал алу**

Бидайдың селекция үшін құнды белгілерін жақсартыдың бірден бір жолы, оның генотипін генетиканың соңғы тәсілдерін қолдану арқылы жақсарту. Қазіргі кезде әдеттегі селекциялық-генетикалық әдістермен қатар, беккросты селекция, алшақ будандастыру, эксперименталды мутагенез әдістерін бірге қолдану арқылы бидайдың құнды формаларын сұрыптап алуға мүмкіндік береді. Жұмсақ бидай мен жабайы *T. timopheevii* түрімен будандастыру нәтижесінде буданды ұрпақтың фертильділігі шағылыстыру бағытына және сорттың генотипіне тәуелді екендігі анықталды. Жұмсақ бидай мен *T. timopheevii* будандастыру нәтижесінде алынған реципрокты  $F_1$  будандарын зерттеу барысында әндердің байлану үлесі бойынша нақты айырмашылықтар байқалды. Жүргізілген зерттеулер бойынша жабайы түрді жұмсақ бидаймен реципрокты будандастыру нәтижесінде жабайы түрді аналық өсімдік ретінде қолданғанда геномдардың байланысуы жоғарланды.

Жұмсақ бидай мен *T. timopheevii* будандастыру нәтижесінде алынған будандарға гетероплазматикалық жағдай тән: бір өсімдікте жабайы (аналық) және бидай (аталық) типтерінің болуы. Химиялық байланыстардың әсер ету нәтижесінде алынған мутанттарды қолдану үшін пайда болатын өзгерістердің генетикалық табиғатын зерттеуді қажет етеді. Бұл эффективті және арнайы әсер ететін мутагендерді таңдау үшін және бидай эволюциясының табиғатын кеңейту және терең түсіну үшін аса маңызды. Мутагендердің әсер ету нәтижесінде алынған мутанттар сәтті болуы мүмкін және жоғары эффективті алғашқы сорттар ретінде қолдануға болады.

Казахстанская 126 сорты негізінде ауысқан гендер көздерін қолдану арқылы Hg, Vg, C, Pp, Eg, Hp, B, Rht, Pc, W, Ra гендер бойынша изогенді линиялар сериясы алынды. Маркерлі гендердің экспрессиясы негізінде моносомды және дисомды өсімдіктерді фенотипі бойынша идентификациялау тәсілі шығарылды.

Түйін сөздер: селекция, алшақ будандастыру, химиялық мутагенез, мутант, изогенді линиялар, хромосомалардың ауысуы, сорт, хромосома, бидай.



биологических и сельскохозяйственных экспериментов. Главным достоинством этих линий является высокое генотипическое сходство их между собой и с линией контрольного генотипа, что позволяет определить вклад маркирующего признака в формирование урожая сельскохозяйственных культур и применять их в качестве эффективных доноров маркерных признаков [6; 7].

В этой связи исследования лаборатории генетики и селекции кафедры молекулярной биологии и генетики сосредоточены на использование комплекса методов для получения селекционно-важных исходных форм пшеницы.

### Материалы и методы исследований

При проведении исследования в качестве объекта служили: дикий вид *T. timopheevii*, *t. dicoccum*, *t. kiharae* сорт яровой мягкой пшеницы Надежда, Шагала, Казахстанская 3, Женис, Лютесценс 32 и их мутантные формы генерации М1, М2, М3, полученные при обработке семена пшеницы водным раствором  $CdCl_2$ . Измененные растения в последствии закладывались как линий Л-1 и Л-2. Короткостебельный образец мировой коллекции к-2780, сорт яровой мягкой пшеницы Казахстанская 126 (*Triticumaestivum* L. var. *Ferrugineum* Al) и его изогенные аналоги с морфологически маркированными признаками: *Rht* – карликовость пшеницы, *Eg* – удлиненная колосковая чешуя, *Bg* – черная окраска колоса, *Hg* – опушение колоса, *C* – скверхедность колоса, *W* – безвосковость, *B* – короткий килевой зубец, *Hp* – опушение колосоножки, *Pc* – пурпурный цвет соломины, *Ra* – антоциановая окраска ушек, *Pp* – фиолетовая окраска перикарпа зерна, гены *Pa* и *Hl*, контролирующие реснички на ушках листовой пазухи и густое опушение листовой пластинки соответственно. Также, морфологически маркированные изогенные линии сорта Саратовская 29.

В ходе эксперимента были использованы следующие методы: мутагенез, цитологический, генетический, гибридологический, морфометрический и статистический анализы. Работа по созданию изогенных линий сорта Казахстанская 126 проводилась по общепринятой методике, рекомендованной Бриггс и Ноулз [8].

