

**СЕЛЕКЦІЙНО-ГЕНЕТИЧНИЙ ІНСТИТУТ – НАЦІОНАЛЬНИЙ ЦЕНТР
НАСІННЄЗНАВСТВА ТА СОРТОВИВЧЕННЯ
НАЦІОНАЛЬНОЇ АКАДЕМІЇ АГРАРНИХ НАУК УКРАЇНИ**

Кваліфікаційна наукова
праця на правах рукопису

КІРЧУК ЄВГЕНІЙ ІЛЛІЧ

УДК 633.11.097.3:632.4:575.1:86.01

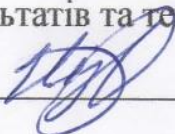
ДИСЕРТАЦІЯ
**СЕЛЕКЦІЙНЕ ПОКРАЩЕННЯ ПШЕНИЦІ М'ЯКОЇ ОЗИМОЇ ШЛЯХОМ
КОМБІНУВАННЯ РІЗНИХ ГЕНЕТИЧНИХ СИСТЕМ СТІЙКОСТІ ДО БУРОЇ
ІРЖІ ДЛЯ УМОВ СТЕПОВОЇ ЗОНИ УКРАЇНИ**

201 Агрономія

20 Аграрні науки та продовольство

Подається на здобуття ступеня доктора філософії

Дисертація містить результати власних досліджень. Використання ідей,
результатів та текстів інших авторів мають посилання на відповідне джерело


_____ Є. І. Кірчук

Наукові керівники:

Алексєенко Євгеній Вікторович,

кандидат сільськогосподарських наук;

Голуб Євгенія Анатоліївна,

кандидат сільськогосподарських наук

Одеса – 2024

АНОТАЦІЯ

Кірчук Є. І. Селекційне покращення пшениці м'якої озимої шляхом комбінування різних генетичних систем стійкості до бурої іржі для умов степової зони України. – Кваліфікована наукова праця на правах рукопису.

Дисертація на здобуття наукового ступеня доктора філософії за спеціальністю 201 Агронімія. – Селекційно-генетичний інститут – Національний центр насіннезнавства та сортовивчення України, Одеса, 2024.

У дисертаційній роботі представлено результати досліджень зі створення селекційного матеріалу пшениці м'якої озимої із пролонгованою стійкістю до бурої іржі шляхом комбінування різних генетичних систем контролю даної ознаки.

В умовах півдня України вперше досліджено селекційну цінність колекційного та селекційного матеріалу щодо стійкості до бурої іржі залежно від присутності генетичних систем різного еколого-географічного походження. Виявлено ефективність комбінування в одному генотипі досліджених генетичних систем при створенні селекційного матеріалу з пролонгованою стійкістю до зазначеної хвороби. З метою підвищення ефективності комбінування (пірамідкування) різних генетичних систем стійкості до бурої іржі розроблено спеціальну схему селекційного процесу. За її використання одержано новий вихідний матеріал для селекції (7 ліній озимої м'якої пшениці) із пірамідальною стійкістю та комплексом інших господарсько- і біологічно цінних ознак і властивостей. Набули подальшого розвитку дослідження, щодо особливостей успадкування ознаки стійкості пшениці м'якої озимої до бурої іржі у популяціях гібридів F_2 від схрещувань батьківських компонентів з різним рівнем стійкості.

На основі аналізу сучасного стану теоретичних досліджень в Україні та за її межами, щодо проблеми створенні сортів стійких до основних хвороб, і зокрема, до бурої іржі було обґрунтовано актуальність теми дисертаційної роботи, сформульована мета роботи, яка полягає у створення вихідного матеріалу пшениці м'якої озимої із пролонгованою стійкістю до бурої іржі за залучення в гібридизацію

генетичного матеріалу різного еколого-географічного походження, визначено завдання та розроблено програму досліджень.

У роботі представлено опис природно-кліматичних умов, вихідного матеріалу і методики проведення досліджень. Польові експерименти провадили у 2020-2024 роках на полях СГІ – НЦНС, які прилягають до межі міста Одеси, у сівозміні відділу селекції та насінництва пшениці. Метеорологічні умови за роками проведення досліджень дещо різнились між собою, що було враховувано при аналізі експериментальних даних. Матеріалом для вивчення слугували колекційні та селекційні зразки озимої м'якої пшениці з генетичними системами стійкості до бурої іржі різного еколого-географічного походження: сорти та селекційні лінії з пшенично-житніми транслокаціями, селекції СГІ–НЦНС та інших селекційних установ України; селекційний матеріал із генами стійкості від диких злаків (*Aegilops cylindrica*, *Aegilops tauschii*); селекційні зразки західноєвропейського походження; гібридний матеріал, що містить в генотипі генетичну конструкцію *Lr34+*; рекомбінантні лінії, що несуть активні гени *Lr 21*, *Lr26*, *Lr34*, та *Lr Amigo*, отримані у відділі фітопатології та ентомології СГІ – НЦНС («Фіто»).

Проаналізовано колекційний матеріал різного походження, щодо вікової та ювенільної стійкості. Досліджуваний матеріал був згрупований у декілька екологічних груп залежно від його географічного походження: «СГІ–НЦНС», «Установи системи НААН» «Західна Європа» та «SIMMIT–ICARDA–Turkey». В результаті польової (на штучному інфекційному фоні) та лабораторної оцінки колекційних зразків, які належать до різних генетичних пулів було встановлено їх потенційний рівень стійкості до бурої іржі. Виявлено, що найбільш ефективними джерелами за середнім показником стійкості були генотипи, які належали до груп «Установи системи НААН» та «Західна Європа» із середнім балом ювенільної стійкості – 6,5 та 5,2, та вікової – 7,2 та 7,4 бала відповідно. Серед генотипів екологічного пулу «СГІ–НЦНС» попри низький середній рівень стійкості продовж онтогенезу рослин пшениці м'якої озимої (4,6 і 6,6 бала відповідно) можна було виділити окремі зразки із високим показником стійкості на рівні 9 балів. Генетичний

пул «CIMMYT-ICARDA-Turkey» показав суттєво нижчий бал за даною ознакою і знаходився на останньому місці у графіку ранжування зразків.

На матеріалі завершальних етапів селекції (рекомбінантні лінії I та II конкурсного сортовипробування) досліджено ефекти джерел стійкості (генетичних систем) різного походження на врожайність та стійкість до бурої іржі в процесі онтогенезу. Було проведено групування селекційних ліній залежно від еколого-географічного походження батьківських компонентів: «Сербія-Одеса», «Lr34», «Західна Європа», «CIMMYT-ICARDA-Turkey», «Транслокація (1BL/1RS)+Lr34+західна Європа», «Дикі родичі» (*Aegilops cylindrica*, *Aegilops Taushi*). В результаті досліджень було встановлено, що за середніми показниками стійкості в процесі онтогенезу (ювенільна та вікова) та врожайності (фаза дорослої рослини) найбільш ефективними були генетичні системи «Lr34», «Західна Європа» та «Транслокація (1BL/1RS) + Lr34+Західна Європа». Генотипи, що належали до комбінацій систем «Сербія-Одеса» та «CIMMYT-ICARDA-Turkey» дещо поступалися за рівнем врожайності та стійкості до бурої іржі, але зважаючи на високий розмах варіації даних показників, із кожної представленої системи є можливість відібрати зразки з достатньо високими параметрами стійкості та врожайністю на рівні стандарту і вище.

Встановлено закономірності успадкування ознаки стійкості до бурої іржі у гібридних популяціях F_2 , які були отримані (в рамках спеціального дослідження відділу селекції та насінництва пшениці СГІ – НЦНС) за гібридизації батьківських компонентів з різними генетичними системами контролю даної ознаки, контрастних за ступенем її прояву. В результаті генетичного аналізу популяцій F_2 встановлено, що у досліджуваному матеріалі спостерігався полігенний характер успадкування стійкості до бурої іржі, який відповідав різним типам взаємодії генів, залежно від їх комбінації в окремій групі схрещувань. Зокрема, у гібридних комбінаціях де за материнську форму слугували лінії, які характеризуються високою сприйнятливістю до бурої іржі, а батьківські компоненти варіювали у межах від середньостійких до середньосприйнятливих спостерігалось розщеплення у співвідношенні 3:1:3:9, 3:3:1:9, 3:3:1:9, що відповідає комплементарній взаємодії генів при полігенній системі

контролю. Частина комбінацій у яких обидва батьківські компоненти характеризувались середнім рівнем стійкості до зазначеної хвороби показали епістатичну взаємодію генів із розщепленням у співвідношенні 13:3 та 12:3:1. У групі схрещувань де материнська форма характеризувалась слабким рівнем стійкості, а батьківські коливались у межах від сприйнятливих до середньосприйнятливих спостерігалось розщеплення у співвідношеннях, які відповідали комплементарній взаємодії та полімерії – 1:6:9; 9:1:6, а також не кумулятивній полімерії (подвійний домінантний) – 1:15 15:1, 1:15. Показано, що ступінь фенотипового домінування у представлених популяціях пшениці м'якої озимої коливався в досить широких межах від від'ємного домінування (Д-) до позитивного наддомінування (НД+). Виявлено, що найвищий відсоток отримання стійких ліній досягається при комбінуванні таких генетичних систем (Сербія-Одеса + Lr34) + «Фіто», (Aeg. CL) + «Фіто», (Aeg. CL) + (Сербія-Одеса + Lr34) та Сербія-Одеса + Фіто у яких успадкування відбувалось за типом позитивного гетерозису (НД+). Найбільш ефективним донором стійкості до бурої іржі, серед представлених комбінацій, є лінія Л15914, що має ефективні Lr-гени від *Aegilops cylindrica*. При використанні її у якості материнського компонента частота отримання позитивних трансгресій складала від 53,7 % до 98,15 %.

Вивчено ефект генів стійкості західноєвропейського походження та блоку генів Lr34+ на стійкість до бурої іржі на лініях пшениці м'якої озимої від простих та потрійних комбінацій схрещувань, у різних генераціях. У першому випадку це були сорти селекції СГІ – Литанівка, Годувальниця, Служниця, Дальницька, Мелодія, які мають у своєму генотипі блок генів Lr34 від сорту Безоста 1, що контролює так звану «подовжену стійкість» до бурої іржі у дорослої рослини або «slow rusting», які були схрещені з константними лініями відділу селекції пшениці Л15404, Л14310, Л.3152/05, що створені на базі сорту сербської селекції Златна долина. Іншим донором стійкості до бурої іржі були генотипи західноєвропейської селекції: румунська Closa, угорська MV Jucta, чеська Vogemia, болгарські константні селекційні лінії 9698-115болг. і 2534-3ККболг., німецький сорт Мулан та словацька Stanislawa, які були схрещені із лініями відділу – Л13510, Л15906, Л4605/05, Л39510, Л15410, Л19812, Л15810. Виявлено чітку тенденцію, щодо підвищення рівня стійкості

у ліній, де хоча б один з батьків мав ген Lr34+, не залежно від схеми схрещування. Ця закономірність прослідковується, як у ранніх поколіннях гібридів (F₄), так і у більш пізніх генераціях (F₁₂). Показано, що рекомбінантні лінії F₁₂ мали суттєву перевагу за показником стійкості до бурої іржі над генотипами F₄ та відрізнялися фенотиповою і генотиповою стабільністю за даною ознакою, що є результатом направленого добору. Суттєвого ефекту, щодо підсилення рівня стійкості до бурої іржі від насичення носіями генетичної конструкції Lr34, у ліній від потрійних комбінацій схрещування не було виявлено, що може бути пов'язано із добром за оптимальною збалансованістю досліджуваного показника з іншими цінними ознаками та властивостями пшениці на генетичному рівні. Генотипи, що мають у родоводі Lr-гени від батьків із західної Європи показали значно вищий середній бал оцінки стійкості до бурої іржі по відношенню до стандарту (7 балів), як у ранніх поколіннях (F₄ – 7,67 балів у простих та 7,89 балів у складних схрещуваннях), так і на кінцевому етапі селекції у F₁₂ (8,06 балів прості та 8,37 балів потрійні схрещування). Причому, ефект насичення цими генами був відчутним, особливо на кінцевому етапі селекції. Виділено ряд ліній пшениці м'якої озимої – Л17018, Л18016, Л21919 та Л16718, які можуть бути використані у подальшій селекційній роботі на створення генотипів із пролонгованою стійкістю до бурої іржі, як ефективні генетичні джерела даної ознаки.

Досліджено ефекти комбінування різних генетичних систем на основні господарсько-цінні ознаки при створенні селекційного матеріалу із пірамідальною стійкістю. Виявлено, що найбільш ефективними поєднаннями генетичних систем для забезпечення високого показника стійкості при дотриманні, на оптимальному рівні, основних господарсько-цінних ознак у ліній пшениці м'якої озимої є комбінації Західна Європа+Сербія-Одеса та Транслокація (1BL/1RS) + Lr34+Західна Європа+Сербія-Одеса. Малоефективним виявилось поєднання в одному генотипі генів, які походили від генетичних систем CIMMYT-ICARDA-Turkey та Сербія-Одеса, оскільки у ліній зазначених груп при середньому показнику стійкості не спостерігалось певних змін у бік суттєвого покращення основних господарсько-цінних ознак.

Розроблено спеціальну схему селекційного процесу для підвищення ефективності роботи на створення генотипів пшениці м'якої озимої із пролонгованою стійкістю. За використання даної схеми було одержано новий вихідний матеріал для селекції із пірамідами генів стійкості до бурої іржі, наявність яких було перевірено методом ПЛР аналізу. Встановлено, що лінії, створені при залученні західноєвропейських сортів Ер. 13122 ((Мелодія × Les3114) × Годувальниця), Ер. 13022 ((Мелодія × Les3114) × Годувальниця), Ер. 13222 ((Armada × Наснага) × Житниця) та Ер. 14422 ((Л34805 × Перепілка) × Істина) поєднують у своєму генотипі 6 ефективних Lr-генів: Lr22a+Lr23+Lr26+Lr32+Lr34+Lr46, а у ліній Лют. 21422 ((Заграва × T153) × Заграва), Лют. 21322 ((Заграва × T153) × Заграва), Лют.21622 ((Аксиома × LCS News) × Аксиома) було ідентифіковано наявність комбінації із 5 відомих Lr-генів: Lr22a+Lr23+Lr32+Lr34+Lr46. Отриманий селекційний матеріал характеризується високим генетичним потенціалом стійкості до бурої іржі, і, за сприятливих погодних та агротехнічних умов, забезпечує оптимальний рівень якості (на рівні сильних пшениць) та кондиційних властивостей насіння відповідно до ДСТУ 3768:2019 «Пшениця. Технічні умови». Зазначені лінії включені до селекційної програми відділу селекції та насінництва пшениці СГІ – НЦНС та передані для використання у селекційних програмах до відділу селекції Миронівського інституту пшениці імені В.М. Ремесла НААН України та до Національного центру генетичних ресурсів України (ІР ім. Юр'єва, м. Харків).

