

ХАРАКТЕРИСТИКА СОРТІВ ПШЕНИЦІ М'ЯКОЇ УКРАЇНСЬКОЇ І РОСІЙСЬКОЇ СЕЛЕКЦІЇ ЗА АЛЕЛЯМИ ЛОКУСУ *csLV34*, ЗЧЕПЛЕНОГО З ГЕНОМ МУЛЬТИПАТОГЕННОЇ СТІЙКОСТІ *Lr34/Yr18/Pm38*

О.В. ГАЛАЄВ, Ю.М. СИВОЛАП

Селекційно-генетичний інститут – Національний центр насіннєзнавства та сортовивчення, Одеса
E-mail: galaev7@rambler.ru

Кодомінантний молекулярно-генетичний маркер csLV34 використано для вивчення колекції сортів пшениці м'якої, які створено в основних селекційних центрах України та Росії з 1912 по 2011 рр. Виявлено два алельних варіанти – csLV34a та csLV34b, асоційованих відповідно з відсутністю та присутністю гена Lr34/Yr18/Pm38. Аallel csLV34b досить поширений серед сортів української селекції, особливо часто зустрічається у сортах СГП. Одержані результати можуть використовуватися в селекційних програмах при доборі сортів пшениці з геном Lr34/Yr18/Pm38 в схрещування з сортами – носіями расоспецифічних генів для отримання нових сортів з кращою стійкістю до грибних захворювань.

Ключові слова: пшениця м'яка, гени стійкості до грибних захворювань, молекулярно-генетичний маркер, ПЛР.

Вступ. Ураження пшениці патогенними грибами є одним з основних факторів, що призводить до втрати врожаю та зниження його якості за рахунок мікотоксинів. Селекція стійких до фітопатогенів сортів пшениці є ефективним методом контролю грибних захворювань. На даний час ідентифіковано близько 67 генів стійкості до бурої листової іржі, 49 генів стійкості до жовтої іржі та 45 генів стійкості до борошнистої роси пшениці [1], які використовуються в селекційних програмах багатьох країн світу. Більшість з цих генів є расоспецифічними і, в зв'язку з появою нових вірулентних рас, не завжди ефективні. Незважаючи на те, що расоспецифічна стійкість забезпечує високоефективний захист, стійкість, яка не ґрунтується на специфічному упізнаванні між господарем і збудником, часто виявляється більш стабільною та довготривалою. Расоспецифічна стійкість характеризується не надчутливістю, а частковою стійкістю, пов'язаною з тривалим латентним періодом розвитку захворювання [2, 3]. Най-

більш важливе значення в селекції пшениці мають локуси загальної стійкості до листової та жовтої іржі і борошнистої роси *Lr34/Yr18/Pm38* (локалізовано на хромосомі 7DS) і *Lr46/Yr29/Pm39* (локалізовано на хромосомі 1BL), оскільки вони дозволяють одночасно добирати расоспецифічну і потенційно тривалу стійкість до трьох найбільш важливих біотрофних патогенів у пшениці, що завжди успадковується разом як одна менделююча ознака [4, 5]. Локус *Lr34/Yr18/Pm38* в комбінації з іншими расоспецифічними генами забезпечує високий рівень стійкості протягом багатьох десятиріч [6, 7]. Згаданий локус також асоційований з толерантністю до вірусу жовтої карликовості ячменю *Bdv1* [8, 9] і некрозом кінчика прапорцевого листка *Ltn1* [9].

Оскільки гени локусу мультипатогенної стійкості *Lr34/Yr18/Pm38* експресуються переважно на стадії дорослої рослини і можуть бути масковані дією інших основних генів, існує значний інтерес до розробки ефективних методів їх детекції. Фенотиповий прояв гена *Ltn1* був використаний Singh та ін. [9] для детекції гена *Lr34*, але мультигенний ефект на загальне проявлення некрозу кінчика прапорцевого листа та неоднакової експресії *Ltn1* в різних умовах може привести до сумнівних результатів. Одними з перших молекулярно-генетичних маркерів, асоційованих з *Lr34/Yr18/Ltn1*, були *Xgwm295* та *Xgwm1220* [4], але зазначені маркери не набули широкого використання в зв'язку з їх низькою маркувальною здатністю у різних сортах пшениці. Два нових мікросателітних маркери *Xcsm10* [10] та *csLVMS1* [11] показали високу діагностичну здатність для мультипатогенного локусу *Lr34/Yr18/Pm38* стійкості у сортах пшениці різного походження. При використанні зазначених маркерів існує складність в диференціації стійких гаплотипів від чутливих через малу різницю між алелями 206 та 208 п.н. за

маркером *Xcsm10* і 224 та 226 п.н. за маркером *csLVMS1* відповідно.