В процессе гибридизации, кастрацию проводили по методике, разработанной Н.Л. Удольской [9], опыление – твел-методом [10].

Цитологические исследования проводили на временных давленных препаратах с помощью микроскопа ЛОМО Микмед-1. Генетический

анализ гибридов  $F_1$  и  $F_2$  проводился по качественными количественным признакам пшеницы. Математическая обработка данных сводилась к нахождению средней арифметической и ее ошибки по анализируемым количественным признакам и определению достоверности разности между средними арифметическими с помощью критерия Стьюдента ( $t$ ) [11-12]. Учет хромосомных нарушений в М1, А1 и АП мейоза проводился на временных ацетокарминовых препаратах под микроскопом МБИ-3. Репрезентативность результатов исследования обеспечивалась достаточным объемом выборки – 60-100 растений.

### Результаты исследований и обсуждение

Была проведена межвидовая гибридизация мягкой пшеницы с использованием диких видов с разным геномным составом. В таблице 1 приведены сравнительные результаты завязывания зерен в поколении  $F_0$  при реципрокном скрещивании тетраплоидных и гексаплоидных пшениц.

**Гибриды с *T. timopheevii*.** Приведенные в таблице 1 экспериментальные данные говорят о том, что скрещивание мягкой пшеницы с различными видами диких культур были результативными. Однако завязывание зерен в разных комбинациях варьирует от 0 до 64,18% (таблица 1). Процент удачи зависел в основном от направления скрещивания и генотипа сортообразцов. Так, процент удачи *T. timopheevii* с мягкой пшеницей относительно высок в том случае, когда в качестве материнской формой использовали дикий вид.

В зависимости от числа опыленных колосьев завязываемость гибридных зерен в потомстве  $F_0$  была различной. Уровень совместимости *T. timopheevii* с сортом Надежда относительно высок, и в среднем составляет около 62,63% по сравнению с другим сортом к-2780 – 40,67%. В обратном скрещивании процент удачи во всех гибридных потомствах резко падает – 15,28% и 10%, соответственно.

**Гибриды с *t. dicoccum*.** Результаты скрещиваемости гибридных потомств  $F_0$  с участием дикого вида *t. dicoccum* и мягкой пшеницы были аналогичными с результатами предыдущих комбинаций, выполненных с *T. timopheevi*. Интересно отметить, что и в этом случае процент удачи намного превысил, у тех комбинаций, где в качестве отцовской формы служил сорт Надежда. Так, из 282 опыленных цветков процент удачи составил 64,18%, а в реципрокном скрещивании из 156 опыленных цветков про-

цент завязавшихся зерен оказался 26,28%. Процент удачи при прямом (*t. dicocum* x к-2780) скрещивании с образцом к-2780 составил 47,33%, а в обратном – 10,77%.

**Гибриды с *t. kiharae*.** Гибриды мягкой пшеницы в скрещивании с *t. kiharae* менее результативные, чем гибриды с предыдущими комбинациями. Так, например, в прямом скрещивании, где в качестве материнского родителя взято *t. kiharae*, процент завязываемости варьировал от 58% до 40,47%, а в обратном – от 28,05% до 8,33%. Варьирование процента удачи

в гибридном потомстве, по-видимому, зависит от направления скрещивания, а функционирование женского гаметофита, возможно, связано с системой эпигенов.

Таким образом, при сравнительном изучении завязываемости зерен у рецiproкных гибридов F<sub>0</sub>, полученных от скрещивания мягкой пшеницы с дикими видами *T. timopheevi*, *t. dicocum* и *t. kiharae*, обнаружены четкие различия в процентах удачи. Использование дикого вида в качестве реципиента увеличивает совместимость геномов, чем в обратном скрещивании.