Ключові слова: пшениця м'яка озима, бура іржа, стійкість, гени стійкості, селекційна лінія, генотип, джерела стійкості, гібридна популяція, пшенично-житні транслокації, продуктивність, урожайність, елементи продуктивності, штучний інфекційний фон, зразки пшениці.

ABSTRACT

Kirchuk Ye. I. Breeding improvement of bread winter wheat by combining different genetic systems of leaf rust resistance for the conditions of the steppe zone of Ukraine. – Qualifying scientific paper, manuscript copyright.

Thesis for the degree of Doctor of Philosophy in the speciality 201 Agronomy. – The Plant Breeding and Genetics Institute – National Center of Seed and Cultivar Investigation of Ukraine, Odesa, 2024.

This thesis presents the results of research on breeding work on the creation of winter bread wheat breeding material with a durable resistance to leaf rust by combining different genetic control systems for this trait.

This thesis presents the results of research on the development of winter bread wheat breeding material with durable resistance to leaf rust by combining different genetic systems for controlling this trait.

In the conditions of southern Ukraine, the breeding value of collection and breeding material for resistance to leaf rust was first investigated depending on genetic systems of different ecological and geographical origin. The efficiency of combining the studied genetic systems in one genotype was revealed when creating breeding material with durable resistance to this disease. To increase the efficiency of combining (pyramiding) different genetic systems of resistance to leaf rust, a special scheme of the breeding process was developed. This scheme was used to obtain new source material for breeding (7 lines of bread winter wheat) with pyramidal resistance and a complex of other economically and biologically valuable traits and properties. The research on the nature of inheritance of bread winter wheat resistance to leaf rust in F₂ hybrid populations from crosses of parental components with different genetic mechanisms of resistance control was further developed.

Based on the analysis of the current state of theoretical research in Ukraine and abroad regarding the problem of creating varieties resistant to major diseases, and in particular, to leaf rust, the relevance of the topic of the thesis was substantiated, the aim of the work was formulated, which is to create a source material of bread winter wheat with durable

resistance to leaf rust by involving genetic material of different ecological and geographical origin in crossbreeding, tasks were defined and a research programme was developed.

The paper describes the natural and climatic conditions, source material and research methods. The field experiments were conducted in 2020–2024 on the fields of the PBGI – NCSCI, which are adjacent to the city of Odesa, in the crop rotation of the Department of Wheat Breeding and Seed Cultivation. The meteorological conditions during the years of research were slightly different, which was considered when analysing the experimental data. Collection and breeding samples of winter bread wheat with genetic systems of resistance to leaf rust of different ecological and geographical origin were used as material for the study: varieties and breeding lines with wheat-rye translocations, breeding of the PBGI – NCSCI and other breeding institutions of Ukraine; breeding material with resistance genes from wild cereals (*Aegilops cylindrica*, *Aegilops tauschii*); breeding samples of Western European origin; hybrid material containing the Lr34+ genetic construct in the genotype; breeding samples carrying the active genes Lr21, Lr26, Lr34, and Lr Amigo obtained from the Department of Phytopathology of the PBGI – NCSCI («Phyto»).

The collection material of different origins was studied in terms of adult and juvenile resistance. The studied material was grouped into several ecological groups depending on its geographical origin: "PBGI – NCSCI", "Institutions of the NAAS", "Western Europe" and "CIMMYT-ICARDA-Turkey". The potential resistance to leaf rust was determined as a result of field (under artificial infection) and laboratory evaluation of collection samples belonging to different genetic pools. It was found that the most effective sources in terms of the average resistance index were genotypes belonging to the groups "Institutions of the NAAS" and "Western Europe" with an average juvenile resistance rate of 6.5 and 5.2, and adult plant resistance rate of 7.2 and 7.4 points, respectively. Among the genotypes of the ecological pool "PBGI – NCSCI", despite the low average level of resistance during the ontogeny of winter bread wheat plants (4.6 and 6.6 points, respectively), some samples with a high resistance rate of 9 could be identified. The CIMMYT-ICARDA-Turkey genetic pool showed a significantly lower rate for this trait and was in last place in the ranking chart.

The effects of resistance sources (genetic systems) of different origin on yield and resistance to leaf rust in the juvenile and adult plant stage were studied based on the material

from the final stages of breeding (recombinant lines I and II competitive variety trials). The breeding lines were grouped depending on the ecological and geographical origin of the parental components: “Serbia-Odesa”, “Lr34”, “Western Europe”, “CIMMYT-ICARDA-Turkey”, “Translocation (1BL/1RS) +Lr34+Western Europe”, “Wild relatives” (*Aegilops cylindrica*, *Aegilops tauschii*). As a result of the study, it was found that the most effective genetic systems were “Lr34”, “Western Europe” and “Translocation (1BL/1RS) + Lr34 + Western Europe” in terms of average resistance during ontogeny (juvenile and adult stages) and yield (adult stage). Groups of lines belonging to the genetic systems "Serbia-Odesa" and "CIMMYT-ICARDA-Turkey" were slightly inferior in terms of yield and resistance to leaf rust, but given the high variation of these parameters, samples with sufficiently high rates of resistance and yield at the standard level and above can be selected from each system.

The patterns of inheritance of the leaf rust resistance trait in F₂ hybrid populations obtained (within a special experiment of the Department of Wheat Breeding and Seed Production of the PBGI – NCSCI) by crossing of parental components with different genetic control systems of this trait, contrasting in the degree of its expression, were established. As a result of genetic analysis of F₂ hybrid populations, it was found that in the studied material there was a polygenic nature of inheritance of resistance to leaf rust, which corresponded to different types of gene interaction depending on their combination in a single group of crosses. In hybrid combinations where the maternal form was used for lines characterised by high susceptibility to leaf rust, and the parental components varied from medium resistant to medium susceptible, a segregation ratio of 3:1:3:9, 3:3:1:9, 3:3:1:9 was observed, which corresponds to complementary interaction of genes in a polygenic control system. Some combinations in which both parental components were characterised by an medium resistance to the mentioned disease showed epistatic gene interaction with a segregation ratio of 13:3 and 12:3:1. In the group of crosses where the maternal form was characterised by a low level of resistance, and the paternal forms ranged from susceptible to medium susceptible, segregation was observed in the ratios corresponding to complementary interaction and polymerisation – 1:6:9; 9:1:6, and non-cumulative polymerisation (double dominant) – 1:15 15:1, 1:15. It was shown that the degree of phenotypic dominance in the presented populations of soft winter wheat varied within a fairly wide range from negative

dominance (Δ -) to positive overdominance ($H\Delta$ +). It was observed that the highest percentage of resistant lines was achieved by combining the following genetic systems (Serbia-Odessa + Lr34) + “Phyto”, (Aeg. CL) + “Phyto”, (Aeg. CL) + (Serbia-Odessa + Lr34) and Serbia-Odessa + Phyto in which inheritance was by the type of positive heterosis ($H\Delta$ +). The most effective donor of resistance to leaf rust among the presented combinations is the line П15914, which has effective Lr genes from *Aegilops cylindrica*. Using this line as a maternal component, the frequency of positive transgressions ranged from 53.7 % to 98.15 %.

We studied the effect depending on the crossing scheme (simple and complex) on F_4 and F_{12} lines from different parental crossing schemes.

The effect of resistance genes of Western European origin and the Lr34+ gene block on resistance to leaf rust in winter bread wheat lines from simple and triple crosses in different generations was studied. In the first case, these were varieties developed by PBGI – Litanivka, Goduvalnytsia, Sluzhnytsia, Dalnytska, Melodiya, which have the Lr34 gene block from Bezosta 1 in their genotype, which controls the so-called "durable resistance" to leaf rust in an adult plant or "slow rusting" and was crossed with the constant lines of the Wheat Breeding Department П15404, П14310, П3152/05, which were created on the basis of the Serbian variety Zlatna Dolina. Other donors of resistance to leaf rust were genotypes of Western European breeding: Romanian Closa, Hungarian MV Jucta, Czech Bogemia, Bulgarian constant breeding lines 9698-115bolg. and 2534-3KKbolg., German variety Mulan and Slovakian Stanislawa, which were crossed with the lines of the department – П13510, П15906, П4605/05, П39510, П15410, П19812, П15810. A clear tendency to increase the level of resistance in lines where at least one parent had the Lr34+ gene was found, regardless of the crossing scheme. This pattern can be observed both in the early generations of hybrids (F_4) and in later generations (F_{12}). It was shown that recombinant lines F_{12} had a significant advantage in terms of resistance to leaf rust over F_4 genotypes and were distinguished by phenotypic and genotypic stability for this trait, which is the result of directed selection. No significant effect on increasing the level of resistance to leaf rust from saturation with carriers of the Lr34+ genetic construct was found in lines from triple crossing combinations, which may be due to selection for optimal balance of the studied trait with

other valuable traits and properties of wheat at the genetic level. Genotypes with Lr genes originating from Western European parents showed significantly higher average leaf rust resistance rating than the standard (7 points) both in early generations (F_4 – 7.67 points in simple and 7.89 points in complex crosses) and at the final stage of selection in F_{12} (8.06 points in simple and 8.37 points in triple crosses). Moreover, the effect of saturation with these genes was noticeable, especially at the final stage of breeding. A few winter bread wheat lines were identified – JI17018, JI18016, JI21919 and JI16718 – that can be used in further breeding work to create genotypes with durable resistance to leaf rust as effective genetic sources of this trait.

The effects of combining different genetic systems on the main economically valuable traits in the creation of breeding material with pyramidal resistance were investigated. It was established that the most effective combinations of genetic systems for providing high resistance rate with the observance of the main economically valuable traits in winter bread wheat lines are the combinations Western Europe + Serbia-Odesa and Translocation (1BL/1RS) + Lr34 + Western Europe + Serbia-Odesa. The combination of genes originating from the CIMMYT-ICARDA-Turkey and Serbia-Odesa genetic systems in one genotype was ineffective, as the lines of these groups did not show any changes towards significant improvement of the main economically valuable traits at the medium level of resistance.

A special scheme of the breeding process was developed to increase the effectiveness of breeding work on the creation of winter bread wheat genotypes with durable resistance. Using this scheme, a new source material for breeding with pyramids of leaf rust resistance genes was obtained, the presence of which was verified by PCR analysis. It was determined that the lines E13122 ((Melody × Les3114) × Feeder), E13022 ((Melody × Les3114) × Feeder), E13222 ((Armada × Nasnaga) × Zhytnytsia) and E14422 ((L34805 × Perepilka) × Istyna) combine 6 effective Lr genes in their genotype: Lr22a + Lr23 + Lr26 + Lr32 + Lr34 + Lr46, and in the lines JI21422 ((Zagrava × T153) × Zagrava), JI21322 ((Zagrava × T153) × Zagrava), and JI21622 ((Axioma × LCS News) × Axioma) lines were identified as containing a combination of 5 known Lr genes: Lr22a+Lr23+Lr32+Lr34+Lr46. The obtained breeding material is characterised by a high genetic potential for resistance to leaf rust, and, under favourable weather and agronomic conditions, will provide an optimal level

of quality (at the level of “strong” wheat) and seed conditioning properties in accordance with DSTU 3768:2019 «Pshenytsia». Tekhnichni umovy». These lines are included in the breeding programme of the Wheat Breeding and Seed Department of the PBGI – NCSCI and transferred for use in breeding programmes to the Breeding Department of The V.M. Remeslo Myronivka Institute of Wheat of the National Academy of Agrarian Sciences of Ukraine and the National Centre of Genetic Resources of Ukraine (Yuriev Plant Production Institute, Kharkiv).

Key words: bread winter wheat, leaf rust, resistance, resistance genes, breeding line, genotype, sources of resistance, hybrid population, wheat-rye translocations, productivity, yield, productivity elements, artificial infection background, wheat samples.

СПИСОК ОПУБЛІКОВАНИХ ПРАЦЬ ЗА ТЕМОЮ ДИСЕРТАЦІЇ

Статті у наукових фахових виданнях України

1. **Кірчук Є.І.**, Алексеєнко Є.В. Генетичні джерела стійкості пшениці м’якої озимої до бурої іржі, та їх цінність в ювенільний період розвитку. Зернові культури. 2022. Т. 6. № 2.С. 30–34. DOI: <https://doi.org/10.31867/2523-4544/0228>
2. **Кірчук Є.І.**, Алексеєнко Є.В. Селекційна цінність донорів стійкості пшениці м’якої озимої до бурої іржі в умовах півдня України. Аграрні інновації. 2022, № 15.С.78–82. DOI: <https://doi.org/10.32848/agrar.innov.2022.15.12>
3. **Кірчук Є.І.**, Алексеєнко Є.В. Дослідження ефективності генетичних систем стійкості, різного походження до бурої іржі в процесі селекції пшениці м’якої озимої. Аграрні інновації. 2023, № 18. С. 178–182. DOI: <https://doi.org/10.32848/agrar.innov.2023.18.24>
4. **Kirchuk Ye. I.**, Aliksieienko Ye. V., Holub Ye. A., Honcharuk N. O. Inheritance of resistance to leaf rust by combining different genetic control systems for the trait. *Ukrainian Journal of Natural Sciences*. 2024, № 7. P. 113–120. DOI: <https://doi.org/10.32782/naturaljournal.7.2024.12>

Наукові праці, які засвідчують апробацію матеріалів дисертації

5. Алексєєнко Є. В., **Кірчук Є. І.** Цінність деяких донорів стійкості до бурої іржі для селекції пшениці м'якої озимої в умовах півдня України. *Новітні агротехнології* : матеріали міжнародної науково-практичної конференції Київ, 31 серпня, 2022. С. 14–15.

6. **Кірчук Є. І.**, Алексєєнко Є. В., Васильєв А. А., Бабаянц О. В., Гончарук Н.О. Порівняльна характеристика селекційного матеріалу від різних генетичних систем стійкості до бурої іржі в умовах степової зони України. *Селекція агрокультур в умовах змін клімату: напрями та пріоритети* : міжнародна науково-практична online-конференція. Київ, 30 вересня. 2022. С. 72 – 75.

7. **Кірчук Є. І.**, Алексєєнко Є. В., Гончарук Н. О. Ефективність різних еколого-географічних систем стійкості пшениці м'якої озимої до бурої іржі в процесі їх об'єднання в умовах півдня України. *Селекція, генетика, та біотехнологія сільськогосподарських рослин: досягнення інновації та перспективи* : міжнародна наукова інтернет-конференція, м. Одеса , СГІ – НЦНС, 26 жовтня 2022. С. 123–125.

8. **Kirchuk Ye. I.**, Aliksieienko Ye. V. Efficiency of different genetic systems of resistance to leaf rust in the steppe zone of Ukraine. *Cereal Breeding – Challenges and Opportunities for Global Improvement* : Eucarpia Cereals Section Conference, Szeged, Hungary, 15–20.05.2023. P.80.