Найбільш широке використання для виявлення локусу мультипатогенної стійкості *Lr34/Yr18/Pm38* отримав молекулярно-генетичний маркер *csLV34* [12]. Кодомінантний маркер *csLV34*, щільно зчеплений з локусом *Lr34/Yr18/Pm38*, інтенсивно використовується для визначення присутності або відсутності гена *Lr34* в сортах пшениці Австралії [13], США, Великобританії [14], Індії [15], Канади [16] та світової колекції [14], але даний маркер виявився не діагностичним для деяких генотипів пшениць Канади та США, в отриманні яких використовувалась канадська лінія RL4137 [16, 17].

За допомогою хімічного і фізичного мутагенезу Krattinger et al. [18] ідентифікували ген АВС-транспортер як єдиний кандидат для всіх трьох генів стійкості. Первинний аналіз послідовності АВС-транспортера локусу *Lr34/Yr18/Pm38* виявив два основних гаплотипи. Стійкий сорт Chinese Spring (*Lr34+*) і чутливий сорт Renan (*Lr34+*) розрізняються за трьома мутаціями усередині послідовності АВС-транспортера. Дві однонуклеотидні заміни ідентифіковано в інтроні 4 (А/Т) і екзоні 12 (С/Т) та одна тринуклеотидна делеція в екзоні 11 (Del/ТТС) [18]. Стійкий гаплотип А/Del/С позначено як *Lr34/Yr18a*, чутливий гаплотип Т/ТТС/Т – *Lr34/Yr18b*. У подальшому ідентифіковано ще п'ять чутливих гаплотипів, які характеризуються різними мутаціями в послідовності ДНК гена АВС-транспортера: однонуклеотидні заміни в екзоні 22 (G/Т) (гаплотип *Lr34/Yr18d*) [17, 19], екзоні 12 (С/Т) (*Lr34/Yr18g*) [20], інтронах 4 та 6 (*Lr34/Yr18e*) [19] та однонуклеотидні делеції в інтроні 4 (А/–) (*Lr34/Yr18c*) [17] та екзоні 10 (А/–) (*Lr34/Yr18f*) [20].

Детекцію алельного стану локусу *Lr34* в 81 сорті української селекції виконано Кареловим та ін. [21] за допомогою розроблених Evans et al. [22] двох пар алель-специфічних праймерів, що основані на аналізі делеції в екзоні 11. Авторами показано, що стійкий алель *Lr34+* ідентифіковано у 44 % проаналізованих сортів.

Мета нашого дослідження полягала в аналізі алельного стану локусу *csLV34* в 260 сортах пшениці м'якої озимої різного географічного походження для виявлення гена *Lr34/Yr18/*

Pm38, а також для визначення походження вказаного гена в сучасних сортах пшениці.

Матеріали і методи. Матеріалом для досліджень слугували 253 сорти м'якої пшениці з робочих колекцій відділів генетики та геноміки і біотехнології Селекційно-генетичного інституту – НЦНС. Серед вивчених генотипів 214 сортів різних селекційних центрів України, 39 сортів Росії. Як позитивний контроль використовували сорти Chinese Spring та Farandol – носії гена *Lr34*, як негативний контроль – сорт Renan та сорти – носії генів *Lr9* (Transfer), *Lr19* (Agatha), *Lr24* (Agent), *Lr37* (VPM1).

ДНК виділяли з п'ятиденних паростків за допомогою СТАБ-буфера [23]. Досліджували ДНК п'яти індивідуальних рослин кожного сорту. Для виявлення гена *Lr34/Yr18/Pm38* серед 260 сортів м'якої пшениці використовували кодомінантний маркер *csLV34* до гена сульфат-транспортера, який щільно зчеплений з геном АВС-транспортера, що забезпечує мультипатогенну стійкість. Зазначений маркер виявив два алеля: *csLV34a* довжиною 229 п.н. та *csLV34b* довжиною 150 п.н., асоційованих відповідно з відсутністю та присутністю гена *Lr34/Yr18/Pm38* [12, 14]. Вказані алелі відрізнялись нуклеотидною делецією розміром 79 п.н. в четвертому інтроні гена сульфат-транспортера (рис. 1). ПЛР зі спрямованими праймерами до локусу *csLV34* здійснювали на термоциклері «Терцик» («ДНК-технологія», РФ). Реакційна суміш об'ємом 25 мкл містила буфер (67 мМ трис-НСІ рН 8,8; 16,6 мМ (NH₄)₂SO₄; 1,5 мМ MgCl₂; 0,03 % Tween-20); 0,2 мМ кожного dNTP; 0,25 мкМ праймера; 20 нг ДНК; 0,8 од. Таq-полімерази. Поверх реакційного розчину нашаровували по 30 мкл мінеральної олії. Умови реакції: денатурація при 94 °С протягом 30 с (початкова – 2 хв), відпалювання при 55 °С – 30 с, елонгація при 72 °С – 1 хв (заклучна елонгація – 4 хв). Продукти ампліфікації (10-мікролітрову аліквоту ПЛР-суміші) фракціонували у 9%-ному поліакриламідному гелі у 1×ТВЕ. Електрофорез в поліакриламідному гелі проводили при постійній напрузі 500 В в апараті для вертикального гель-електрофорезу «Hoefler Scientific Instruments» (США). Візуалізацію продуктів електрофоретичного розподілу здійснювали імпрегуванням гелів нітратом срібла. Відеозображення і розміри амплі-