**Таблица 1** – Фертильность рецiproкных гибридов межвидовой гибридизации

Комбинация скрещивания	Количество		Процент завязывания зерен
	опыленных цветков	завязавшихся зерен	
<i>Мягкая пшеница x T. timopheevi</i>			
F <sub>0</sub> ( <i>T. timopheevi</i> x Надежда)	190	119	62,63
F <sub>0</sub> (Надежда x <i>T. timopheevi</i> )	72	11	15,28
F <sub>0</sub> ( <i>T. timopheevi</i> x к-2780)	150	61	40,67
F <sub>0</sub> (к-2780 x <i>T. timopheevi</i> )	56	6	10
F <sub>0</sub> ( <i>T. timopheevi</i> x Рассад)	56	0	0
F <sub>0</sub> (Рассад. x <i>T. timopheevi</i> )	48	0	0
<i>Мягкая пшеница x T. dicocum</i>			
F <sub>0</sub> ( <i>t. dicocum</i> x Надежда)	282	181	64,18
F <sub>0</sub> (Надежда. x <i>t. dicocum</i> )	156	41	26,28
F <sub>0</sub> ( <i>t. dicocum</i> x к-2780)	150	71	47,33
F <sub>0</sub> (к-2780 x <i>t. dicocum</i> )	130	14	10,77
F <sub>0</sub> ( <i>t. dicocum</i> x 32 коротст.)	32	17	53,12
F <sub>0</sub> (32 коротст. x <i>t. kiharae</i> )	33	0	0
<i>Мягкая пшеница x T. kiharae</i>			
F <sub>0</sub> ( <i>t. kiharae</i> x Иммунная1498)	84	34	40,47
F <sub>0</sub> (Иммунная1498 x <i>t. kiharae</i> )	108	12	11,11
F <sub>0</sub> ( <i>t. kiharae</i> x к-2780)	32	17	53,12
F <sub>0</sub> (к-2780 x <i>t. kiharae</i> )	102	17	16,66
F <sub>0</sub> ( <i>t. kiharae</i> x 15/20977)	18	8	44,44
F <sub>0</sub> (15/20977 x <i>t. kiharae</i> )	118	14	11,86
F <sub>0</sub> ( <i>t. kiharae</i> x Надежда)	50	29	58
F <sub>0</sub> (Надежда x <i>t. kiharae</i> )	52	10	19,23
F <sub>0</sub> (Clement x <i>t. kiharae</i> )	48	4	8,33
F <sub>0</sub> ( <i>t. kiharae</i> x Clement)	22	12	54,54
F <sub>0</sub> ( <i>t. kiharae</i> x Compair)	24	12	50
F <sub>0</sub> (Compair x <i>t. kiharae</i> )	82	23	28,05

Это явление позволяет утвердить возможности существования системы эпигенов, наследование которых не подчиняется классическим законам генетики. Для гибридов, полученных от скрещивания *T. timopheevi* с мягкой пшеницей, характерно гетероплазматическое состояние: одновременно присутствуют копии дикого (материнского) и пшеничного (отцовского) типов.

Межвидовые гибриды  $F_1$  с участием *T. timopheevi* и *t.kiharae* были полностью стерильными, а гибриды с *t.dicoccut* частично фертильными. В дальнейшем полупфертильные гибриды  $F_1$  использовали для возвратного скрещивания с мягкой пшеницей (таблица 2).

Результаты насыщающего скрещивания –  $BC_1$ . Как видно из таблицы 2, процент завязывания зерен в потомстве  $BC_1$  полученные от скрещивания *T. timopheevi* с сортообразцами мягкой пшеницы, варьировал от 4,69% до 14,54%. В этом случае процент завязывания зерен не высокий. Результаты анализа показывают, что

направление скрещиваний заметно играет роль в повышении процента удаchi. Это касается сорта Надежда и образца К-88.

У гибридов  $BC_1$  от скрещивания *t. Dicoccut* с сортообразцами мягкой пшеницы процент завязывания зерен колебался от 27,77% до 50,93%. При этом, независимо от направления скрещивания, процент удаchi у межвидовых гибридов с участием сортов Надежда и Алия относительно высокий. Это позволяет выделить их как сорта с высокими комбинационными способностями.

Завязываемость зерен у гибридов от скрещивания *t. Kiharae* с мягкой пшеницей варьировала от 4,54 до 21,69% и почти соответствовала уровню результатов, полученных с *T. timopheevi*. Однако, по результатам проведенных возвратных скрещиваний ( $BC_1$ ) с реципрокными гибридами наблюдалось заметное повышение процента удаchi опять же с участием сортов Надежда и Алия.