9. **Кірчук Є. І.**, Алексєєнко Є. В., Голуб Є. А. Генетичний аналіз стійкості до бурої іржі у популяціях F2 озимої м'якої пшениці залежності від комбінування різних генетичних систем контролю ознаки. *The impact of the war on the development of Ukraine's agricultural sector* : International scientific conference, Częstochowa, the Republic of Poland, December 6–7, 2023. С. 19 – 22.

10. **Kirchuk Ye. I.**, Aliksieienko Ye. V., Holub Ye. A., Honcharuk N. A. Analysis of resistance to leaf rust and main economically valuable traits in winter bread wheat lines depending on combinations of genes of different origin. *Стан, проблеми та напрями селекції і насінництва пшениці в умовах сучасних викликів* : матеріали міжнародної наукової конференції присвяченої 120-річчю від дня народження академіка Федора Григоровича Кириченка (1904 – 1988), м. Одеса, Україна, 28 березня, 2024. С. 125–126.

11. **Kirchuk Ye. I.**, Aliexieienko Ye. V., Holub Ye. A., Honcharuk N. A. Characterisation of bread winter wheat lines selected in the process of breeding by combining leaf rust resistance genes of different origin. *Стан, проблеми та напрями селекції і насінництва пшениці в умовах сучасних викликів* : матеріали міжнародної наукової конференції присвяченої 120-річчю від дня народження академіка Федора Григоровича Кириченка (1904 – 1988), м. Одеса, Україна, 28 березня, 2024. С. 127–128.

12. Галаєв О. В., Галаєва М. В., **Кірчук Є. І.**, Rahmatov M. Ідентифікація генів стійкості до бурої листкової іржі в лініях м'якої пшениці селекції СГІ-НЦНС. *Стан, проблеми та напрями селекції і насінництва пшениці в умовах сучасних викликів* : матеріали міжнародної наукової конференції присвяченої 120-річчю від дня народження академіка Федора Григоровича Кириченка (1904 – 1988), м. Одеса, Україна, 28 березня, 2024. С. 117–119.

ЗМІСТ

АНОТАЦІЯ.....	2
ПЕРЕЛІК УМОВНИХ ПОЗНАЧЕНЬ І СКОРОЧЕНЬ.....	18
ВСТУП.....	19
РОЗДІЛ 1. ПРОБЛЕМИ СТІЙКОСТІ ПШЕНИЦІ М'ЯКОЇ ОЗИМОЇ ДО БУРОЇ ІРЖІ І НАПРЯМИ ДОСЛІДЖЕНЬ ДЛЯ ЇЇ ВИРІШЕННЯ.....	24
1.1 Етіологія збудника бурої іржі (<i>Russinia triticea</i>) та шкодочинність хвороби.....	24
1.2 Фізіолого-біохімічна природа стійкості рослини пшениці м'якої до бурої іржі.....	27
1.3 Генетичні та молекулярні аспекти стійкості пшениці м'якої озимої до бурої іржі (та її маркерних ознак).....	34
1.4 Ефекти (вплив) генів стійкості до бурої іржі на господарсько-цінні ознаки та властивості пшениці м'якої озимої.....	37
1.5 Селекційне вирішення проблеми стійкості пшениці м'якої озимої до бурої іржі.....	42
Висновки до розділу 1.....	46
РОЗДІЛ 2. ПРИРОДНО-КЛІМАТИЧНІ УМОВИ, МЕТОДИ ТА МАТЕРІАЛИ ДОСЛІДЖЕНЬ.....	48
2.1 Природно-кліматичні особливості місця проведення досліджень.....	48
2.2 Погодні умови років досліджень.....	49
2.3 Матеріали досліджень.....	51
2.4 Методики польових та лабораторних досліджень.....	56
Висновки до розділу 2.....	65
РОЗДІЛ 3. ВИВЧЕННЯ ЗРАЗКІВ ОЗИМОЇ М'ЯКОЇ ПШЕНИЦІ ЗА ПОКАЗНИКОМ СТІЙКОСТІ ДО БУРОЇ ІРЖІ ТА ІДЕНТИФІКАЦІЯ ЕФЕКТИВНИХ ДЖЕРЕЛ СТІЙКОСТІ ДО ДАНОЇ ХВОРОБИ.....	66
3.1. Вивчення рівня стійкості до бурої іржі генетичних джерел різного еколого-географічного походження у різні фази розвитку рослин пшениці м'якої озимої.....	67

3.2. Ефекти генетичних джерел стійкості різного походження на показники урожайності та стійкості до бурої іржі у ліній пшениці м'якої озимої в процесі селекції.....	74
Висновки до розділу 3.....	81
РОЗДІЛ 4. ДОСЛІДЖЕННЯ ГЕНЕТИЧНИХ ОСНОВ СЕЛЕКЦІЇ ПШЕНИЦІ М'ЯКОЇ ОЗИМОЇ НА СТІЙКІСТЬ ДО БУРОЇ ІРЖІ.....	83
4.1 Закономірності успадкування ознаки стійкості до бурої іржі при комбінуванні різних генетичних систем контролю ознаки.....	84
4.2 Ефективність добору за ознакою стійкості до бурої іржі у гібридних поколіннях від різних схем схрещувань.....	90
Висновки до розділу 4.....	96
РОЗДІЛ 5. ХАРАКТЕРИСТИКА ВИХІДНОГО МАТЕРІАЛУ ДЛЯ СЕЛЕКЦІЇ ПШЕНИЦІ М'ЯКОЇ ОЗИМОЇ З ПРОЛОНГОВАНОЮ СТІЙКІСТЮ ДО БУРОЇ ІРЖІ.....	98
5.1 Дослідження зв'язків між різними типами комбінування генетичних систем контролю стійкості до бурої іржі та елементами продуктивності, показниками якості зерна і посівними властивостями насіння у ліній пшениці м'якої озимої.....	99
5.2 Удосконалення методичних підходів, щодо створення та ідентифікації селекційного матеріалу пшениці м'якої озимої із пірамідальною стійкістю до бурої іржі.....	107
5.3 Характеристика відібраних ліній в процесі селекційної роботи на створення селекційного матеріалу з пролонгованою стійкістю до бурої іржі...	112
Висновки до розділу 5.....	115
ВИСНОВКИ.....	117
РЕКОМЕНДАЦІЇ ДЛЯ ПРАКТИЧНОЇ СЕЛЕКЦІЇ.....	121
СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ЛІТЕРАТУРНИХ ДЖЕРЕЛ.....	122
ДОДАТКИ.....	147

ПЕРЕЛІК УМОВНИХ ПОЗНАЧЕНЬ І СКОРОЧЕНЬ

I КСВ – перше конкурсне сортовипробування;

II КСВ – друге конкурсне сортовипробування;

НААН – Національна академія аграрних наук;

СГІ–НЦНС – Селекційно-генетичний інститут Національний центр насіннезнавства та сортовивчення;

χ^2 – критерія узгодженості Пірсона;

hr – ступінь домінантності;

ВВСН – «Федеральне агентство з питань навколишнього середовища і хімічної промисловості». Загальноприйнята у світі шкала фаз росту і розвитку рослин (фенологічних фаз).

r – коефіцієнт кореляції;

σ – стандартне відхилення;

НІР – найменша істотна різниця;

max – максимальне значення;

min – мінімальне значення;

\bar{X} – середнє значення;

ДС – дослідна станція;

ІЗ – Інститут зернового господарства(м. Дніпро)

МІП – Миронівський інститут пшениці імені В. М. Ремесла НААН України;

ІР – Інститут рослинництва ім. Юр'єва (м. Харків)

ІФГ – Інститут фізіології рослин та генетики (м. Київ)

Aeg. CL – *Aegilops Cilindryka*;

Tч – частота трансгресії, %

V – коефіцієнт варіації, %;

S – середнє квадратичне відхилення

ПЛР – полімеразна ланцюгова реакція

St – стандарт;

CIT – CIMMYT-ICARDA-Turkey

ВСТУП

Обґрунтування вибору теми досліджень. У сучасних умовах інтенсифікації с.-г. виробництва створення сортів стійких до основних хвороб, що поширені в певній зоні його вирощування завжди було і є гострою проблемою. Бура іржа (*Puccinia recondita f. sp. tritici Rob. ex. Desm*) є однією з найнебезпечніших та поширеніших хвороб пшениці м'якої озимої у світі [1]. М'які зими у південному регіоні України сприяють розвитку епіфітотій, які останнім часом спостерігаються 2–3 рази кожні 5 років, за рахунок чого втрати врожаю можуть сягати до 30% і більше, особливо у високо сприйнятливих сортів, при чому відбувається погіршення показників якості зерна – натура, скловидність, вихід борошна, клейковина, сила борошна тощо [2, 3, 4, 5].

На сьогоднішній день, найбільш поширеним методом захисту є використання пестицидів який, попри його ефективність, має ряд недоліків: ефективні та якісні пестициди коштують дорого також потребують додаткових затрат на паливні речовини для внесення; пестициди можуть завдавати токсичної дії на живі організми, а при систематичному та, в багатьох випадках, не раціональному використанні збільшується хімічне навантаження в екосистемі, і, як наслідок, здійснюється токсичний вплив на людський організм [6, 7].

Одним з найефективніших способів боротьби з цією хворобою була і залишається селекційна робота по створенню сортів стійких до бурої іржі та успішне впровадження їх у виробництво. Використання відомих генів кращих зарубіжних і вітчизняних колекцій та їх оптимальне поєднання є досить ефективним шляхом вирішення цієї проблеми.

Не всі відомі в Україні Lr-гени стійкості до бурої іржі мають певний рівень ефективності, маючи на увазі південну частину країни та враховуючи селекційний матеріал нашої установи. Це відбувається у зв'язку з систематичною появою у популяції патогена нових вірулентних та ще більш агресивних рас і біотипів, що подолали стійкість. І цей процес невпинно продовжується [8].

Крім системи Lr-генів стійкості до бурої іржі існують також пшенично-житні транслокації 1AL/1RS, 1BL/1RS та інші генетичні системи, що присутні в матеріалі

створеному на генетичній основі сорту Златна Долина та інших генетичних пулах, залучених до селекційної програми відділу селекції та насінництва пшениці СГІ-НЦНС. Тому поглиблені дослідження цих генетичних систем, а також можливості їх ефективного комбінування між собою та з іншими цінними господарськими ознаками і властивостями є **актуальним** як в теоретичному, так і в практичному плані.

Зв'язок роботи з науковими програмами, планами, темами.

Наукові дослідження за темою дисертації є складовою частиною тематичного плану Селекційно-генетичного інституту – Національного центру насіннізнавства та сортовивчення і були виконані у відділі селекції та насінництва пшениці протягом 2020-2024 років у межах ПНД НААН 13 на 2016–2020 рр. «Селекція зернових і зернобобових культур» за завданням 13.00.01.01.Ф «Вивчити закономірності комбінування різних генетичних систем стійкості до біотичних і абіотичних факторів та створити сорти пшениці м'якої озимої універсального типу з потенціалом врожайності 10,5–12,5 т/га, сильні та екстрасильні за якістю зерна для умов степу України» (номер державної реєстрації 0116U000672)

Мета і завдання досліджень. Метою даної роботи є створення вихідного матеріалу пшениці м'якої озимої із продовженою стійкістю до бурої іржі за основи комбінування між собою генетичних систем стійкості різного походження та з комплексом інших господарсько- і біологічно цінних ознак і властивостей. Для досягнення поставленої мети виконували наступні завдання:

1. Вивчити генетичне різноманіття пшениці м'якої озимої за різними генетичними системами стійкості до бурої іржі на сортах та колекційних та селекційних зразках різного походження;

2. Дослідити ефекти генетичних систем стійкості різного походження на показники урожайності та стійкості до бурої іржі у ліній пшениці м'якої озимої в процесі селекції.

3. Встановити характер успадкування ознаки стійкості у популяціях F₂ від різних типів схрещувань контрастних за ознакою стійкості до бурої іржі батьківських форм;

4. Дослідити ефективність добору за ознакою стійкості на гібридах різних схем схрещувань у різних поколіннях;

5. Виявити зв'язки між ознакою стійкості до бурої іржі та елементами продуктивності, показниками якості зерна і посівними властивостями насіння, а також визначити найбільш ефективні поєднання різних генетичних систем для отримання генотипів із продовженою стійкістю до даної хвороби;

6. Виділити з гібридних популяцій пізніх поколінь стабільні генотипи з пірамідальним типом стійкості до бурої іржі та комплексом інших господарсько- і біологічно цінних ознак.

Об'єкт досліджень. Стійкість пшениці м'якої озимої до бурої іржі при комбінуванні різних генетичних систем.

Предмет досліджень. Особливості прояву та успадковування ознаки стійкості пшениці м'якої озимої до бурої іржі та її поєднання з іншими цінними ознаками і властивостями у процесі рекомбінногенезу за внутрішньовидової гібридизації сортів, ліній, популяцій F2 – F3 пшениці м'якої озимої.

Методи дослідження: загальнонаукові: узагальнення і систематизація для формування робочої гіпотези, аналіз і синтез; польові: проведення гібридизації та випробування ліній, індивідуального добору; візуальні: проведення фенологічних спостережень, проведення оцінки стійкості в штучно створених інфекційних фонів у полі; вимірювально-вагові: визначення біометричних показників і врожайності рослин; лабораторні: якісні показники насіння, імунологічна оцінка стійкості до бурої іржі в ювенільний період розвитку; математично-статистичні: обробки експериментальних даних та визначення достовірності результатів дослідження.

Наукова новизна отриманих результатів полягає у розв'язанні важливої наукової проблеми, щодо створення селекційного матеріалу пшениці м'якої озимої з пролонгованою стійкістю до бурої іржі шляхом комбінування різних генетичних систем стійкості.

Уперше в умовах півдня України досліджено селекційну цінність колекційного та селекційного матеріалу за стійкістю до бурої іржі в залежності від генетичних систем контролю ознаки різного еколого-географічного походження. Показано

можливості комбінування в одному генотипі різних генетичних систем, їх ефективність при створенні селекційного матеріалу з пролонгованою стійкістю до зазначеної хвороби.

Удосконалено методичні підходи щодо створення генотипів стійких до бурої іржі. Запропоновано спеціальну схему селекційного процесу з метою підвищення ефективності комбінування (пірамидування) різних генетичних систем стійкості до цієї хвороби, на основі якої одержано вихідний матеріал для селекції (7 ліній озимої м'якої пшениці) з ефективним поєднанням генів стійкості різного походження та комплексом інших господарсько- і біологічно цінних ознак і властивостей.

Набули подальшого розвитку дослідження щодо особливостей успадковування ознаки стійкості пшениці м'якої озимої до бурої іржі у гібридів від схрещувань батьків з різними генетичними механізмами контролю зазначеної ознаки.

Практичне значення одержаних результатів.

Доведено ефективність включення до селекційного процесу батьківських компонентів з різними генетичними системами стійкості до бурої іржі, що забезпечує формування пірамідальної стійкості до даної хвороби.