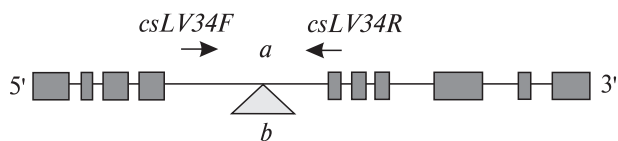


Рис. 1. Схематичне зображення гена сульфат-транспортера пшениці з ділянкою всередині інтрону 4, обмеженою парєю праймерів *csLV34F* та *csLV34R* [12]. Алелі *csLV34a* та *csLV34b* відрізняються нуклеотидною делецією розміром 79 п.н. Сіримми прямокутниками позначено екзони

фікованих фрагментів отримували за допомогою відеосистеми «ImageMaster VDS» («Amersham Pharmacia Biotech», США) згідно з інструкцією користувача устаткування. Молекулярну масу отриманих ампліконів калібрували з використанням стандарту рUC19/MspI та 100 bp DNA Ladder. Статистичну обробку отриманих результатів виконували за загальноприйнятими методиками [24].

Результати досліджень та їх обговорення.
Походження гена *Lr34/Yr18/Pm38* в зародковій плазмі пшениці. Згідно з літературними даними відомо, що алель *csLV34b*, асоційований з геном мультипатогенної стійкості *Lr34/Yr18/Pm38*, походить від старого італійського популятивного сорту Rieti. Італійським селекціонером Nazareno Strampelli у 1907 р. шляхом схрещування стійкої чистої лінії пшениці, добраної ним від сорту Rieti, високоврожайного голландського сорту Wilhelmina та скоростиглого, стійкого до полягання японського Akagomughi, створені пшениці Mentana, Ardito, Ballila, Villa Glogi та ін., які з успіхом використовувалися у схрещуваннях селекціонерами багатьох країн світу [25]. Так, за участі сорту Mentana (носії алеля *csLV34b*), який інтродукований в Південній Америці, отримано сорт Frontana. Через Frontana алель *csLV34b* попав в зародкову плазму пшениць США, Канади, CIMMYT. Mentana

Таблиця 1. Аналіз алельного стану локусу *csLV34* у 26 старих українських і російських сортів пшениці м'якої (перелік за роками створення)

Сорт	Алелі локусу <i>csLV34</i> (a, b)	Родовід	Сорт	Алелі локусу <i>csLV34</i> (a, b)	Родовід
<i>1912–1933 pp.</i>			Ульянівка	a	Добір від сорту Білоколоса безоста
Кооператорка	a	Добір від сорту Кримка	Лісостепка 75	a	Українка × Лісостепка 74
Кримка місцева	a	Стародавній сорт	Одеська 12	a	Земка × Гостіанум 237
Банатка	a	Стародавній сорт Угорщини	Артемівка	a	Добір від сорту Місцева
Земка	a	Добір від сорту Місцева	<i>1948–1959 pp.</i>		
Українка	a	Добір від сорту Банатка	Одеська 16	a	Добір від сорту Одеська 12
Українка 0246	a	Добір від сорту Банатка	Зенітка	a	Добір від сорту Гостіанум 237
Гостіанум 237	a	Добір від сорту Місцева харківська	Веселоподолянська 499	a	Ковейл (США) × Мільтурум 14
Гірка 0274	b	Добір від сорту Місцева одеська	Білоцерківська 198	a	Еритроспермум 15 × Ковейл (США)
<i>1934–1947 pp.</i>			Одеська 26	a	Одеська 3 × Лютесценс 17
Одеська 3	a	Кооператорка × Гостіанум 237	Одеська безоста	a	Одеська 3 × Лютесценс 17
Мільтурум перерод	a	Родовід невідомий	Степова	a, b	Безоста 4 × Одеська 16
Мільтурум 553	a	Мільтурум 321 × Kitchenener	Скороспелка 1	b	Кандер-Фулькастер 266 287 (США) × Клейн 33 (Аргентина)
Еритроспермум 15	a	Місцева × Українка	Скороспелка 36	b	Те саме
Лютесценс 17	a	Місцева × Українка			

■ *Характеристика сортів пшениці м'якої української і російської селекції за алелями локусу csLV34* ■

був також інтродукований в інших частинах світу, таких як Туреччина і Китай, де вирощувався на великих площах протягом тривалого періоду, почасти через свою стійкість до іржі

[26, 27]. Донором алеля *csLV34b* у європейських сортів пшениці озимої, в тому числі і у Безостої 1, є сорт *Argito* [14]. Таким чином, враховуючи літературні дані щодо походження сортів,