Таблица 2 – Фертильность реципрокных гибридов потомства  $BC_1$

Комбинация скрещивания	Количество		Процент удаchi
	опыленных цветков	завязавшихся зерен	
<i>BC<sub>1</sub> межвидовых реципрокных гибридов с мягкой пшеницей</i>			
$F_1(T. timopheevi \times K 88) \times K 88$	44	6	13,64
$F_1(K 88 \times t. timopheevi) \times K 88$	37	3	8,11
$F_1(\text{Надежда} \times T. timopheevi) \times \text{Надежда}$	38	3	7,89
$F_1(T. timopheevi \times \text{Надежда}) \times \text{Надежда}$	360	48	14,54
$F_1(T. timopheevi \times \text{к-2780}) \times \text{к-2780}$	120	9	7,5
$F_1(\text{к-2780} \times T. timopheevi) \times \text{к-2780}$	64	3	4,69
$F_1(t. dicoccut \times K 88) \times K 88$	32	14	43,75
$F_1(K 88 \times t. dicoccut) \times K 88$	42	13	30,95
$F_1(t. dicoccut \times \text{Надежда}) \times \text{Надежда}$	428	218	50,93
$F_1(\text{Надежда} \times t. dicoccut) \times \text{Надежда}$	98	48	48,98
$F_1(t. dicoccut \times \text{к-2780}) \times \text{к-2780}$	86	28	32,56
$F_1(\text{к-2780} \times t. dicoccut) \times \text{к-2780}$	36	11	30,55
$F_1(\text{Алия} \times t. dicoccut) \times \text{Алия}$	52	24	46,15
$F_1(t. dicoccut \times \text{Алия}) \times \text{Алия}$	158	79	50,00
$F_1(\text{Кокбидай} \times t. dicoccut) \times \text{Кокбидай}$	144	40	27,77
$F_1(t. dicoccut \times \text{Кокбидай}) \times \text{Кокбидай}$	140	67	47,86
$F_1(20989 \times t. kiharae) \times \text{Надежда}$	186	31	16,66
$F_1(t. kiharae \times 20989) \times \text{Надежда}$	118	24	20,34

Комбинация скрещивания	Количество		Процент удачи
	опыленных цветков	завязавшихся зерен	
F <sub>1</sub> ( <i>t. kiharae</i> x Иммуная) x Иммуная	268	36	13,43
F <sub>1</sub> (Арап x <i>t. kiharae</i> ) x Арап	114	12	10,53
F <sub>1</sub> ( <i>t. kiharae</i> x Арап) x Арап	116	13	11,21
F <sub>1</sub> ( <i>t. kiharae</i> x Алия) x Алия	166	36	21,69
F <sub>1</sub> (Алия x <i>t.kiharae</i> ) x Алия	74	7	9,46
F <sub>1</sub> (Кокбидай x <i>t. kiharae</i> ) x Кокбидай	22	1	4,54
F <sub>1</sub> ( <i>t. kiharae</i> x Кокбидай x) x Кокбидай	24	2	8,33
F <sub>1</sub> ( <i>t. kiharae</i> x 20987) x 20987	140	20	14,29
F <sub>1</sub> (20987 x <i>t. kiharae</i> ) x 20987	16	2	12,50
F <sub>1</sub> ( <i>t. kiharae</i> x к-2780) x к-2780	146	21	14,38
F <sub>1</sub> (к-2780 x <i>t. kiharae</i> ) x к-2780	168	24	14,29

Таким образом, совместимость геномов межвидовых гибридов зависит от генотипа взятых для гибридизации сортов мягкой пшеницы и от направления скрещивания. Это отчетливо проявлялось у межвидовых гибридов F<sub>0</sub>. Гибриды F<sub>1</sub> с диким видом *T. timopheevi* и *t. Kiharae* полностью стерильные, а в колосьях гибридов с *t. Dicocum* завязались единичные зерна. В фенотипе межвидовых гибридов большей частью присутствовали признаки диких форм, что указывает на рекомбинацию генов родительских форм. Однако не стабильность генома межвидовых гибридов требует проведения шестикратных возвратных скрещиваний и ежегодного цитологического анализа рекомбинантных форм для выявления стабильных интрогрессивных линий с 42 хромосомами.

Генетический анализ наследования признака устойчивости к желтой ржавчине интрогрес-

сивных линий, проведенные с использованием общепринятого метода гибридологического анализа и тестированием на аллельность гена к высокоэффективным генам сорта Avocet [13], а также моносомный анализ [14] позволили провести глубокий генетический анализ изученных доноров устойчивости.

Результаты анализа гибридов F<sub>1</sub> как дисомных, так и моносомных комбинаций скрещивания показали доминантный характер наследования устойчивости взрослых растений (таблица 3). Исследование популяции гибридов F<sub>2</sub>, полученных при скрещивании линии л-344 и л-345 с эффективными генами *Yr* сорта Avocet, показали, что все гибриды расщепляются на устойчивые и восприимчивые растения.

Ди-, и моногенному наследованию, кроме гибридной популяции л-344 x *Yr5* и л-345 x *Yr10* (таблица 4, 5).