Удосконалено елементи методології селекційного процесу озимої м'якої пшениці при створенні сортів із пірамідальною стійкістю до бурої іржі. Одержано новий вихідний матеріал для селекції із ефективним поєднанням генетичних систем стійкості різного походження, що було підтверджено за допомогою ПЛР аналізу. Отримані лінії характеризується пролонгованою стійкістю до зазначеної хвороби у комплексі із іншими цінними господарськими ознаками і можуть бути цінним вихідним матеріалом для селекційного покращення пшениці м'якої озимої шляхом комбінування різних генетичних систем стійкості до бурої іржі.

Особистий внесок здобувача полягає у самостійному аналізі вітчизняних та зарубіжних літературних джерел за темою дисертаційної роботи, розробці програми досліджень, виконанні експериментальних польових і лабораторних досліджень, узагальненні, математичній обробці й аналізі отриманих результатів, формулюванні загальних висновків та рекомендацій для практичної селекції. Публікації за темою

дисертації виконано як особисто, так і у співавторстві. У роботах, опублікованих у співавторстві, частка здобувача складає 35–60%.

Апробація матеріалів дисертації. Результати досліджень дисертаційної роботи було заслухано та обговорено на засіданнях вченої ради Селекційно-генетичного інституту та координаційно-методичної ради ПНД НААН 13 «Зернові, круп'яні, зернобобові культури». Основні наукові результати дисертаційної роботи доповідались на Міжнародній науково-практичній конференції «Новітні агротехнології» (Київ, 2022); міжнародній науково-практичній online-конференції «Селекція агрокультур в умовах змін клімату: напрями та пріоритети» (Київ, 2022); міжнародній науковій інтернет-конференції «Селекція, генетика, та біотехнологія сільськогосподарських рослин: досягнення інновації та перспективи» (Одеса, 2022); науковій конференції Еукарпія «Cereal Breeding - Challenges and Opportunities for Global Improvement» (Hungary, 2023); міжнародній науковій конференції «The impact of the war on the development of Ukraine's agricultural sector» (Republic of Poland, 2023); міжнародній науковій конференції присвяченій 120-річчю від дня народження академіка Федора Григоровича Кириченка (1904 – 1988) «Стан, проблеми та напрями селекції і насінництва пшениці в умовах сучасних викликів» (Одеса, 2024).

Структура та обсяг дисертації. Дисертація викладена на 189 сторінках машинописного тексту (основний текст дисертаційної роботи становить 121(120) сторінок). Дисертаційна робота ілюстрована 11 таблицями, 15 рисунками. Вона містить вступ, п'ять розділів основної частини, практичні рекомендації, список використаної літератури із 223 джерел, із них 53 латиницею та 14 додатків.

РОЗДІЛ 1. ПРОБЛЕМИ СТІЙКОСТІ ПШЕНИЦІ М'ЯКОЇ ОЗИМОЇ ДО БУРОЇ ІРЖІ І НАПРЯМИ ДОСЛІДЖЕНЬ ДЛЯ ЇЇ ВИРІШЕННЯ

1.1. Етіологія збудника бурої іржі (*Puccinia triticina*) та шкодочинність хвороби;

Хворобу викликає базидіальний гриб *Puccinia triticina*. Erikss., (так само відома як *Puccinia recondita*, Rob. Ex Desm. f. sp. *Triticici* Erikss. *P. rubigovera* (DC) Wint. f. sp. *Triticici* (Erikss.) Carl.) [5].

Належить відділу Basidiomycota, класу Urediniomycetes (син. Pucciniomycetes), порядку Uredinales (син. Pucciniales), сімейства Pucciniaceae, роду *Puccinia*, виду *P. triticici*.

Симптоми захворювання. На листах, рідше в листових піхвах і найрідше на стеблах, утворюються іржасто-бурого кольору подушечки (пустули). В пустулах формуються урединіоспори, довжиною 1 – 2 і шириною 0,5 мм, кулястої або еліпсоподібної форми з жовто-оранжевим вмістом та жовто-бурою оболонкою(3,5,12). При ранньому зараженні у фазу 33–34 за шкалою ВВСН ураження досягає 20 – 22%, а поширення 6 – 7%, а при досягненні рослиною фази 73 – 75 за шкалою ВВСН ураження може сягати 50 – 80% та охоплювати 100% рослин [6]. Шкодочинність бурої іржі полягає у зменшенні асиміляційної поверхні, зменшенню вмісту хлорофілу, зниження фотосинтетичної активності внаслідок розриву епідермісу урединіопустулами та теліопустулами гриба, а також знижується зимо-, посухостійкість рослин, уражене листя скручується засихає та швидко відмирає це призводить до втрати врожаю [7, 8].

Перші згадки про ураження врожаю іржастими хворобами були ще за давніх часів так Задокс вказує на те, що в Біблії розповідається про прокляття які були пов'язані із загибеллю посівів “smitten by mildew”, де “mildew” давньоанглійське слово для позначення іржі [9]. За словами Лемана, в давньоєврейських текстах використовуються терміни, які вказують на почорніння або обпалення рослин пшениці, ознаки, характерні для сильного розвитку іржастих хвороб [10].

Ще за часів Римської імперії різні автори відзначали важливість іржі для виробництва пшениці та ячменю. Римляни вважали іржу нуменом (духом або божеством), якого слід було боятися. Його потрібно було задобрювати процесіями, жертвоприношеннями та святами, щоб не втратити врожай. За описанням польових симптомів та фенологія врожаю та іржі вказують на те, що основною іржею була стеблова, хоча не можна відкидати й буру (листову) або жовту (смугасту) іржу [9].

В Індії спостерігався прояв іржі протягом століть. Прояв іржі протягом 1786, 1805, 1828-29, 1831-32, 1879, 1887 і 1907 роками, був документально підтвердженими. Протягом 1786 – 1956 років в Індії було ідентифіковано 17 помітних проявів або епідемій іржі пшениці [11]. Втрати від іржі пшениці в деяких частинах Індії сягали 50 відсотків і більше, що перевищувало втрати від усіх інших шкідників разом узятих.

У 1891 році в Пруссії втрати від іржі, сягали однієї третьої всього врожаю [12].

Епідемії іржі в Пакистані 1977–78 рр. В більшості років втрати від іржастих хвороб сягали близько 2%, але в окремі роки, за сприятливих природних умов для розвитку, вони могли складати від 10 до 20%. Серед іржастих хвороб на той час найбільше значення мала листова іржа. Вона завдає великих втрат врожаю при переважанні помірних температур та вологості протягом тривалого періоду. У 1972 році бура (листова) іржа з'явилася наприкінці сезону, але швидко поширилася. У 1973 році бура (листова) іржа була широко розповсюджена, зі 100-відсотковим ураженням сприйнятливих сортів. Не зважаючи на те, що два сорти (Lyallpur 73 і Blue Silver) виявились стійкими, але влада Пакистану неохоче наполягала на зміні сортів. Епідемії бурої іржі в 1976 і 1978 роках уразили більшість комерційних сортів на 50 – 80%, причому 30% втрат було зафіксовано в пакистанському Пенджабі, та великі втрати – в провінції Сінд.

В 1977-1978 роках втрати врожаю від бурої та жовтої іржі склали 10,1 %, або 830 тис. тонн [13], а виробництво скоротилось більш ніж на 1 мільйон тонн [14].

Індія. Протягом 1970 – 1973 років було визначено шість помітних епідемій іржі пшениці у різних частинах Індії [11], які після зеленої революції мали локальний характер прояву, а не широкомасштабний [15]. Однією з яких була епідемія бурої іржі, під назвою "Епідемія Соналіка", яка, в 1980 році, охопила весь Уттар-Прадеш і

частину Біхару, та спричинила втрати в 1 мільйон тонн. А втрати в неепідемічні роки в Пенджабі, Північній Хар'яні та західному Уттар-Прадеші становили від 7 до 15 відсотків; у Центральній Індо-Гангській рівнині оцінювальні втрати становили від 12 до 17 відсотків, тоді як у Південній Індії втрати були набагато вищими [16].

Епіфітотія бурої іржі в Мексиці 1976–77 рр. У 1976–77 роках епідемія бурої іржі розвинулася на північному заході Мексики, де вироблялося понад 70% врожаю пшениці в країні [17]. Сприятливі сезонні умови для розвитку патогена збіглися з посухою, проблемами землеволодіння та труднощами з насінництвом, що скоротили пропозицію стійких сортів, на заміну. "Сцена була підготовлена для епідемії бурої іржі пшениці катастрофічних масштабів" [18].

Для запобігання подальшого розповсюдження та повторного зараження в наступному році мексиканська влада вдалась до заходів контролю:

1. фермери з зараженими посівами, які ще не колосилися, переорали 15000 га пшениці та замінили їх сафлором.

2. решта посівів у регіоні були оброблені за допомогою авіаційного внесення фунгіцидів в рамках програми, що фінансувалася урядом. В результаті яких 115 200 га посівів пшениці були оброблені імпортними системними фунгіцидами протягом 3-тижневого періоду.

Хоч за допомоги фунгіциду викоринити хворобу не вдалось, але вдалось зменшити втрати врожаю, які в 1977 році зменшились лише на 15% проти рівня 1976 року в долинах Які-Майо, так у порівнянні з сусідньою долиною Каррізо, де не проводилось обприскування, втрати сягали більш ніж 40 %. Так обробка фунгіцидами запобігла втратам врожайності щонайменш на 1 т/га і дозволила додатково зібрати понад 100 тисяч тонн пшениці в Сонорі того ж року. Ця епідемія показала цінність створення стійких сортів у запобіганні розвитку подібної епідемії [18].

Бура іржа в Південному конусі з 1996 року. Використання сприйнятливих сортів в країнах Південного конусу Південної Америки (Аргентина, Болівія, Чилі, Парагвай та Уругвай) привели до інтенсивного розвитку бурої іржі упродовж останнього десятиріччя. Втрати в наслідок епідемії бурої іржі в Аргентині 1999–2003 років втрати оцінювались у 74 мільйони доларів США. Коли три популярні сорти

втратили свою стійкість, а бура іржа розвивалась протягом десятиріччя до 2004 року, втрати спричинені бурю іржею оцінювались у 172 мільйони доларів США по всьому Південному конусу [19].

В Мексиці пшеницю вирощують здебільшого на зрошені, а втрати від бурої іржі в північно-західному штаті Сонора та в регіоні Ель-Бахіо, обидва регіони знаходяться в низинній місцевості, складала 63% всього врожаю [20, 21].

1.2. Фізіолого-біохімічна природа стійкості рослини пшениці м'якої до бурої іржі;

У процесі еволюції у рослин утворились різні захисні реакції на вплив патогена: зовнішні (фенотипові та морфологічні) і внутрішні структурні зміни в тканинах та органах, які обумовлюють появу в клітинах рослини-господаря біохімічних метаболітів та білків, які в свою чергу можуть пригнічувати розвиток гриба або ушкоджувати його. При цьому механізми захисту активуються під впливом патогенного організму та/або постійно присутні в організмі рослини-господаря [22].

При появі молекулярно-біологічних методів вдалось більш повно та точніше зрозуміти механізми захисту рослин від шкочинних організмів і визначення ролі різних сигнальних систем в регуляції захисних реакцій [23].

Дослідивши механізми стійкості під мікроскопом при дослідженні уражених рослин патогеном отримали результати які показали, що інфекція не завжди успішно розвивається оскільки може бути зупинена внутрішньоклітинними змінами в рослині-господаря [24].

Сам механізм захисної відповіді для певного господаря не залежить від інфікуючого патогену, хоча час та ступінь прояву відповіді можуть відрізнятися. Крім цього, відомо, що патогени в процесі розвитку виробляють різні хімічні речовини на які рослини в свою чергу розвили здатність розрізняти їх та використовувати процес розпізнавання, щоб запустити свої власні механізми захисту.

Молекули які виробляються рослинами для розпізнавання хімічних з'єднань патогену називаються еліситори (elicit – виявляти). Рослина може синтезувати один і

той же елісітор при взаємодії таксономічно-різними патогенними організмами, які вимагають абсолютно різних механізмів захисту для запобігання ураження [25].

Відносини між патогеном та рослиною розділяються на дві групи: сумісні, здатність до перенесення, розповсюдженню та розвитку симптомів захворювання (сприятливий господар може інфікуватись патогеном); несумісні, характерна сильним обмеженням розвитку патогену, відсутністю видимих симптомів і локальних некрозів у тканинах і органах рослин. Така дуже швидка реакція стійкості, що призводить до зменшення поширення та розвитку хвороби, отримала назву гіперчутливий відгук (або реакція гіперчутливості) [26].

Гіперчутливий відгук. Десь 100 років тому було виявлено, що у деяких стійких рослин спостерігаються локальні некрози інфікованих тканин [27], такий феномен наразі відомий як реакція гіперчутливості [28]. Реакція гіперчутливості зазвичай обмежує розвиток патогену, який, внаслідок цього, часто гине у некротичних тканинах. Ця відповідь запускається патогеном і може призвести до загибелі клітини-господаря лише за кілька годин, що, можливо, залежить від факторів патогенності: патогени повинні взаємодіяти з клітиною-господарем для зростання, і це індукує в рослині захисну відповідь. Ця реакція асоціюється з расоспецифічною стійкістю та запрограмована на загибель клітин [29]. Регуляція індукції цього процесу ще не до кінця вивчена, хоча кілька генів, які роблять свій вклад у їх здійснення, ідентифіковані [30, 31]. У деяких системах рослина-патоген до регуляції гіперчутливості залучені різні види активного кисню. Існує значна кількість доказів ролі руху іонів у регуляції захисту, наприклад, вихід із клітини іонів K^+ та накопичення у ній іонів H^+ у разі гіперчутливості. Це, очевидно, залежить від H^+ /АТФ-азної активності, що у результаті є результатом активації Ca^{2+} -каналів [32]. Стимуляція гіперчутливості відбувається при відкритті кальцієвих каналів за допомогою іонофорів, тоді як при блокуванні цих каналів відбувається погіршення відповіді [33]. Також існують докази того, що ліпіди беруть участь у сигнальному процесі регуляції гіперчутливості [34, 35].

Модифікації клітинної стінки. конститутивні та індуквані механізми також впливають на стійкість рослин до патогена. Конститутивні бар'єри включають

наявність рослинної кутикули, а також можливе утворення папіл – індукованих структур клітинної стінки, що утворюють перешкоду для проникнення чи інфікування патогеном рослин багатьох видів [24, 36]. В утворенні папіл беруть участь з'єднання широкого спектра, наприклад такі, як елементарна сірка, силікон, калоза (3-1,3-глюкан), структурні білки та фенольні сполуки (лігнін), причому окремі компоненти папіл часто ковалентно зв'язані один з одним за допомогою окисно-відновних реакцій. У разі окисно-відновної реакції, очевидно, бере участь пероксид водню та пероксидаза. Пероксид водню виявляється у папілах під час їх формування [24, 37].