Таблиця 2. Розповсюдження алелів локусу *csLV34* у сортів української селекції

Алелі	<i>n</i>	Частота генотипу $p \pm s_p, \%$	Сорт, лінія
<i>Північ</i>			
<i>a</i>	19	52,7 ± 8,3	Киянка, Київська остиста, Золотоколоса, Снігурка, Експромт, Крижинка, Фаворитка, Богдана, Миронівська 264, Миронівська 808, Миронівська ювілейна, Іллічівка, Миронівська 33, Мирич, Миронівська 65, Мирхард, Миронівська остиста, Смуглянка, Іванівська остиста
<i>b</i>	13	36,2 ± 8,0	Веселка, Олеся, Перлина лісостепу, Либідь, Ясочка, Циганка, Київська 8, Елегія, Веснянка, Володарка, Хуртовина, Подолянка, Миронівська 27
<i>a + b</i>	4	11,1 ± 5,2	Білоцерківська напівкарликова, Ятрань 60, Колумбія, Мирлебен
<i>Схід</i>			
<i>a</i>	6	54,5 ± 15,0	Донецька 48, Білосніжка, Дар Луганщини, Напівкарлик 1, Харківська 105, Астет луганський
<i>b</i>	5	45,5 ± 15,0	Донецька напівкарликова, Харківська 96, Харус, Василина, Апогей луганський
<i>Центр</i>			
<i>a</i>	4	80,0 ± 17,9	Диканька, Українка полтавська, Коломак 3, Коломак 5
<i>b</i>	1	20,0 ± 17,9	Співанка
<i>Південь</i>			
<i>a</i>	34	23,3 ± 3,5	Прибій, Одеська 66, Чайка, Південна зоря, Пересвіт, Одеська 133, Одеська 162, Одом, Вимпел од., Одеська 266, Одеська 267, Струмок, Хвиля, Лузанівка од., Любава од., Хист, Оксана, Безмежна, Турунчук, Красень, Польовик, Епоха од., Ватажок, Одеська 120, Прокоф'євка, Червона, Повага, Довіра, Еритроспермум 2917, Одеська остиста напівінтенсивна, Шестопалівка, Розмай, Херсонська остиста, Кнопа
<i>b</i>	86	58,9 ± 4,0	Росинка, Еритроспермум 127, Бригантіна, Обрій, Прогрес, Одеська червоноколоса, Ольвія, Одеська 132, Юннат одеський, Золотава, Федорівка, Одеська 161, Одеська 265, Символ од., Фантазія од., Тіра, Вікторія од., Застава од., Лада од., Лелека, Лютесценс 23397, Нікосія, Панна, Прима од., Сирена од., Селянка, Зустріч, Куяльник, Пошана, Дальницька, Вдала, Землячка од., Писанка, Супутниця, Господиня, Зміна, Скарбниця, Єдність, Заможність, Запорука, Косовиця, Литанівка, Благодарка од., Бунчук, Годувальниця од., Місія од., Служниця од., Жайвір, Заграва од., Істина, Вихованка од., Задумка, Звитяга, Зиск, Княгиня Ольга, Лад, Наснага, Нива, Бриз, Буревісник од., Лан, Фрегат од., Якір од., Злагода, Нагорода од., Гурт, Журавка, Лебідка, Ліра, Отаман, Дріада 1, Світанок 1, Альбатрос од., Українка од., Красуня, Ветеран, Вілен, Ера, Лановий, Мелодія, Софійка, Чорноброва, Херсонська безоста, Находка 4, Херсонська 99, 5/55-91
<i>a + b</i>	26	17,8 ± 3,1	Степова, Одеська 51, Одеська напівкарликова, Зірка, Прометей, Одеська 117, Ювілейна 75, Порада, Леля, Знахідка од., Кірія, Ліона, Антонівка, Дюк, Подяка, Голубка, Дарунок од., Білява, Борвій, Ужинок, Одеська 130, Доброчин, Зорепад, Ластівка, Небокрай, Пилипівка