**Таблица 3** – Характер наследования устойчивости к желтой ржавчине гибридов F<sub>1</sub>, полученных от скрещивания интрогрессированных линий к- л-344 и л-345 с 12 изогенными линиями сорта Avocet S

Гибридные комбинации	Число изучен-х растений	Соотношение устойчивых и восприимчивых раст.	
		R	S
<i>Yr</i> : 1 – 17, 24, Avocet R ( <i>YrA</i> ), Avocet S, Morocco, St хл-344	260	260	-
<i>Yr</i> : 1 – 17, 24, Avocet R ( <i>YrA</i> ), Avocet S, Morocco, St.хл-345	250	250	-
Примечание – R-устойчивость; S-восприимчивость.			



**Таблица 4** – Расщепление гибридов F<sub>2</sub> по устойчивости к желтой ржавчине от скрещивания линии л -344 с изогенными линиями сорта AvocetS

Комбинация скрещиваний – F <sub>2</sub>	Число растений	Соотношение устойчивых растений к восприимчивым		Значения с
		фактическое	теоретическое	
Yr5 х л -344	178	178	0	
Yr6 х л -344	146	116:30	3:1	1,54
Yr7 х л -344	168	121:97	3:1	0,79
Yr8 х л -344	136	106:30	3:1	0,08
Yr9 х л -344	121	116:5	15:1	0,93
Yr10 х л -344	142	105:37	3:1	0,08
Yr11 х л -344	166	103:63	9:7	2,18
Yr12 х л -344	134	102:32	3:1	2,27
Yr13 х л -344	133	130:3	15:1	0,57
Yr14 х л -344	144	122:22	13:3	0,13
Yr15 х л -344	122	94:28	3:1	0,27
Yr24х л -344	153	44	3:1	0,75
Yr17х л -344	133	98:35	13:3	0
Yr5 х л -345	203	120:83	9:7	0,69
Yr6 х л -345	147	102:45	3:1	2,13
Yr7 х л -345	154	124:30	3:1	2,50
Yr8 х л -345	149	125:24	13:3	0,01
Yr9х л -345	197	146:51	3:1	0,08

**Таблица 5** – Расщепление гибридов F<sub>2</sub> по устойчивости к желтой ржавчине от скрещивания линии л-345 с изогенными линиями сорта Avocet S

Комбинация скрещиваний – F <sub>2</sub>	Число растений	Соотношение устойчивых растений к восприимчивым		Значения χ
		фактическое	теоретическое	
Yr10 х л-345	158	158	0	
Yr11 х л-345	171	131:40	3:1	0,24
Yr12 х л-345	166	120:46	3:1	0,65
Yr13 х л-345	184	170:12	15:1	0,03
Yr14 х л-345	143	101:42	3:1	1,45
Yr15х л-345	132	102:30	3:1	0,36
Yr24 х л-345	162	139:23	13:3	2,20
Yr17 х л-345	136	98:38	13:3	0,30
Avoc.R (YrA) х л-344	224	158:66	3:1	2,37
Morocco, St.х л-344	259	186:73	3:1	1,40
Avoc.R (YrA) х л-345	302	219:83	3:1	1,07
Morocco, St.х л-345	213	127:86	9:7	0,99

Результаты расщепления в гибридных популяциях  $F_2$  позволило считать, что гены устойчивости к желтой ржавчине линии л-344 аллельны высокоэффективному в местных условиях тестерному гену *Yr5*. У остальных комбинаций скрещивания фактическое отношение устойчивых растений к восприимчивым растениям соответствовало моногенному, комплементарному, полимерному и эпистатическому наследованию взаимодействия генов.

В гибридной популяции  $F_2$ , полученных от скрещивания линии 345 с 12 тестерными линиями, отсутствовало расщепление устойчивых и восприимчивых растений в комбинации с участием тестерного гена *Yr10*. Это указывает об аллельности гена устойчивости к желтой ржавчине реципиента и донора. С остальными тестерами *Yr* генов фактические значения расщепления устойчивых и восприимчивых растений по 7 комбинациям скрещивания соответствовало моногенному, по одной – комплементарному и полимерному, а двум – эпистатическому взаимодействию генов.

Необходимым условием после идентификации генов устойчивости к болезням у до-

норов является их хромосомная локализация. В связи с этим для локализации генов устойчивости линии л-344 и л-345 использовали серию моносомных линий сорта Казахстанская 126, фенотипически маркированных по определенным генам маркерам. Использование морфологически маркированной серии моносомных линий сорта Казахстанская 126 намного облегчило трудоемкий цитологический анализ при проведении локализации *Yr5* и *Yr10* генов в определенных хромосомах линий 344 и 345 соответственно.