Папіли сприяють припиненню росту грибів за рахунок того, що блокують проникнення патогену, що, імовірно, здійснюється за допомогою як оксидативного зв'язування (припинення проникнення), так і внаслідок мобілізації біохімічного захисту. Складові клітинної стінки можуть мати різний вплив на патоген одні пригнічують дію ферментів патогену [39], інші мають пряму антимікробну активність [38]. На сьогодні точна роль папіл у захисті від патогенів експериментально не доведена. Були отримані мутанти арабідопсиса, стійкість яких пов'язана зі зниженням проникнення *Blumeria graminis* в рослину, хоча природа цих мутацій досі так і не з'ясована [24].

Антимікробні та PR-білки. Відомо, десь, 20 класів антимікробних білків, які мають значні відмінності між собою як за структурою, так і за дією.

Біохімічна активність та тип дії багатьох антимікробних білків, були встановлені завдяки багаторічним зусиллям. Ці класи можуть включати індуковані та конститутивні форми білків [40]. «Білки які мають відношення до патогенезу» (pathogenesis-related — PR) це поняття використовують для охарактеризування білків які виробляються у відповідь на патогенну активність [41], яких на сьогодні розрізняють 14 сімейств [42]. Назва PR – білки з'явилась через те що першими їх знайшли в рослинах уражених вірусом [43]. Не зважаючи уваги на те, що багато з цих білків, в лабораторних умовах мають антимікробну дію, не у всіх типів PR – білків вона виявлена. Деякі сімейства PR – білків мають як конститутивні, так і індуковані білки. Крім того, один і той же PR-білок може утворюватися у процесі розвитку

рослини, в специфічних тканинах (таких як тканинах насіння, частин квіток або коренів), а також у відповідь на вплив патогену накопичуватися в інших тканинах (наприклад, листя). Зрештою накопичення деяких PR-білків індукується гормонами та етиленом [40].

Фітоалексини та фітоантисипіни – це різні хімічні речовини антимікробної активності небілкової природи з низькою молекулярною масою [44, 45]. Фітоантисипіни — це антимікробні речовини, які існують у клітині ще до проникнення патогену, до них відносяться такі різноманітні сполуки, як сапоніни та фенілпропаноїди, що включають стилбени, алкалоїди, ціаногенні глюкозиди та глюкозинолати. Фітоалексини, навпаки, утворюються в рослині у відповідь на проникнення патогену чи інші форми стресу, які чимось схожі з дією патогенів. До них належать різноманітні феніл-пропаноїди, алкалоїди, терпені та елементарна сірка [22, 45–47].

Існує безліч доказів важливості ролі, яку фітоалексини та фітоантисипіни відіграють у захисті рослин. Зокрема, вони відповідальні за несумісність між господарем та патогеном. Також фітоалексини можуть накопичуватися як гіперчутливий відгук у процесі руйнування клітин. Важливість цих сполук у захисті рослин полягає в їх накопиченні як при сумісній, так і несумісній взаємодії. В цілому утворення фітоалексинів у більшій концентрації відбувається при несумісній взаємодії, ніж при сумісній [48].

Регуляція передачі захисного сигналу. Природа взаємодії рослина-патоген. У захисній системі рослини використовують ті самі способи передачі сигналу, що і під час розвитку рослини та й за інших фізіологічних процесах. Проте порівняно із захистом від будь-якого абіотичного фактора, регуляція та природа стійкості до патогену складніші, що пов'язано з особливостями розвитку патогену. Так бура іржа, будучи біотрофом, при проникненні в живі тканини, асимілює поживні речовини господаря, при цьому, не завдаючи особливої шкоди в порівнянні з некротрофами, які вбивають рослину, а після використання її для харчування. Деякі біотрофи здатні стимулювати господаря на продукування додаткового харчування. При проникненні всередину рослини та подальшому виживанні патогену необхідно пригнічувати

захисну реакцію рослин (за допомогою впливу на здатність рослинного організму сприймати та/або передавати сигнали за наявності патогену), так і протистояти захисним реакціям господаря. Є також чимало доказів, які продовжують накопичуватись, у існуванні специфічних факторів патогенності (детермінанти вірулентності), що пригнічують захисну систему господаря [49, 50].

Хімічні індуктори стійкості. У рослинах було ідентифіковано цілий ряд хімічних речовин, які можуть стимулювати їхню стійкість проти патогенів. Ці хімічні речовини включають різновиди активного кисню, саліцилову кислоту і її різні аналоги, жасмонати та етилен. Різновиди активного кисню діють локально і залучені до індукції гіперчутливого відгуку [51]. Саліцилати та жасмонати входять до складу системної індукції стійкості. Роль етилену менш зрозуміла. Щодо саліцилової кислоти є припущення, що вона діє за допомогою посилення інших захисних відповідей, що активуються при індукуванні захисної реакції будь-яким патогеном або фосфатним інгібітором [41, 52, 53].

Саліцилатний шлях та системна набута стійкість (СНС) – це захисний стан рослин для індукції якого часто потрібне накопичення саліцилової кислоти. Перше припущення, що саліцилова кислота повинна бути залучена в передачу сигналу цим шляхом, ґрунтувалося на спостереженні, що екзогенна саліцилова кислота стимулює стійкість, асоційовану з накопиченням деяких PR-білків [54–56]. Накопичення саліцилової кислоти спостерігалось як у тканинах рослин тютюну та огірка, які були надчутливими до вірусної інфекції, так і в більш віддалених частинах цих же рослин, схильних до розвитку саліцилатного шляху [57, 58]. Ще один доказ ключової ролі саліцилової кислоти в саліцилатному шляху виходить з аналізу використання трансгенних рослин, що експресують ген *NahG* *Pseudomonas putida*, який кодує саліцилатгідроксилазу, що перетворює саліцилат на катехол [59]. Конститутивно експресований ген *NahG* був блокований у трансгенних рослинах тютюну та арабідопсиса, так само як і можливість накопичувати достатню кількість саліцилової кислоти. Тим самим було заблоковано експресію патоген-індукованої СНС, показуючи, що накопичення ендогенної саліцилової кислоти є значною вимогою для СНС [60]. Завдяки цьому саліцилова кислота була представлена як кандидат для

системної передачі СНС-сигналу. Показано також, що молекули саліцилової кислоти, синтезовані в первинно інфікованому листі, можуть бути виявлені у всіх частинах рослини [61].

У рослин тютюну були ідентифіковані та клоновані гени саліцилової кислоти — зв'язуючих білків з високим та низьким ступенем спорідненості до саліцилової кислоти. Каталазою виявився один із рецепторів тютюну зі слабким ступенем подібності, який своєю дією пригнічує синтез саліцилової кислоти. З цього приводу було висловлено, що оскільки при каталазній активності знижується вміст пероксиду водню (H_2O_2), як і за зниження самої каталазної активності збільшуватиметься концентрація H_2O_2 . До того ж було визначено, що H_2O_2 також стимулює накопичення PR-білків, що з'єднуються з СНС. Хоча, для стимулювання каталази необхідна більша концентрація саліцилової кислоти ніж тієї, яка присутня в індукованих тканинах, тому здається сумнівним, що ключову роль у СНС передачі сигналу відіграє каталаза. Також було визначено і саліцилова кислота-сполучний білок (СКСБ) з великим ступенем подібності [53]. Встановлено більшу подібність СКСБ із функціональним аналогом саліцилова кислота — бензотіадіазолом (БТА), який виявився ефективнішим у стимулюванні PR-генної експресії, ніж саліцилова кислота. До всього іншого були отримані докази наявності в саліциловій кислота-сигнал-передаючому шляху процесу фосфорилування білків, що також може відіграти значну роль в активації СНС [62, 63].

Жасмонатний шлях та індукована системна стійкість (ІСС). ІСС за своєю локальною (як і системною) дією схожа на СНС, і тягне за собою стійкість до великого спектра захворювань контамінованих рослин. Однак ІСС діє через жасмонатний та етиленовий шляхи, і в більшості випадків не залежить від накопичення саліцилової кислоти та PR-білків [64, 65].

Активний кисень та різновиди оксидів азоту. Майже зразу після активації еліситором у негосподарському та сортоспецифічному гіперчутливому відгуку, слідує утворення різних форм активного кисню (РАК) у рослинах-господарях. РАК — це токсичні посередники, що виникають внаслідок послідовних одноелектронних хімічних реакцій при відновленні O_2 . Були виявлені аніони супероксиду (O_2^-),

пероксид водню (H_2O_2), а також гідроксильний радикал ($\text{OH}\cdot$) у результаті рослина – патоген взаємодії [66]. Вивільнення різноманітних форм активного кисню було названо "окисним вибухом", який є різновидом оксидативного стресу.

Окисний вибух, напевно, активізує рецептор-опосередковане розпізнавання патогену [51]. РАК, при несумісних взаємодіях, складається з двох фаз: I – активується відразу ж як відбувається взаємодія з більшістю патогенних організмів; II – реактивація активного кисню відбувається відразу після дуже ранніх подій, пов'язаних з початком H^+ -, K^+ -, і Ca^{2+} -іонних струмів або обмінів [67]. Для активації та ініціації цих струмів необхідний окисний вибух. У цьому процесі беруть участь такі білки, як G-протеїни та фосфоліпаза А, які залучені до сигнальної активації окисного вибуху [68].

До того часу ще не повністю зрозуміла роль сигнальних компонентів H_2O_2 , супероксиду чи інших РАК. Можна припустити, що активуються відразу кілька різновидів РАК. Ферменти, відповідальні за утворення всього спектра РАК у рослин, поки що до кінця не виявлено [69, 70]. Найчастіше передбачається необхідність залучення до окисного вибуху НАД(Ф)Н-оксидази [69]. Цілком ймовірно, що активний кисень відповідає за всі події в клітині, а не ферментативна активність, оскільки кожен різновид цього кисню змінює окислювально-відновний баланс клітин. Зміна окиснювально-відновної рівноваги (надалі окиснення) запускає систему захисту проти оксидативного стресу, придушення якої може бути ще одним механізмом накопичення РАК. Наприклад, було визначено, що під час взаємодії між рослинами тютюну та ВТМ експресія цитозольних форм антиоксидативного ферменту аскорбатпероксидази репресується посттранскрипційно [71], а кількість антиоксидативних компонентів і ферментів в апопласті листя ячменю, контамінованих борошнистою россою, змінюється [72]. Слід зазначити, що збільшення активності ферментів, які беруть участь у захисті від оксидативного стресу, відбувається, переважно, у стійких форм [73].

1.3. Генетичні та молекулярні аспекти стійкості пшениці м'якої озимої до бурі іржі (та її маркерних ознак);

У середині минулого сторіччя Флором була запропонована концепція взаємодії «ген-на-ген», в якій говориться що взаємодія в системі рослина – патоген генетично детермінована [74]. Детальніше та повне розуміння молекулярно-генетичних механізмів фітоімунітету стало можливим лише останнім часом з появою новітніх методів молекулярної біології та біоінформатики. Сучасна наука про стійкість є органічним поєднанням положень класичної теорії Флор та узагальнень попередніх досліджень, доповнила їх і додала нові принципи.

Одним з найважливіших досягнень в імунології ХХ – ХХІ століття є принцип «патерн-розпізнавання» (Pattern Recognition Principle) Janeway про вроджене розпізнавання багатоклітинними організмами однакових структур (patterns, далі структури), з'єднаних з мікроорганізмами [75]. При вродженому розпізнаванні «чужорідні» молекулярні структури виявляються мембранними рецепторами, які характерні мікроорганізмам, але відсутні в організмі рослини – господаря. Ці рецептори, які розпізнають патогенні молекулярні структури (PRR, від pattern recognition receptors), у подальшому були знайдені майже у всіх багатоклітинних організмах, починаючи з безхребетних та рослин і закінчуючи ссавцями [76].

Саме тому принцип «паттерн-розпізнавання» Janeway є характерним для вродженого імунітету усіх багатоклітинних організмів та є універсальним. Молекули які упізнаються даними рецепторами є незмінними та однаковими для кожного класу мікроорганізмів та позначаються, залежно від походження, як МАР та РАР – молекулярні структури мікроорганізмів або патогенів (від microbial- або pathogen-associated molecular patterns) або ДАР – молекулярні структури, пов'язані з ураженням (від damage-associated molecular patterns). При «упізнанні» такого типу відбувається активація цілого ряду захисних реакцій неспецифічного (базового) імунітету рослин (pattern-triggered immunity, РТІ): утворення активних форм водню (АФК) та азоту (NO), синтез фітоалексинів, лігніфікація клітинних стінок, накопичення каллози та інше [77].

У процесі еволюції патогенів на подолання базового (неспецифічного) імунітету рослин, з'явилися білкові ефектори (продукти генів авірулентності – Avr-гени), а також системи, які доставляють їх безпосередньо у клітину. За допомогою транспортних систем, минаючи сенсорні системи (рецептори, які розміщені на поверхні клітини), ефектори доставляються у цитоплазму та модулюють розвиток РТІ – імунітет, індукований патогенними молекулярними структурами (від *patterns-triggered immunity*) [78]. При еволюції рослин з'явилися внутрішньоклітинні або цитоплазматичні рецептори типу NB-LRR (продукти генів стійкості – R-генів), які розпізнають відповідний білковий ефектор, що призводить до індукції специфічного імунітету (*effector-triggered immunity*, ETI). При ETI взаємодія відбувається за принципом «ген-на-ген», при якому специфічному білковому ефектору відповідає комплементарний йому продукт R-гену – NB-LRR рецептор. “Зигзаг” модель, запропонована у 2006 р. Jones та Dangl, узагальнила сучасні погляди на імунітет рослин [79]. Ця теорія є доповненням до класичної теорії ген-на-ген Flor [74], що поєднує різні багаторівневі імунні відповіді і підкреслює безперервну еволюцію патогенних організмів у процесі взаємодії рослини та патогену.

Класична теорія стійкості. У минулому столітті, на прикладі іржі льону, Flor висунув теорію «ген-на-ген» у якій йдеться про те, що при взаємній еволюції рослини-господаря та паразита з'являються комплементарні пари генів: ген стійкості у рослини – R-ген та ген авірулентності у паразита – Avr-ген. Він встановив, що стійкість рослин льону (*Linum usitatissimum*) до патогену *Melampsora lini* є наслідком взаємодії специфічних генів господаря та патогену і виникає лише за наявності у рослини домінантної алелі R-гену, а у патогену – домінантної алелі Avr-гену. При інших комбінаціях цих генів, стійкість втрачається [80]. Цей тип стійкості є моногенним, причому патоген та його рослина-господар мають один і той же цент походження та еволюціонують паралельно. Теорія «ген-на-ген» підтвердила твердження Вавілова про спільну еволюцію рослини та паразит на їх батьківщині [81].