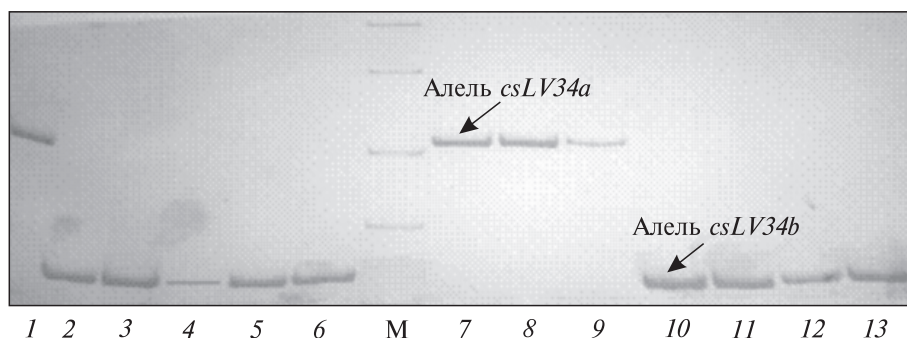


Рис. 2. Електрофореграма продуктів ампліфікації ДНК сортів пшениці м'якої за локусом *csLV34*: М – маркер молекулярної маси рUC19 DNA/*MspI*; 1 – негативний контроль сорт Renan; 2 – позитивний контроль сорт Chinese Spring – носій гена *Lr34*; 3, 4 – Перлина лісостепу; 5, 6 – Альбатрос одеський; 7, 8 – Миронівська 808; 9–11 – Одеська напівкарликова; 12, 13 – Селянка

алель *csLV34b* потрапив до українських і російських сортів пшениці від Безоста 1. Оскільки закордонні автори використовували для детекції гена *Lr34/Yr18/Pm38* тільки сорти Безоста 1 та Кавказ, викликає інтерес дослідження старих українських і російських сортів на наявність цього гена мультипатогенної стійкості.

У 26 аналізованих старих українських і російських сортів алель *csLV34b* довжиною 150 п.н. виявлено тільки у сортів Гірка 0274, Степова, Скороспелка 1 і Скороспелка 36 (табл. 1). Наявність алеля *csLV34b*, асоційованого з геном *Lr34/Yr18/Pm38*, у сортів Скороспелка 1 і Скороспелка 36 не викликає запитань, бо ці сорти створені П.П. Лук'яненко, як і Скороспелка 2, шляхом гібридизації за участі сорту Ardito. Від схрещування Лютесценс 17 з Скороспелкою 2 отриманий сорт Безоста 4, добо-

ром з останнього був створений сорт Безоста 1. Популятивний сорт Степова складався з двох генотипів за локусом *csLV34 aa* та *bb*, при цьому присутність алеля *csLV34b* пов'язана з сортом Безоста 4 (табл. 1).

Походження гена *Lr34/Yr18/Pm38* в старому одеському пізньостиглому сорті пшениці ярої Гірка 0274, що створений А.О. Сапегіним шляхом індивідуального добору з місцевих сортів-популяцій, невідомо. Можливо, цей ген був присутнім ще у перших сортів-популяцій, що були завезені на територію України селянами-переселенцями наприкінці XIX – початку XX сторіч. Наявність літературних даних про стійкість сорту Гірка 0274 до іржі [28] є підтвердженням присутності гена *Lr34/Yr18/Pm38*. Оскільки сорт Гірка 0274 не використовувався в селекційних програмах, він не може вважатися

Таблиця 3. Розповсюдження алелів локусу *csLV34* у сортів російської селекції

Алелі	n	Частота генотипу	Сорт, лінія
<i>Західний Сибір та Поволжжя</i>			
a	11	64,7 ± 11,6	Зоря, Північна зоря, Омська озима, Казанська 285, Казанська 237, Омська 2, Саратовська 25, Лютесценс 7, Альбідум 114, Альбідум 12, Багратіонівка
b	4	23,5 ± 10,3	Омська 3, Омська 4, Омська 5, Гостіанум 274
a + b	2	11,8 ± 7,8	Гостіанум 273, Сибірська нива
<i>Північний Кавказ</i>			
a	8	61,5 ± 13,5	Аврора, Скіф'янка, Юна, Батько, Победа 50, Краснодарська 99, Донська, Донський сюрприз
b	5	38,5 ± 13,5	Безоста 1, Кавказ, Донсимб, Спартанка, Станична

першоджерелом гена *Lr34/Yr18/Pm38* в сортах української і російської селекції.

Алельний стан локусу *csLV34* у сортів української та російської селекції. Проаналізовано колекцію з 198 сортів української та 30 російської селекції, які створені в основних селекційних центрах з 1959 (рік створення Безостої 1) по 2011 рр. (табл. 2 і 3). За результатами ПЛР з парою праймерів до локусу *csLV34* виявлено тільки два однозначних алеля: *csLV34a* довжиною 229 п.н. та *csLV34b* довжиною 150 п.н. (рис. 2). Неоднозначний алель *csLV34c* [14] в досліджених сортах не виявлено.