Тип устойчивости к желтой ржавчине линии л-344 – “1” балл (5%) и л-345 – “2” балла (“10%”), что показывает уровень среднего типа устойчивости. У сорта Казахстанская 126 и его моносомной серии наблюдалась сильная восприимчивость к этому виду ржавчины (тип поражения – “4” балла (80%) и “4” балла (40%) соответственно.

*Анализ родительских форм и гибридов  $F_1$*

Результаты анализа гибридов  $F_1$ , как дигетерозисных, так и моносомных комбинаций скрещивания, показали доминантный характер наследования устойчивости взрослых растений (таблица 6).

**Таблица 6** – Реакция родительских сортов и гибридов  $F_1$  на поражения желтой ржавчиной

Гибриды	Кол-во изученных растений	Соотношение фенотипов	
		R	S
Каз. 126	50	50	50
Линия 344	67	67	0
Каз.126 х л-344	56	56	0
$F_1$ моно Каз. 126 (1A – 7D) х л – 344	68	68	0
Линия 345	50	50	0
Каз.126 х л- 345	52	52	0
$F_1$ моно Каз. 126 (1A – 7D) х л- 345	60	60	0

Как видно из данных таблицы 3, у всех гибридов  $F_1$  отсутствуют восприимчивые растения. Это свидетельствует о доминантном характере наследования изучаемого признака.

*Анализ гибридов  $F_2$  от скрещивания моно Казахстанская 126 х интрогрессивных линий л-344 и л-345*

Расщепление по устойчивости генотипов к желтой ржавчине в фазе флаг-листа анализировали в популяциях гибридов  $F_2$ , полученных от самоопыления моносомных гибридных растений  $F_1$ .

Изучение потомства  $F_2$  эуплоидной комбинации гибридов от скрещивания сорта Казахстанская 126 х с интрогрессивными линиями л-344 и л-345 соотношение устойчивых – R и восприимчивых – S фенотипов соответствовало моногенному наследованию,  $\chi^2=0,05$  и  $\chi^2=0,28$  соответственно (таблицы 6, 7). В этих таблицах приведены сокращенные данные, отражающие результаты работы контрольных вариантов и моносомных гибридов с критическими хромосомами по обеим линиям. Отклонение от ожидаемого отношения 3:1

наблюдалось в комбинациях от скрещивания л-344 с моносомными линиями по 5А, 3В и 1А хромосомам. Расщепления в линии 5А на 157 устойчивых растений и 16 восприимчивых показали значительные отклонения значения хи-квадрат ( $\chi^2=22,89$ ) теоретически ожидаемого 3:1. Это позволило считать хромосому 5А критической в определении

устойчивости интрогрессивной линии 344 желтой ржавчине. По литературным данным известно, что ген Yr5 сорта NILs локализован в хромосоме 1В [15]. Сведения о локализации генов устойчивости к желтой ржавчине, расположенных в разных хромо-сомах, по-видимому, связано с генотипом изучаемых сортов пшеницы [16, 17].

**Таблица 7** – Критические хромосомы по устойчивости к желтой ржавчине у гибридов F<sub>2</sub>, полученных с участием Л- 344 в фазе флаг-листа

Хромосома	Соотношение фенотипов		Значения с
	R	S	
Каз.126 x л-344, F <sub>2</sub>	150	52	0,05
1А	119	15	4,48*
5А	157	16	22,89***
3В	121	25	4,83*

Примечание:  $\chi^2_{st}$  {6,0; 9,2; 13,8 \* – P<0,05; \*\*\* – P<0,001

Гибриды по хромосомам 3В ( $\chi^2=4,83$ ) и 1А ( $\chi^2=4,48$ ) также дали достоверное отклонение по сравнению с контролем и другими моносомными гибридами. По-видимому, эти хромосомы несут гены-модификаторы, повышающие эффективность устойчивости основного гена, локализованного в хромосоме 5А. Показатели остальных 17 комбинаций моносомных гибридов соответствовали к моногенному наследованию устойчивости к желтой ржавчине

изучаемой линии. Новый, неизвестный ген устойчивости линии 344 временно обозначен как YrN.

Комбинации, полученные 21 моносомной линией с л-345 с сильным отклонением от контрольного гибрида, отмечены (таблице 8) по хромосоме 6В ( $\chi^2=13,73$ ), а превышение значения хи-квадрат в популяции по хромосомам 3А ( $\chi^2=4,29$ ) и 2В ( $\chi^2=4,56$ ), при P<0,05 также можно объяснить действием генов-модификаторов.