В теорії “ген-на-ген” було чотири типи факторів: 1) гени авірулентності і кодовані ними сполуки, названі еліситами; 2) гени стійкості та їх продукти – рецептори; 3) трансдуктори сигналів, що передають інформацію на геном; 4) гени

імунної відповіді та їх продукти (PR-білки, фітоалексини, лігнін та ін.). Перша та друга групи факторів – специфічні; третя та четверта – неспецифічні [74]. Таким чином, відповідно до класичних поглядів на імунітет рослин, взаємодія продуктів R- та Avr-генів, рецепторів та елісіторів призводить до розвитку реакції надчутливості, визначаючи стійкість рослин до патогену [82].

Сучасний погляд на поняття вродженого імунітету. Досягнення останніх років у галузі фітоімунології, завдяки застосуванню молекулярної біології та генетики, значно доповнили теорію та покращили розуміння захисних механізмів, що призвело до створення сучасного поняття про імунітет рослин. Відповідно сучасної концепції, захист рослинного організму від патогенних організмів базується на багаторівневій вродженій імунній системі за участю різних механізмів та структур специфічного та неспецифічного імунітету.

Патогену при контакті з рослинним організмом необхідно подолати ряд факторів конститутивної стійкості рослини таких, як восковий наліт, клітинна стінка, а також захисні сполуки до яких належать кутикулярні ліпіди, антимікробні ферменти та вторинні метаболіти [83]. Наступним захисним бар'єром є вроджена імунна система, для подолання якої патогену необхідно уникнути розпізнавання рослиною, або придушити активацію захисних відповідей. При розпізнаванні патогенів та його метаболітів рослинами використовується такий самий механізм, як і тваринними організмами, – мембранні рецептори. Рецептори розпізнають специфічні молекулярні ліганди, характерні патогенам, але чужорідні рослині. Ці молекули вперше були описані в роботі Janeway [84], та були названі патогенні молекулярні структури (pathogen-associated molecular patterns, PAMP). У зв'язку з тим, що PAMP притаманні всім патогенним і непатогенним мікроорганізмам, термін був замінений на MAMP (microbial-associated molecular patterns) [85]. Рослини також здатні розпізнавати фрагменти, що утворюються внаслідок пошкодження мікробними літичними ферментами таких рослинних структур, як кутикула або клітинна стінка, і були названі молекулярними структурами, пов'язаними з ушкодженням (damage-associated molecular patterns, DAMPs) [86].

Виявлення МАРВ відбувається рецепторами, що розпізнають молекулярні структури патогенів (pattern recognition receptors, PRRs), які внаслідок активації специфічними лігандами запускають імунний сигналінг. Завдяки цьому процесу відбувається активація низки захисних реакцій, які призводять до запобігання розвитку хвороби. Такий імунний механізм був названий імунітет, активований молекулярними структурами патогенів (pattern-triggered immunity, PTI) [79], що є першим рівнем вродженого імунітету рослин. Вірулентні штами патогенів здатні пригнічувати захисні реакції, що визначаються рецепторами, які розпізнають молекулярні структури патогенів, наводячи на дію різні ефектори – фактори вірулентності для сприйнятливого господаря [87]. При розпізнаванні ефекторів активується другий рівень вродженого імунітету – імунітет активований ефекторами (ETI) [79].

Перший рівень вродженого імунітету (PTI) визначає неспецифічну (базову) стійкість, тоді як другий рівень (ETI) – специфічну стійкість, що веде до розвитку реакції надчутливості (СЧ-реакція, hypersensitive reaction, HR). Результатом активації вродженого імунітету як на рівні PTI, так і на рівні ETI може стати розвиток системної стійкості, яка забезпечує тривалий захист всієї рослини проти широкого спектра патогенів [88]. У рослинному організмі можуть реалізовуватися механізми формування імунної пам'яті (trans-generational immune memory), тобто. дія стресу на одне покоління може призводити до ефективної адаптації до того ж стресового фактора у наступного покоління [89].

1.4. Ефекти (вплив) генів стійкості до бурої іржі на господарсько-цінні ознаки та властивості пшениці м'якої озимої;

Не зважаючи на всі теорії стійкості та імунності рослин, вирішальну роль відіграють гени які контролюють дану ознаку. На сьогодні відомо 87 генів стійкості до бурої іржі [90, 91] з них вже втратили свою ефективність 47 генів такі як: Lr1, Lr2a, Lr2b, Lr2c, Lr3a, Lr3bg, Lr3c, Lr10, Lr11, Lr12, Lr13, Lr14a, Lr14b, Lr15, Lr16, Lr17a, Lr17b, Lr18, Lr20, Lr21, Lr22a, Lr22b, Lr23, Lr26 Lr27, Lr28, Lr30, Lr31, Lr32, Lr33,

Lr34, Lr35, Lr36, Lr38, Lr39, Lr44, Lr45, Lr46, Lr50 Lr51, Lr52, Lr53, Lr54, Lr56, Lr60, Lr63, Lr64 [92].

Сортами які на сьогодні вже втратили свою ефективність в тому числі селекції селекційно-генетичного інституту є Кірія, Тіра та Струмок (Lr1, Lr 20), Лада і Одеська 265 (Lr2b), Одеська 132, Одеська 162, Степовичка та Зустріч (Lr2b, Lr3), Федорівка, Нагорода, Лузановка, Застава, Пріма та Дальницька (Lr2b, Lr17), Знахідка (Lr2b, Lr17, Lr23), Порада (Lr2b, Lr14a), Панна та Лелека (Lr14a), Одеська 267 (Lr3), Вікторія одеська (Lr10, Lr18), Ювілейна 75 та Ніконія (Lr10, Lr18+), Куяльник (Lr14a, Lr30), Альбатрос, Українка одеська, Символ одеський, Повага, Любава, Сирена, Красуня, Фантазія, Селянка, Леля та Пошана (Lr30) [92].

Ефективними в Україні залишаються гени Lr9, Lr19, Lr24, Lr25, Lr29, Lr37, Lr39, Lr42, Lr47, Lr1AL/1RS [92, 93] та 1BL/1RS, Lr34 [94].

Ген Lr9 локалізований у хромосомі 6BL, походить від дикого злаку *Aegilops umbellulata* та знаходиться в таких сортах пшениці як Transfer, Abe, Arthur 71, PI1468940, Ribey 67, Sullivan, Oasis(Lr11), McNair701 та Glenson [91, 95]. Цей ген забезпечує високу стійкість до хвороби, але веде до зменшення кількісних показників врожайності [96]. В Україні цей ген високоефективний, вірулентні раси і біотици трапляються не часто, але вони не мають високої агресивності. [90, 93, 97].

Lr19 отримано від *Agropyron elongatum* (=Thinopyrum ponticum, 2n = 10x), який локалізований на довгому плечі хромосомі 7DL та присутній в сортах пшениці таких як Agatha, See, Mutant 28, Oasis 86, Argus, Mutant 235 [91, 98, 99, 100]. В Україні цей гени має високу ефективність [90, 93, 97]. Присутність якого несе невеликий негативний вплив на компоненти врожайності [100]. Вірулентні до нього патотипи зустрічаються дуже рідко і, поки що, не мають агресивності, тому не становлять загрози для цього гена [90]. У Європі втрата ефективності цього гена відзначена у Великій Британії, Угорщині та Румунії. [101, 102]. Ген Lr19 зчеплений з геном "Y", який відповідає за жовтопігментність ендосперму [103].

Lr24 локалізований у хромосомі 3DL, що був перенесений від дикого злаку *Agropyron elongatum* [104, 105], присутній в таких сортах як Agent, See, Osage, Cody, Blue boy II (Lr1, Lr10), Fox (Lr10), Parker 76 (Lr10), Timpaw, Wanken, Torres, Cutter,

Jagalena, McCormik, Payne, Ogallala, Lockett (Lr9) та Sioulang (Lr26) [91]. Ген Lr24 зчеплений з геном стеблової іржі Sr24 знаходяться близько з геном стійкості до жовтої іржі Yr71 в одній хромосомі 3D [106]. В Україні він відповідає за вікову стійкість. В окремі роки в ювенільний період розвитку вірулентні раси патогену зустрічаються дуже часто [90, 107]. Вченими з Індії було визначено, що присутність в генотипі цього гену не впливало на якісні показники навпаки в майже ізогенних лініях (NIL) спостерігалось значне підвищення таких показників як маса зерна, вміст білка, рівень седиментації та вміст глютеїну. Також спостерігалось підвищення стабільності тіста та показника фаринографа [108, 109]. У Канаді, США та Австралії цей ген уже втратив свою ефективність [110, 111, 112].

Lr25 локалізований в хромосомі 4BS походить від іржі (*Secale cereale* L.), та знаходиться в сортах таких як Transec, Transfed [91, 113]. Цей ген не набув широкого використання через можливий негативний ефект [114]. Вірулентні раси патогена до цього гену були вперше визначені в Мексиці впродовж 2004 – 2006 рр. досліджень [115].

Lr29 локалізований в хромосомі 7D, отриманий від *Agropyron elongatum* [91, 116, 117]. M.T. Labuschagne, Z.A. Pretorius і B. Grobbelaar стверджують що присутність цього гену в геномі пшениці значно підвищувало вміст білка в борошні та поглинання води [118]. F. J. Kloppers, Z. A. Pretorius та D. van Lill стверджують, що у ліній з геном Lr29 тип реакції на флаговому листі варіював від стійкого до помірно-сприйнятливого, що не спричиняло значних втрат також не спостерігалось жодних негативних впливів на якісні показники, генетично пов'язаних з цим геном [119].

Lr37 ген був перенесений разом з генами стійкості до жовтої іржі Yr17 та стеблової іржі Sr38 від *Triticum ventricosum* Ces. (syn. *Aegilops ventricosa* Tausch), який локалізований у хромосомі 2AS [91, 120]. Сорта пшениці які містять у своєму генотипі цей ген: Madsen, Nyak, Rendezvous, Moison, VPM1 [91]. В Україні цей ген забезпечує вікову стійкість, в фазу ювенільного розвитку зустрічається значна кількість вірулентних рас [90]. За результатами F. J. Kloppers, Z. A. Pretorius та D. van Lill у ліній з геном Lr37 спостерігається така ж сама картина, як і у ліній з геном Lr29, варіювання типу стійкості на флаговому листі від стійкого до помірно-

сприйнятливою, що не спричиняло значних втрат, а також не спостерігалось жодних негативних впливів на якісні показники, генетично пов'язаних з цим геном [119].

Lr39 отриманий від дикого родича *Triticum tauschii* (*Aegilops tauschii*) та локалізований в 2DS хромосомі [91, 121–123]. Сорту пшениці які містять у своєму генотипі цей ген: KS90WGRC10, Overley, Thunderbolt, Fuller (L17) [91]. Так само як ген Lr37 ген Lr39 забезпечує вікову стійкість, але в популяції патогена присутні раси вірулентні до цього гену в ювенільний період розвитку рослин [90].

Lr42 походить від *Triticum tauschii* (*Aegilops tauschii*) та локалізован в хромосомі 1DS [91, 124–126]. Присутній у таких сортах як Babax, Fannin [91] та Century [127]. Польові дослідження майже ізогенних ліній з геном стійкості Lr42 в Оклахомі показали підвищення врожайності на 26% та маси 1000 насінин на 9% [128]. В Україні забезпечує високу вікову стійкість [90]. В США цей ген забезпечує як вікову так і ювенільну стійкість до всіх рас бурої іржі [129–131]. Lr42 ефективний проти всіх рас відомих на сьогодні, вірулентні до цього гену раси, практично не зустрічаються [132, 133, 134].

Lr47 був перенесений з хромосоми 7S від *Aegilops speltoides* в пшеницю м'яку (*Triticum aestivum*) у хромосому 7AS [91, 135], та присутній в лініях CI 17882, CI 17884, CI 17885 [91]. За присутності гена Lr47 у майже ізогенних лініях спостерігалось зменшення врожайності на 3,8%, але цей показник значно відрізнявся від генотипу та довкілля. Лінії показали постійне збільшення вмісту білка в борошні, але значне скорочення виходу борошна та підвищення зольності борошна [136].

Lr1Al/1RS ген був інтрогресований в хромосому пшениці 1AL з житньої хромосоми 1RS [137]. Ця транслокація крім стійкості до бурої іржі (Lr26) забезпечує також стійкість до борошнистої роси (Pm8), стеблової іржі (Sr31), жовтої іржі (Yr9), вірусу смугастої мозаїки (Wsm) та попелиці (Gb) [138]. Сорту з пшенично-житньою транслокацією: Amigo, TAM107, Century, Золотоколоса, Смуглянка та Монолог. В Україні даний ген забезпечує ефективну стійкість, якому в популяції патогена є вірулентні раси, але вони не агресивні [139]. Литвиненко М. А. та Топал М. М. стверджують що ця транслокація не забезпечує стійкості, а лише проявляє підсилювальний ефект у поєднанні з іншими генами стійкості. Поєднавши в одному

генотипі господарсько-цінні ознаки, транслокацію та ефективні гени стійкості можна отримати генотипи з високою адаптивною стійкістю. Були отримані сорти пшенично-житньою транслокацією (Lr1A1/1RS): Житниця одеська та Ліга одеська, які мають комплексну систему стійкості та переважали національні стандарти за врожайністю на 18 – 20%, а також володіють іншими цінними господарсько-біологічними властивостями [140]. Г. М. Лісова, Т. О. Собко стверджують, що в умовах Північного Лісостепу України ця транслокація повністю не забезпечує стійкості за епіфітотійного розвитку бурої іржі, а за присутності інших ефективних генів стійкості забезпечує підсилювальний ефект, що може, в роки епіфітотії, забезпечити високу стійкість і навіть імунність [141]. R. L. Villareal, E. del Toro, S. Rajaram & A. Mujeeb-Kazi у своїй роботі вказують що матеріал в генотипі якого присутня транслокація 1A1/1RS показував підвищення врожайності, надземної біомаси та кількості колосся на м² в умовах зрошення та засухи, а також сорти з цією транслокацією мали переваги в масі 1000 зерен, але тільки при оптимальній вологі [142]. У 2012 році присутність цієї транслокації в досліджених гібридних лініях на півдні України підсилювала стійкість до стресових факторів [143].

Транслокація 1BL/1RS була отримана перенесенням на довге плече пшеничної хромосоми 1В короткого плеча житньої хромосоми 1RS, свого часу ця транслокація була важливим етапом у селекції на стійкість до хвороб [144] та зустрічалась серед таких сортів як Аврора та Кавказ. Литвиненко, М. А., & Алексеєнко, Є. В. стверджують, що при залучені до селекційної програми транслокації 1BL/1RS забезпечувало підвищення стійкості до бурої іржі та борошнистої роси [145]. В Китаї вченими Ren, TH., Yang, ZJ., Yan, BJ. et al. була отримана лінія R₁₄ яка несла стійкість до жовтої іржі та борошнистої роси [146]. Дана транслокація забезпечує підвищення кількісних показників пшениці таких як врожайність, маса 1000 зерен та надземна біомаса [147], але більшість ліній з транслокацією мають низькі хлібопекарські якості такі як низький об'єм (рівень) седиментації, розтяжність, липкість та знижену пружність тіста [148]. Однак за вдалого використання цієї транслокації в селекційному процесі є можливість нівелювати її негативний вплив на якісні показники, таким прикладом є сорт, відділу селекції та насінництва СГІ, Щедрість,

котрий був занесений у 2014 році до державного реєстру дозволених до вирощування сортів в Україні, в якому вдалось успішно поєднати непогані якісні показники зерна та досить високу врожайність [149, 150].