У більшості українських та російських сортів пшениці виявлено один з двох алелів локусу *csLV34* – відповідно 87,9 та 93,3 %. Гетерогенні за цим геном сорти склалися із генотипів *aa* та *bb* з різним співвідношенням частот генотипів. Найбільше поширення алель *csLV34b* отримав серед сортів Півдня України ($58,9 \pm 4,0$ %). На Півночі та у Центрі України серед сортів пшениці м'якої озимої найбільш поширений алель *csLV34a* (від 52,7 до 80,0 %) (табл. 2). На Сході України частоти алелів *csLV34a* ($54,5 \pm 15,0$ %) та *csLV34b* ($45,5 \pm 15,0$ %) достовірно не відрізняються. У російських сортах Західного Сибіру та Поволжжя частота алеля *csLV34b* дорівнює $23,5 \pm 10,3$ %, на Північному Кавказі – $38,5 \pm 13,5$ %. Висока частота алеля *csLV34b*, асоційованого з геном *Lr34/Yr18/Pm38*, в сортах Півдня України пов'язана з активним використанням в се-

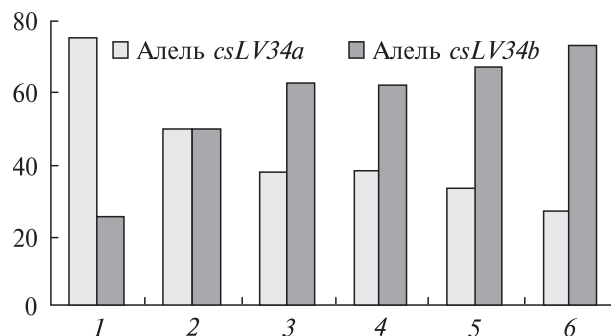


Рис. 3. Гістограма розподілу частот (по вертикалі, %) алелів локусу *csLV34* в сортах пшениці м'якої СГІ–НЦНС різних етапів селекції (по горизонталі: 1 – 1960–1967 рр., 2 – 1968–1975 рр., 3 – 1976–1990 рр., 4 – 1991–1996 рр., 5 – 1996–2004 рр., 6 – з 2005 р. до цього часу)

лекційних програмах сортів – носіїв вказаного алеля: Безоста 1, Одеська 51, Одеська напівкарликова, Зірка, Альбатрос одеський, Вікторія одеська, Українка одеська та Селянка. Висока частота алеля *csLV34a*, асоційованого з відсутністю гена *Lr34/Yr18/Pm38*, в сортах Півночі та Центру України і Західного Сибіру пов'язана з активним використанням в селекційних програмах адаптованих для даних регіонів морозостійких сортів – носіїв зазначеного алеля: Ульяновка, Миронівська 808, Багратіонівка.

Слід зазначити, що ген *Lr34/Yr18/Pm38* не є ефективним в Україні та Росії. Рослини пшениці з наявністю лише зазначеного гена мають ступінь ураження листовою іржею в межах

Таблиця 4. Розподіл сортів пшениці м'якої озимої СГІ–НЦНС за етапами селекції [33] та кількість досліджених за локусом *csLV34* сортів

Етап селекції	Роки вирощування у виробництві	Сорти (основні представники)	Кількість сортів, що досліджувались
II	1960–1967	Одеська безоста, Степова	2
III	1968–1975	Прибій, Одеська 51	2
IV	1976–1990	Одеська напівкарликова, Обрій, Зірка, Одеська червоноколоса, Юннат одеський	25
V	1991–1996	Альбатрос одеський, Українка одеська, Федорівка	15
VI	1997–2004	Фантазія одеська, Красуня одеська, Вікторія одеська, Ніконія, Застава одеська, Лузанівка одеська	26
VII	з 2005 до цього часу	Одеська 267, Селянка, Куяльник, Знахідка одеська, Сирена одеська, Писанка, Вдала, Антонівка, Турунчук	68

15–90 % [7, 29, 30]. Експресія гена стійкості *Lr34/Yr18/Pm38* залежить від температури навколишнього середовища та стадії онтогенезу рослини. Прояв гена *Lr34/Yr18/Pm38* відбувається у польових умовах в діапазоні від 0 до 20 °С, при збільшенні температури експресія гена інгібується [31]. Незважаючи на низьку ефективність гена *Lr34/Yr18/Pm38*, ряд дослідників встановили, що комбінація його з іншими расоспецифічними генами, такими як *Lr13*, *Lr22a*, *Lr26*, *Lr35* та *Lr37*, значно підвищує рівень польової стійкості [6, 7]. Відомий також позитивний вплив *Lr34/Yr18/Pm38* на гени стійкості до стеблової іржі [32]. При розподілі досліджених сортів пшениці м'якої озимої Селекційно-генетичного інституту – НЦНС за етапами селекції згідно з рекомендаціями Литвиненко [3] (табл. 4), виявлено збільшення частоти алеля *csLV34b* з кожним новим етапом (рис. 3). Це свідчить про збереження ефективності гена *Lr34/Yr18/Pm38* на Півдні України (при умові присутності інших генів расоспецифічної стійкості), яка пов'язана зі стійкістю до листової і жовтої іржі, борошнистої роси та вірусу жовтої карликовості ячменю, що сприяло добору селекціонерами генотипів рослин з цим геном.