**Таблица 8** – Критические хромосомы по устойчивости к желтой ржавчине у гибридов F<sub>2</sub>, полученных с участием Л-345 в фазе флаг-листа

Хромосома	Соотношение фенотипов		Значения $\chi^2$ при 3:1
	R	S	
Каз.126 x л-344, F <sub>2</sub>	157	48	0,28
6В	163	25	13,73***
3А	129	28	4,29*
2В	138	30	4,56*

Примечание:  $\chi^2_{st}$  {6,0; 9,2; 13,8 \* – P<0,05; \*\*\* – P<0,001

Таким образом, генетическое изучение устойчивых к желтой ржавчине интрогрессивных линий пшеницы л-344 и л-345, моносомный анализ и идентификация их принадлежности к эффективным генам устойчивости позволи-

ли выявить доноры резистентности к желтой ржавчине. Генетический анализ показал, что гены устойчивости к желтой ржавчине линии 344 и линии 345 имеют доминантный и моногенный характер наследования. С помощью моносомно-

го анализа гены, контролирующей устойчивость к желтой ржавчине л-344 и л-345, локализованы в хромосомах 5A ( $\chi^2=22,89$ ) и 6B ( $\chi^2=13,73$ ) соответственно. Идентификация гена устойчивости л-344 с эффективными генами к желтой ржавчине *Yr5* – *Yr15*, *Yr17*, *Yr24*, *Avoc.R* (*YrA*) и *Могоссо*, *Stcorta Avocet*, показала, что высокоу-

стойчивый ген линии 344 идентичен с геном *Yr5*, а линии 345 – с геном *Yr 10*. Главные гены, контролирующие устойчивость к желтой ржавчине линии 344, локализованы в хромосоме 5A, а линии 345 в хромосоме 6B. Эти гены обеспечивают высокий тип устойчивости к популяции желтой ржавчины.

### Литература

- 1 Тимонова Е.М., Леонова И.Н., Белан И.А., Россеева Л.П., Салина Е.А. (2012) Влияние отдельных участков хромосом *Triticum Timopheevii* формирование устойчивости к болезням и количественные признаки. Вавиловский журнал генетики и селекции. 16(1):142-159.
- 2 Шулембаева К.К., Токубаева А.А. (2014) Genetic analysis of resistance to leaf rust in introgressive lines obtained by interspecific hybridization, *International Journal of Biology and Chemistry*, 1:33-35.
- 3 Knott D.R. (2000) Near-isogenic lines of wheat carrying genes for stem rust resistance, *Crop Science*, 30:901-905.
- 4 Поползухина Н.А. (2003) Индуцированный мутагенез и гибридизация в селекции яровой мягкой пшеницы. – Омск, 234.
- 5 ChUNETOVA Zh.Zh., NURMAKHANOVA A., ATABAYEVA S., PAKHRAD Zh. (2014) The combined effect of copper and salinity on the physiological and biochemical parameters of wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars. *European Biotechnology Congress, Italy*. P. 221.
- 6 Крупнов В.А. (1995) О создании изогенных линий твердой и мягкой пшеницы, адаптированных к условиям Поволжья, С.-х. биология. Сер. Биология растений. 5:31-37.
- 7 Коваль С.Ф. (2002) Исследование модели сорта яровой пшеницы на изогенных линиях и аналогах. Проблемы и перспективы. Проблемы селекции сельскохозяйственных растений. – Новосибирск: ИЦиГ СО АН СССР. – С. 56-68.
- 8 Бриггс Ф., Ноулз П. (1972) Научные основы селекции растений. – М.: Колос. – 399.
- 9 Удольская Н.Л. (1961) Селекция яровой пшеницы. – Алма-Ата. – 183.
- 10 Borlaug N.E. (1980) Wheat breeding and its impact on world food supply. *WheatGenet. Symp.* P. 36.
- 11 Удольская Н.Л. (1976) В кн.: Введение в биометрию. – Алма-Ата: Наука. – 24-33.
- 12 Лакин Г.Ф. (1990) Биометрия. – М.: Высшая школа. – 324.
- 13 Ma C.Y., Feng J., Can A.H., Lin R.M., Xu S. (2011). Genetic analysis of Chinese differential cultivar early premium for yellow rust resistance genes. *Int. J. Agric. Biol.* 13(5): 683-688.
- 14 Sears E.R. (1988) History of Chinese Spring aneuploids // *Proceed. 7-th Intern. Wheat Genet. Symp.* Cambridge. 1: 3-6.
- 15 Zeng Z., Fu T., Tang Y., Chen Y., Ren Z. (2007). Identification and chromosomal locations of novel genes for resistance to powdery mildew and stripe rust in a wheat line 101-3. *Euphytica*. 156(1-2):89-94.
- 16 Zhang P., McIntosh R.A., Hoxha, Dong C. (2009). Wheat stripe rust resistance genes *Yr5* and *Yr7* are allelic. *Theor. Appl. Genet.* 120: 25–29.
- 17 Zhang J.Y., Xu S.K., Zhang W.S., Zhao W.S., Zhang J.X. (2001). Monosomic analysis of resistance to stripe rust for source wheat line Jinghe 8811. *Acta. Agron. Sin.* 27: 273-277.