Lr34, зчеплений з геном Yr18 та Pm38, локалізований у хромосомі 7DS. Присутній в таких сортах як Frontana (Mexico) АСА801 (Iran), Klein Castor (Argentina) [151–153]. Також було встановлено, що цей ген знаходиться у зчепленому стані з геном стійкості до ВЖКЯ [154]. Цей ген забезпечує подовжену стійкість (durable resistance) до бурої іржі [155, 156], та успадковується з такою маркерною ознакою як некроз кінчиків листя [157]. Lr34 подовжує тривалість латентного періоду та знижує частоту інфікування (інтенсивність ураження) особливо при низькій температурі. На розвиток інфекції, за наявності даного гену, не спостерігається реакція гіперчутливості [156]. Тому цей ген забезпечує ефективну стійкість при середньодобовій температурі не менше 20 °С, але при комбінуванні з генами Lr9, Lr19, Lr24, Lr26 стійкість зберігалась не залежно від температури [158]. За даними інституту захисту рослин НААН генетична конструкція Lr34 є близько у 60% сортів СГІ та в активному стані досі не втратив свого значення [159].

Lr15 ген локалізований у хромосомі 2DS [91, 151]. Цей ген відповідає за стійкість у фазу паростків [160]. Ще в 70-х роках 20 століття даний ген був залучений до селекційної програми відділу селекції та насінництва СГІ від схрещування з західноєвропейським матеріалом, в основному із сортом колишньої Югославії «Златна Долина», що підтримував ефективну стійкість до бурої іржі [145].

Нещодавно був ідентифікований новий ген стійкості, який був формально названий Lr80. Цей ген локалізований на короткому плечі хромосоми 2D, та був знайдений у сорті Hango-2, який в Індії забезпечує стійкість майже до всіх рас бурої іржі [161].

1.5. Селекційне вирішення проблеми стійкості пшениці м'якої озимої до бурої іржі;

Навіть мінімальне пошкодження рослин фітофагами та патогенами можуть спричинити величезні втрати врожаю, а поява нових вірулентних та агресивних рас

та біотипів патогену є основною причиною зниження стійкості сортів до патогенів. Тому найбільш екологічним та економічно-вигідним методом захисту рослин є створення сортів стійких до шкідливих організмів, що дає змогу зменшити втрати врожаю від пошкоджень та знизити енерговитрати на 25 – 30 % [162].

З метою подальшого забезпечення населення планети продуктами харчування, що наразі стає досить проблематичним, у зв'язку зі зниженням рівня врожайності сучасних сортів внаслідок дії біотичних та абіотичних чинників. Роль селекції у підвищенні врожайності сільськогосподарських культур є однією і головних на сучасному етапі розвитку науки. Її внесок за багаторічними дослідженнями аналізу зростання урожайності сортів складає 40 – 80% у порівнянні із застосуванням агротехнічних і агрохімічних заходів покращення рівня врожайності [163].

За теорією М. І. Вавілова про спільну еволюцію патогена та рослини господаря в якій йдеться, що імунні до хвороб форми рослин слід шукати на їх спільній батьківщині [164]. Багато ефективних генів стійкості було отримано від диких злаків таких як:

- *Aegilops speltoides* – Lr28, Lr35, Lr36, Lr47, Lr51, Lr66;
- *Aegilops tauschii* – Lr1, Lr21, Lr22а, Lr32, Lr39, Lr42;
- *Triticum timopheevii* – Lr18 та Lr50;
- *Thinopyrum elongatum* – Lr19, Lr29, Lr24;
- *Secale cereale* – Lr25, Lr26 та Lr45;
- *Aegilops umbellulata* – Lr9, Lr76;
- *Triticum speltà* – Lr44, Lr65, Lr71;
- *Triticum dicoccoides* – Lr53, Lr64;
- *Aegilops triuncialis* – Lr58, LrTr;
- *Tr. timopheevii* spp. *viticulosum* – LrTt1;
- *Aegilops ventricosa* – Lr37;
- *Aegilops kotschy* – Lr54;
- *Elymus trachycaulis* – Lr55;
- *Aegilops sharonensis* – Lr56;
- *Aegilops geniculata* – Lr57;

- *Aegilops peregrine* – Lr59;
- *Triticum turgidum* – Lr61;
- *Aegilops neglecta* – Lr62;
- *Triticum monococcum* – Lr63 [165].

А також генетичні конструкції які широко використовуються у селекції на стійкість:

Транслокація 1BL/1RS була отримана від перенесення короткого плеча житньої хромосом 1R на довге плече пшеничної хромосоми 1A [166].

Lr34/Yr18 – вперше цей локус був описаний в сорті Frontana, який був отриманий в 1919 році в Бразилії від схрещування сортів Fronteira × Mentana. Та являється одним з найважливіших генів стійкості [167].

Не зважаючи на велике різноманіття генів стійкості до бурої іржі, на разі все частіше постає питання створення генотипів, які б об'єднали у собі різні гени стійкості та отримання матеріалу із пірамідальною стійкістю, що дасть змогу підвищити результативність селекції за даною ознакою [168].

Вже є успішне поєднання в одному генотипі генів стійкості до бурої та стеблової іржі, в яких APR гени (гени вікової стійкості) відіграють важливу роль. Зокрема APR ген Lr34 знаходиться у зчепленні з геном стійкості до стеблової іржі Sr2, які забезпечують часткову стійкість дорослої рослини, та у комбінаціях з іншими генами, сприяють їх довготривалій стійкості, що контролюють расонеспецифічну стійкість. Lr34 кодує передбачуваний ABC-білок [169], а також тісно зчеплений з генами стійкості пшениці до стеблової іржі, жовтої іржі та борошнистої роси [170]. При трансгенному перенесенні локусу Lr34 може забезпечувати стійкість до антракнозу та іржі сорго [171], борошнистої роси та іржі ячменю [172], а також пірикуляріозу рису [173]. З 2007 по 2009 рік сорти які мали ген Lr34 займали 35% посівних площ в Канаді [174]. В Канаді APR ген Lr13 втратив свою ефективність, але все ще підсилює стійкість у комбінації з іншими генами, а також цей ген відіграє важливу роль у подовженій стійкості до бурої іржі [175]. Деякі головні гени ювенільної стійкості зберігали ефективну стійкість у комбінації з генами Lr13 та/або Lr34. Комбінування цих комбінацій з Lr16 забезпечував високий рівень

резистентності [176]. Ще в 90-х роках минулого століття був створений сорт Pasqua, із комбінуванням кількох генів стійкості в його генотипі для досягнення довготривалої стійкості до бурої іржі. Цей сорт зберігав високий рівень стійкості протягом багатьох років, не зважаючи на той факт, що три гени стійкості (Lr11, Lr13 and Lr14b) втратили ефективність упродовж того часу, а два інші (Lr30 і Lr34), самостійно, забезпечують часткову стійкість [177]. Ген вікової стійкості (APR) Lr68 який зчеплений з Lr14b [178], який, можливо теж взяв участь у забезпеченні подовженій стійкості, оскільки, в той час, коли був створений сорт Pasqua, ген Lr68 був невідомий [179].

Нині вже є велика кількість робіт присвячених темі пірамідуванням між собою двох та більше головних (Major genes) генів стійкості до бурої іржі а саме:

Chhuneja, P., Vikal, Y., Kaur, S., Singh, R., Juneja, S., Bains, N. S., et al. (2011) вивчали пірамідкування двох генів стійкості Lr24 та Lr28 у майже ізогенних лініях «PBW 343». Результати досліджень показали що деякі лінії мають більший потенціал врожайності над батьківськими формами [180].

Згодом чужорідні гени від *Aegilops ventricosa* (Lr37/Yr17/Sr38) та *Aegilops umbellulata* (Lr76/Yr70) були пірамідовані в PBW343. При зворотному схрещуванні була отримана лінія PBW723 в якій окремо кожен ген сприятливий до жовтої іржі, але в комплексі показує підвищення стійкості [181].

Singh, M., Mallick, N., Chand, S. et al. створили сорт HD2733, від схрещування між собою майже ізогенних ліній, в якому вдалось пірамідувати два гени стійкості Lr19 та Lr24 інтегрованих від дикого злаку *Agropyron* для забезпечення рослинам подовженої стійкості [182].

В Індії були створені лінії з пірамідкуванням двох генів стійкості до бурої іржі Lr19 та Lr28, які окремо не несуть стійкості до таких рас патогену як 77-8 та 77-10, але об'єднання цих генів стійкості в одному генотипі, очікується, забезпечить стійкість сорту проти всіх рас патогену – вихідним був високоврожайний сорт HD2687 [183].

При комбінуванні між собою чотирьох генів (SrCad-Sr33-Lr34-Fhb1) було отримано 64 лінії з яких в двох, тільки, лініях вдалося об'єднати, в генотипі, усі

чотири гени стійкості, які показали підвищену стійкість до стеблової іржі в порівнянні з лініями, які містять лише один ген стійкості. Також ці лінії стійкі до бурої іржі (Lr34) та фузаріозу (Fhb1) [184].

В індійському сорті PBW550 було пірамідовано стійкість до бурої та жовтої іржі з підвищеною масою 1000 насінин (45.0 – 46.2 г) [24].

Два гени стійкості до бурої іржі (Lr24, Lr28) один з яких досі залишається ефективним в Україні, та ген стійкості до жовтої іржі були відібрані для пірамідування стійкості у генотипі нестійкого, але високоврожайного сорту HD2877. В результаті були відібрані лінії які об'єднали у собі ці гени стійкості при схрещуванні з цим сортом [186].

В Польщі були отримані гомозиготні лінії, які об'єднали в собі два гени стійкості до бурої іржі один з яких Lr41 та ген стійкості проти борошнистої роси Pm21 [187].

Висновки до розділу 1

За результатами опрацювання літературних джерел можна зробити такі висновки:

1. Бура іржа є небезпечною хворобою, ураження якою, за сприятливих умов середовища та при вирощуванні сприйнятливих сортів, може сягати 50 – 80 % та охоплювати 100 % рослини. Що призводить до різкого зниження господарсько-біологічних показників.

2. Епіфітотії бурої іржі, простежуються з давніх часів, протягом всіх часів до сьогодення, по всій планеті.

3. Створення стійких сортів є одним з найефективніших засобів захисту пшениці м'якої озимої проти бурої іржі. Який дозволяє запобігти масштабного розвитку зазначеної хвороби.

4. Необхідно вести постійну селекційну роботу на стійкість до даної хвороби, у зв'язку з високою мінливістю рас та біотипів патогена бурої іржі.

5. Селекційна робота на створення пірамідальної стійкості залишається актуальною по сьогоднішній день, через постійну еволюцію патогена, в наслідок чого патоген долає механізми захисту рослини-господаря.

6. На сьогодні багато Lr-генів, вже, втратили свою ефективність, але ще залишається ряд генів, які забезпечують сорти високим рівнем стійкості щодо бурї іржі.

7. Попри те, що багато Lr-генів втратили свою ефективність, при комбінуванні з іншими неефективними Lr-генами, вони здатні забезпечувати високий рівень стійкості, в наслідок комплементарної дії цих генів.

РОЗДІЛ 2. ПРИРОДНО-КЛІМАТИЧНІ УМОВИ, МЕТОДИ ТА МАТЕРІАЛИ ДОСЛІДЖЕНЬ

2.1 Природно-кліматичні особливості регіону досліджень

Полеві дослідження проводились у 2020–2024 роках на полях Селекційно-генетичного інституту – Національного центру насіннезнавства та сортовивчення, які прилягають до межі міста Одеси.

Клімат Одеської області, яка розташована на півдні України в Причорноморській низині, теплий і є сприятливим для вирощування різних видів культурних рослин, озимої пшениці в тому числі.

За забезпеченістю вологою зона належить до району недостатнього зволоження, через це врожайність зернових культур у значній мірі залежить від кількості опадів, що випали в осінній та весняно-літній періоди. Середня багаторічна кількість опадів складає 427 мм. Їх максимум припадає на червень – липень, опади в цей період часто мають зливовий характер, а найменша кількість опадів випадає у лютому – березні.

Ґрунт дослідної ділянки представлений малогумусним важкосуглинистим чорноземом з середнім вмістом гумусу 2,5%. Потужність гумусового шару – 65 – 67 см, власне гумусний горизонт – 35 – 38 см. Рельєф території рівнинний зі слабким нахилом на південний захід.

За багаторічними даними Одеської агрометеостанції середньорічна температура в цьому районі складає + 10,0°C. Літо спекотне й тривале, середньомісячна температура липня +22,5°C. Зима м'яка, коротка, з частими відлигами, середньомісячна температура січня -2,0°C. Відносна вологість повітря за рік достатньо висока і складає 75 %. Однак в літній період вона часто знижується до 40–50, а в окремі дні – до 30% і нижче. Сума активних температур (вище 10°C) становить 2800 – 3400°C.

2.2 Погодні умови років досліджень

Метеорологічні умови за роками проведення досліджень дещо відрізнялись між собою, що було враховувано при аналізі експериментальних даних. Зокрема, передпосівний період **2020** р. характеризувався значним дефіцитом продуктивної вологи у метровому шарі ґрунту, через тривалу посуху (червень – вересень), що привело до значного зміщення строків сівби озимої м'якої пшениці. Агрономічно-суттєвий дощ (14 мм) випав 10 жовтня через що посів здійснився практично в провокаційну вологу в період 13–28 жовтня 2020 р. Тому сходи були різноякісними за щільністю і темпами росту рослин. Крім того, рослини знаходились 28 діб в умовах дефіциту ґрунтової вологи, що приводило до часткового в'янення вдень і відновлення тургору вночі. Тільки в кінці жовтня 29.10.2020 р. спостерігались суттєві опади (18 мм), які вберегли рослини від повної загибелі, а не проросле насіння, яке зберегло життєздатність в ґрунті, почало проростати і доповнило частково щільність сходів до 72–80%.

Надалі тепла погода в листопаді і грудні сприяла вегетації рослин, а перше припинення вегетації відбулось при зниженні температури повітря до $-4...-6^{\circ}\text{C}$ в період з 27–29 грудня 2020 року. В цей час основна маса рослин знаходилась у фазі початку кущення, а рівень загартування був низький. Відновлення теплої погоди чергувалось з короткими похолоданнями до -9°C в період з 7 по 12 січня та до -7°C з 13 по 15 лютого. Решта зимового періоду характеризується позитивними температурами до $+2...+4^{\circ}\text{C}$ вдень і до $0...+2^{\circ}\text{C}$ вночі, що сприяло повільній вегетації рослин.