Висновки. При використанні кодомінантного молекулярно-генетичного маркера *csLV34*, щільно зчепленого з геном мультипатогенної стійкості *Lr34/Yr18/Pm38*, проведено аналіз алельного стану локусу *csLV34* серед сортів пшениці м'якої української і російської селекції. Виявлено два алеля вказаного локусу: *csLV34a* довжиною 229 п.н. та алель *csLV34b* довжиною 150 п.н., асоційованих відповідно з відсутністю та присутністю гена *Lr34/Yr18/Pm38*. Найбільш старим сортом, у якому ідентифіковано алель *csLV34b*, не пов'язаний з італійським сортом Ardito, виявився одеський сорт пшениці ярої Гірка 0274. Оскільки сорт Гірка 0274 не використовувався в селекційних програмах, першоджерелом гена *Lr34/Yr18/Pm38* в сортах української і російської селекції є сорт Безоста 1, що підтверджує загальноприйняту гіпотезу. На Півночі та у Центрі України, як і серед сортів пшениці м'якої озимої російської селекції, найбільш поширеним є алель *csLV34a* (від 52,7 до 80,0 %). На відміну від зазначених сортів найбільше поширення серед сортів Півдня України отримав алель *csLV34b* (67,8 %).

CHARACTERIZATION OF THE COMMON WHEAT VARIETIES OF UKRAINIAN AND RUSSIAN BREEDING BY ALLELES OF *csLV34* LOCUS CLOSELY LINKED WITH *Lr34/Yr18/Pm38* MULTIPATHOGEN RESISTANCE GENE

A.V. Galaev, Yu.M. Sivolap

Plant Breeding and Genetics Institute – National Center of Seed and Cultivar Investigations, Odessa
E-mail: galaev7@rambler.ru

Co-dominant molecular-genetic marker *csLV34* was used to examine a collection of common wheat varieties created in the main breeding centers of Ukraine and Russia from 1912 to 2011 years. Two allelic variants *csLV34a* and *csLV34b* associated, respectively, with the absence and presence of *Lr34/Yr18/Pm38* gene were revealed. Allele *csLV34b* commonly found among varieties of Ukrainian selection, especially common in varieties of Plant Breeding and Genetics Institute (Odessa). The results can be used in breeding programs to select wheat varieties with the gene *Lr34/Yr18/Pm38* for use in crossing with varieties carrying the race non-specific genes and develop new varieties with better resistance to fungal diseases.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. McIntosh R.A., Dubcovsky J., Rogers W.J. et al. Catalogue of gene symbols for wheat: 2011 suppl. <http://www.shigen.nig.ac.jp/wheat/komugi/genes/macgene/supplement2011.pdf>
2. Caldwell R.M. Breeding for general and/or specific plant disease resistance / Eds K.W. Finlay, K.W. Shepherd // Proc. 3rd Int. Wheat Genet. Symp. – Canberra, 1968. – P. 263–272.
3. Rubiales D., Niks R.E. Characterisation of *Lr34*, major gene conferring non-hypersensitive resistance to wheat leaf rust // Plant Dis. – 1995. – **94**. – P. 1208–1212.
4. Spielmeyer W., McIntosh R.A., Kolmer J., Lagudah E.S. Powdery mildew resistance and *Lr34/Yr18* genes for durable resistance to leaf and stripe rust cosegregate at a locus on the short arm of chromosome 7D of wheat // Theor. Appl. Genet. – 2005. – **111**. – P. 731–735.
5. Lillemo M., Asalf B., Singh R.P. et al. The adult plant rust resistance loci *Lr34/Yr18* and *Lr46/Yr29* are important determinants of partial resistance to powdery mildew in bread wheat line Saar // Theor. Appl. Genet. – 2008. – **116**. – P. 1155–1166.
6. Kolmer J.A. Genetics of resistance to wheat leaf rust // Annu. Rev. Phytopathol. – 1996. – **34**. – P. 435–455.
7. Штубей Т.Ю. Цитофизиологические аспекты возрастной устойчивости мягкой пшеницы к возбудителю бурой ржавчины *Puccinia triticina* Erikss : Автореф. дис... канд. биол. наук. – М., 2009. – 24 с.
8. Singh R.P. Genetic association of leaf rust resistance gene *Lr34* with adult plant resistance to stripe rust