### References

- 1 Timonova E.M., Leonova I.N., Belan I.A., Rosseeva L.P., Salina EA (2012) The impact of individual sections of chromosomes *Triticum Timopheevii* formation of resistance to diseases and quantitative traits [Vliyanie ot delnykh uchastkov khromosom *Triticum Timopheevii* formirovaniye ustoichivosti k boleznyam i kolichestvennyye priznaki]. *Vavilovskii zhurnal genetikii i selektsii*. 16(1):142-159. (In Russian).
- 2 Shulembayeva K.K., Tokubayeva A.A. (2014) Genetic analysis of resistance to leaf rust in introgressive lines obtained by interspecific hybridization, *International Journal of Biology and Chemistry*, 1:33-35.
- 3 Knott D.R. (2000) Near-isogenic lines of wheat carrying genes for stem rust resistance, *Crop Science*, 30:901-905.
- 4 Popoluzhina T.O. (2003) Induced mutagenesis and hybridization in selection of spring wheat [Inducirovannyj mutagenез i gibridizatsiya v selektsii jarovoj mjagkoj pshenicy]. Omsk. 234. (In Russian).
- 5 ChUNETOVA Zh.Zh., NURMAKHANOVA A., ATABAYEVA S., PAKHRAD Zh. (2014) The combined effect of copper and salinity on the physiological and biochemical parameters of wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars. *European Biotechnology Congress, Italy*. P. 221.
- 6 Krupnov V.A. (1995) On the creation of isogenic lines of hard and soft wheat, adapted to the conditions of the Volga [O sozdanii izogennykh liniy tverdoy i myagkoj pshenicy, adaptirovannykh k usloviyam APovolzh'ja]. S-h. biologiya. Ser. Biologiyarastenii. 5:31-37. (In Russian).
- 7 Koval S.F. (2002) Research model of varieties of spring wheat isogenic lines and equivalents [Issledovaniye modeli sortov jarovoy pshenicy na izogennykh liniyakh i analogakh]. Problemy i perspektivy. Problemy selektsii sel'skhoz'yasvennykh rastenii Novosibirsk. IciG SO AN SSSR. P. 56-68. (In Russian).

- 8 Briggs F., Noulz P. (1972) Scientific bases of plant breeding [Nauchnyeosnovyselekciiirastanii]. Kolos, Moscow. – 399. (In Russian).
- 9 Udolskaya N.L. (1961) Breeding of spring wheat [Selekciiyarovoipshenicy]. Alma-Ata. – 183. (In Russian).
- 10 Borlaug N.E. (1980) Wheat breeding and its impact on world food supply. *Wheat Genet. Symp.* P. 36.
- 11 Udolskaya N.L. (1976) Introduction to biometrics[Vvedenie v biometriyu]. Nauka, Alma-Ata. – 24-33. (In Russian).
- 12 Lakin G.F. (1990) Biometrics [Biometriya]. Vysshajashkola, Moscow. – 324.(In Russian).
- 13 Ma C.Y., Feng J., Can A.H., Lin R.M., Xu S. (2011). Genetic analysis of Chinese differential cultivar early premium for yellow rust resistance genes. *Int. J. Agric. Biol.* 13(5): 683-688.
- 14 Sears E.R. (1988) History of Chinese Spring aneuploids // *Proseed. 7-th Intern. Wheat Genet. Symp.* Cambridge. 1: 3-6.
- 15 Zeng Z., Fu T., Tang Y., Chen Y., Ren Z. (2007). Identification and chromosomal locations of novel genes for resistance to powdery mildew and stripe rust in a wheat line 101-3. *Euphytica.* 156(1-2):89-94.
- 16 Zhang P., McIntosh R.A., Hoxha, Dong C. (2009). Wheat stripe rust resistance genes Yr5and Yr7 are allelic. *Theor. Appl. Genet.* 120: 25–29.
- 17 Zhang J.Y., Xu S.K., Zhang W.S., Zhao W.S., Zhang J.X. (2001). Monosomic analysis of resistance to stripe rust for source wheat line Jinghe 8811. *Acta. Agron. Sin.* 27: 273-277.