- in bread wheat // *Phytopathology*. – 1992. – **82**. – P. 835–838.
9. Singh R.P. Association between gene *Lr34* for leaf rust resistance and leaf tip necrosis in wheat // *Crop Sci.* – 1992. – **32**. – P. 874–878.
 10. Bossolini E., Krattinger S.G., Keller B. Development of SSR markers specific for the *Lr34* resistance region of wheat using sequence information from rice and *Aegilops tauschii* // *Theor. Appl. Genet.* – 2006. – **113**. – P. 1049–1062.
 11. Spielmeier W., Singh R.P., McFadden H. et al. Fine scale genetic and physical mapping using interstitial deletion mutants of *Lr34/Yr18*: A disease resistance locus effective against multiple pathogens in wheat // *Theor. Appl. Genet.* – 2008. – **116**, № 4. – P. 481–490.
 12. Lagudah E.S., McFadden H., Singh R.P. et al. Molecular genetic characterization of the *Lr34/Yr18* slow rusting resistance gene region in wheat // *Theor. Appl. Genet.* – 2006. – **114**. – P. 21–30.
 13. Singh D., Park R.F., McIntosh R.A. Characterisation of wheat leaf rust resistance gene *Lr34* in Australian wheats using components of partial resistance and molecular markers // *Aust. J. Agric. Res.* – 2007. – **58**. – P. 1106–1114.
 14. Kolmer J.A., Singh R.P., Garvin D.F. et al. Analysis of the *Lr34/Yr18* rust resistance region in wheat germplasm // *Crop Sci.* – 2008. – **48**. – P. 1841–1852.
 15. Priyamvada T.R., Saharan M.S., Chatrath R. et al. STS marker based tracking of slow rusting *Lr34* gene in Indian wheat genotypes // *Indian J. Biotechnol.* – 2009. – **8**. – P. 207–213.
 16. McCallum B.D., Somers D.J., Humphreys D.G., Cloutier S. Molecular marker analysis of *Lr34* in Canada Western Red Spring wheat cultivars // *Proc. 11th Int. genet. symp.* – Brisbane, 2008. – P. 137–140.
 17. Lagudah E.S., Krattinger S.G., Herrera-Foessel S. et al. Gene-specific markers for the wheat gene *Lr34/Yr18/Pm38* which confers resistance to multiple fungal pathogens // *Theor. Appl. Genet.* – 2009. – **119**. – P. 889–898.
 18. Krattinger S.G., Lagudah E.S., Spielmeier W. et al. A putative ABC transporter confers durable resistance to multiple fungal pathogens in wheat // *Science*. – 2009. – **323**. – P. 1360–1363.
 19. Cao S., Carver B.F., Zhu X. et al. A single-nucleotide polymorphism that accounts for allelic variation in the *Lr34* gene and leaf rust reaction in hard winter wheat // *Theor. Appl. Genet.* – 2010. – **121**, № 2. – P. 385–392.
 20. Dakouri A., McCallum B.D., Walichnowski A.Z., Cloutier S. Fine-mapping of the leaf rust *Lr34* locus in *Triticum aestivum* (L.) and characterization of large germplasm collections support the ABC transporter as essential for gene function // *Theor. Appl. Genet.* – 2010. – **121**, № 2. – P. 373–384.
 21. 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 // *Cytology and Genetics*. – 2011. – **45**, № 5. – P. 271–276.
 22. Evans S., Lagudah E.S., Krattinger S.G. et al. Gene-specific markers for the wheat gene *Lr34/Yr18/Pm38* which confers resistance to multiple fungal pathogens // *Theor. Appl. Genet.* – 2009. – **119**. – P. 889–898.
 23. Использование ПЦР-анализа в генетико-селекционных исследованиях: Науч.-метод. руководство / Под ред. Ю.М. Сиволапа. – Киев: Аграр. наука, 1998. – 156 с.
 24. Рокицкий П.Ф. Биологическая статистика. – М.: Колос, 1973. – 327 с.
 25. Рабинович С.В. Современные сорта пшеницы и их родословные. – К.: Урожай, 1972. – 328 с.
 26. Borghi B. Italian wheat pool // *The world wheat book: A history of wheat breeding* / Eds A.P. Bonjean, W.J. Angus. – London, 2001. – P. 289–309.
 27. Braun H.J., Zencirci N., Altay F. et al. Turkish wheat pool // *Ibid.* – P. 851–879.
 28. Долгушин Д.А. История сорта // *Яровизация*. – 1935. – № 3. – С. 13.
 29. Kolmer J.A., Liu J.Q. Inheritance of leaf rust resistance in the wheat cultivars AC Majestic, AC Splendor, and AC Karma // *Can. J. Plant Pathol.* – 2002. – **24**. – P. 327–331.
 30. Бабаянц Л.Т., Бабаянц О.В., Васильев А.А., Трасковецкая В.А. Расовый состав *Puccinia recondita* Rob. ex Desm. f. sp. *tritici* в степи Украины и сортоустойчивость пшеницы // *Зб. наук. пр. СГІ*. – 2004. – Вип. 6 (46). – С. 279–288.
 31. Marshall D. Virulence of *Puccinia recondita* in Texas from 1988 to 1990 // *Plant Dis.* – 1992. – **76**. – P. 296–299.
 32. Kerber E.R., Aung T. Leaf resistance gene *Lr34* associated with non suppression of stem rust resistance in the wheat cultivar Canthatch // *Phytopathology*. – 1999. – **88**. – P. 518–521.
 33. Литвиненко М.А. Відділ селекції та насінництва пшениці в 100-річній історії інституту // *Зб. наук. пр. СГІ-НЦНС*. – 2012. – Вип. 20 (60). – С. 11–27.

Надійшла 02.11.12