Таким чином домінуюча тепла погода забезпечила вегетацію рослин практично впродовж всієї зимівлі, тому говорити про стале відновлення вегетації не приходиться.

За зимовий період випало сумарно 425 мм опадів 185% від норми. Березень і квітень характеризувались прохолодною погодою з середньомісячною температурою $+4, +9^{\circ}\text{C}$ з частими невеликими дощами у кількості 30–40 мм, що сприяло додатковому весняному кущенню рослин, яке на 80–85% реалізувало продуктивну кущистість.

Рідкісним явищем для степової зони склались погодні умови квітня-травня-червня, які були винятково вологими (45–99 мм) з перевищенням норми на 34–104%. Температурний режим в ці місяці також мав відхилення в бік більш низьких температур на 1,0–2,3⁰С від норми. Такі погодні умови в період літньої вегетації сприяли формуванню елементів продуктивності рослин, а також були сприятливими для розвитку захворювань в тому числі бурої іржі. Зокрема в період від виходу в трубку до виколошування в значній кількості проявились бура іржа та локально жовта іржаю. В період виколошування-цвітіння інтенсивно розвивалися плямистості листя – септоріоз, піренофороз. Крім цього високе зволоження ґрунту сприяло розвитку практично всіх видів бур'яну.

У зв'язку з вологими погодними умовами збирання урожаю почалося в більш пізні строки (10.07 по 25.07.2021 р.) із підвищеною вологістю насіння, що потребувало додатково досушування.

2021/2022 рік.

Осінь 2021 року була теплою з середньою температурою 11,7⁰С, що на 1,1⁰С вище кліматичної норми, максимальна температура у вересні сягала 32,8, мінімальна 2,1⁰С, максимальна температура в жовтні сягала 24,3⁰С, мінімальна – -3,0⁰С, в листопаді – 25,0⁰С, -9,9⁰С відповідно. Кількість опадів, за осінній період, сягала 40,1 мм, з відхиленням від середньо багаторічної норми в осінній період на 50,6 мм. Не зважаючи на високі коливання в температурі та невелику кількість опадів вдалося одержати дружні сходи. В зиму пшениця ввійшла в оптимальну фазу розвитку.

Зима 2021/22 була достатньо прохолодною середня температура за сезон сягала 2,1⁰С з мінімальною температурою -12,9⁰С, яка спостерігалась у грудні та максимальною 19,3⁰С у лютому. За зимовий сезон кількість опадів була 155 мм, що перевищувало середньобагаторічну на 64,2 мм. Найбільш посушливим місяцем був лютий з кількістю опадів 18,3 мм, що було нижче за середньобагаторічну кількість опадів на 11,1 мм. Загалом зимовий період характеризувався сприятливим для продовження нормальної вегетації пшениці м'якої озимої.

Весна 2022 року була прохолодна з різким підвищенням середньої температури в травні до 16,2 ⁰С у порівнянні з березнем (4,7 ⁰С) та квітнем (9,5 ⁰С). Протягом

весни випала достатньо велика кількість опадів, яка за весь сезон сягала 144,9 мм, що більше за середньобогаторічну на 48,4 мм. Загалом весна склалась сприятлива для розвитку грибних хвороб, зокрема бурої іржі, що в свою чергу дало змогу оцінити зразки на стійкість до цієї хвороби та відібрати кращі генотипи за цим показником.

Літній період для розвитку рослин озимої пшениці 2022 року був жарким та посушливим, але найбільш високі температури та мала кількість опадів припали на 2-гу половину літа, що суттєво не вплинуло на формування кількісних таякісних показників пшениці пшениці м'якої озимої.

2022/2023 рік.

Осінь 2022 року характеризувалась переважно теплою погодою з незначною кількістю опадів, але це не завадило отриманню вчасно дружніх сходів озимої пшениці. Середня температура за сезон становила 14,16°C, що було на 3,56°C вище норми. Всього за осінній сезон випало 61,2 мм опадів. Запаси продуктивної вологи на кінець осені склали 35 – 37 мм. В зиму озима пшениця перейшла в оптимальному стані.

Зима 2022/23 була переважно теплою, температура не знижувалась нижче ніж -5°C, із невеликою кількістю опадів яка складала 78,6 мм. Припинення вегетації озимої пшениці припало на 1 грудня.

Весна 2023 року була прохолодною та вологою. Середня температура за весняний період становила 11,18°C. Всього за сезон випало опадів у кількості 78,3 мм. Умови які склались у травні сприяли розвитку багатьох хвороб на озимій пшениці, що в свою чергу дало можливість провести добір стійкого до хвороб матеріалу, зокрема до бурої листової іржі.

Посушливий літній період з дефіцитом вологи погіршив розвиток озимих, в результаті різкого підвищення температур частково відбувся «запал» зерна що призвело до зниження показника врожайності та якості селекційного матеріалу.

2.3 Матеріали досліджень

В нашій роботі, для простоти викладення інформації, було прийнято використовувати поняття «генетична система стійкості» не в його загальному значенні,

як то, наприклад, генетична система Lr генів в цілому, а у більш вузькому значенні а саме – пул генотипів різного походження з різними генами стійкості до бурої іржі.

Матеріалом для вивчення генетичного розмаїття озимої м'якої пшениці та виділення нових, цінних джерел стійкості до бурої іржі слугували зразки колекцій озимої м'якої пшениці з генетичними системами стійкості до бурої іржі різного еколого–географічного походження: сорти та селекційні лінії з пшенично-житньою транслокацією 1AL/1RS селекції СГІ–НЦНС та інших селекційних установ України; сорти та селекційні лінії у родоводі яких присутні гени від диких злаків, зокрема, у нашому випадку *Aegilops cylindrica*; селекційні зразки західно-європейського походження: Сербія (сорт Златна Долина), Німеччина, Болгарія, Чехія; селекційний матеріал, що містить в генотипі генетичну конструкцію *Lr34*; селекційні номери, отримані у відділі фітопатології СГІ – НЦНС, що містять у собі активні гени *Lr 21*, *Lr26*, *Lr34*, та *Lr Amigo*. До дослідів були залучені сорти і селекційні лінії, отримані у відділі селекції пшениці СГІ – НЦНС за програмою створення сортів із комплексною стійкістю до основних хвороб: рекомбінантні лінії отримані від гібридизації селекційного матеріалу різного походження з різними генетичними системами стійкості до бурої іржі з метою виявлення їх найбільш ефективних комбінацій. В якості стандартів у досліді були використані сорти: Куяльник, Антонівка, Годувальниця, Литанівка, Єдність та Істина.

За період досліджень, у рамках виконання завдань поставлених в даній роботі, було проведено 423 комбінації схрещування з них у 2021-му – 168 штук, 2022-му р. – 155 штук та 2023 році – 100 шт. Вивчення успадковування показника стійкості до бурої іржі проводили на популяціях F₂ від 15 комбінацій схрещування (по 100 рослин із кожної комбінації). На рівні I та II конкурсних сортовипробувань було вивчено 512 ліній за показниками стійкості до бурої іржі та врожайності. Також матеріалом для дослідження слугувала місцева популяція рас патогена бурої іржі (раса 77 і 144 та їх біотиipi), яка, за даними відділу фітопатології та ентомології СГІ–НЦНС, у продовж років досліджень (2020 – 2023 рр.) не змінювалась.

Коротка характеристика сортів взятих використаних в досліді

Відповідь одеська. Сорт універсального типу. За даними державного сортовипробування в Степовій та Лісостеповій зонах України врожайність сорту (2019 – 2020 рр.) була на рівні 7,0 – 8,2 т/га. Формування врожайності відбувається завдяки високій продуктивній кущистості, що забезпечує щільність стеблостою 820 – 960 продуктивних стебел на метр квадратний. Середньорослий (88 – 98 см), достатньо стійкий до вилягання, осипання та проростання зерна в колосі, середньостиглий з вегетаційним періодом 280–284 доби. Жаро- зимостійкість висока. Має добре виражену групову стійкість до захворювань, що дозволяє вирощувати його без використання фунгіцидів.

Відповідь одеська має показники якості зерна «сильної» пшениці з тенденцією підвищеного вмісту білка 13,8–14,6%, вмістом клейковини 28–32% та силою борошна 360–380 о. а.

Перемога одеська. Сорт високоінтенсивного типу. За даними державного сортовипробування (2019 – 2020 рр.) 7,6 – 8,8 т/га, що перевищує умовний стандарт на 13,3 18,0%. За результатами дослідних господарств інституту степової зони в гостро посушливому 2020 році отримано врожай 5,8 т/га, що вище сорту Куяльник на 0,8 т/га (12,4%). Високі показники врожайності забезпечуються оптимальним поєднанням щільності стеблостою (712–820 продуктивних стебел/1м²), з великим (11.2 – 12,4 см), добре озерненим колосом (68 – 82 зерен) та крупним зерном (маса 1000 зерен 43–45 г). Сорт короткостебловий (82–86 см), високостійкий до вилягання (9 балів), осипання та проростання в колосі. Середньостиглий, вегетаційний період 282 285 діб. Підвищений рівень морозо-, зимостійкості (8–9 балів) та високою посухостійкістю (8–9 балів), з особливо вираженою жаростійкістю в період формування зерна.

Відзначається польовою стійкістю до основних захворювань (6–7 балів) та відносною толерантністю до септоріозу і піренофорозу листя.

Сорт має якісні показники зерна «цінної» пшениці: вміст білка 12,6 – 13,4%, клейковини 28–30%, «сила» борошна 280–310 о. а.

Щедрість одеська. Сорт напівкарликового, високоінтенсивного типу. Врожайність 8.0 – 12,5 т/га. Поєднує крупний (9,2 – 11,4 см), добре озернений колос

(62–71 зерен) і потужну кущистість (720 – 910 продуктивних стебел / 1 м²); короткостебловість (82 – 86 см) поєднується з винятково високою стій кістю до вилягання, осипання та проростання зерна в колосі. Середньопізньостиглий, вегетаційний період 286 – 288 діб.

Стійкість до абіотичних факторів, таких як морозо- та зимостійкість, середня (6–7 балів), таких як посухо- та жаростійкість висока (8–9 балів).

Комплексно імунний до всіх видів іржі (8–9 балів), хвороб плямистості листя (7–8 балів), борошнистої роси (7–8 балів), фузаріозу колоса (6–7 балів).

Якість зерна: «цінна» пшениця, вміст білка 12,6 – 13,8%, клейковини 28 – 34%, «сила» борошна 286 – 318 о. а. [188]

Куяльник. Сорт високопродуктивний, інтенсивного типу. Врожайність складала за роки випробування по чорному пару 60,5 ц/га, а по непарових попередниках – 53,7 ц/га, маса 1000 зерен 40 – 42 гр. Має широкі адаптивні властивості: посухо- спекостійкість, достатній рівень морозостійкості, придатний для вирощування по різних попередниках. Добре реагує на внесення мінеральних добрив. Екстрасильний за показниками якості зерна, придатний для отримання продовольчого зерна високої якості, вміст білка 14,3 – 15,1%, вміст клейковини – 29,9 – 31,8%, «сила» борошна 386 – 450 о. а.

Антонівка. Сорт високопродуктивний, інтенсивного типу, середньорослий 84 – 85 см. та середньоранній досягає за 275 – 278 діб. Середня врожайність за роки випробувань сягала 5,76 т/га в степовій зоні, 6,17 т/га в лісостеповій зоні. Маса 1000 зерен 35,5 – 37,0 г.

Стійкість до абіотичних факторів, таких як морозо- та зимостійкість, висока (8,7 бала), таких як посухо- та жаростійкість висока (7,6 – 8,2 бала). Слабо уражується основними хворобами, та має високу стійкість до осипання 8,1 – 9,0 бала та вилягання 8,5 – 9,0 бала.

Має добрі та відмінні борошномельні та хлібопекарські властивості. Якість зерна: «цінна» пшениця, вміст білка 14,0%, клейковини 29,4 – 30,8%, «сила» борошна 407 – 414 о. а. – «Сильна» пшениця.

Годувальниця. Сорт високопродуктивний, інтенсивного типу, позитивно реагує на підвищення рівню агрофону, особливо на внесення азотних добрив. Середньорослий 84 – 117 см. та середньоранній. Середня врожайність за роки випробувань сягала 6,7 т/га в степовій зоні, 7,3 т/га в лісостеповій зоні. Маса 1000 зерен 42 – 44 г.

Стійкість до абіотичних факторів, таких як морозо- та зимостійкість, висока (7 – 8 бала), таких як посухо- та жаростійкість висока (7 – 8 бала). Стійкість до хвороб не висока – до бурої листової іржі пшениці 6 – 7 балів, до борошнистої роси злаків 4 – 5 балів. Має високу стійкість до осипання 8,2 – 8,9 балів та вилягання 8,3 – 9,0 бала.

Має добрі та відмінні борошномельні та хлібопекарські властивості. Якість зерна: «сильна» пшениця, вміст білка 13 – 14,6 %, клейковини 27,2 – 32,0%, «сила» борошна 285 – 419 о. а.

Литанівка. Сорт високопродуктивний, інтенсивного типу, середньорослий 86 см. та середньоранній досягає за 275 діб. Середня врожайність за роки випробувань сягала 6,29 т/га в степовій зоні. Маса 1000 зерен – 35,2 г.

Стійкість до абіотичних факторів, морозостійкість підвищена та висока зимостійкість (8,6 бала), посухостійкість висока 8,0 бала. Слабо уражується основними хворобами, та має високу стійкість до осипання 9,0 бала та вилягання 8,7 бала.

Має добрі та відмінні борошномельні та хлібопекарські властивості. Якість зерна: «сильна» пшениця, вміст білка 14,0%, клейковини 30,1%, «сила» борошна 305 о. а.

Єдність. Сорт високопродуктивний, інтенсивного типу, середньорослий 77 – 82 см. та середньоранній досягає за 275 – 287 діб. Середня врожайність за роки випробувань сягала 6,11 т/га в степовій зоні, 6,05 т/га в лісостеповій зоні та 5,29 у Поліссі. Маса 1000 зерен 34,5 – 36,4 г.

Стійкість до абіотичних факторів, таких як морозо- та зимостійкість, висока (8,7 – 8,9 балів), таких як посухо- та жаростійкість висока (8,1 – 8,6 балів). Слабо уражується основними хворобами, та має високу стійкість до осипання 8,5 – 9,0 бала та вилягання 8,3 – 8,9 бала.

Має добрі борошномельні та хлібопекарські властивості. Якість зерна: «сильна» пшениця, вміст білка 14,0 – 14,5%, клейковини 28,5 – 31,0%, «сила» борошна 323 – 434 о. а.

Істина одеська. Сорт високопродуктивний, інтенсивного типу, універсального використання на високих і середніх агрофонах, середньорослий 92 – 98 см. та середньоранній, досягає за 276 – 282 діб. Високостійкий до осипання і проростання на пні. Середня врожайність за роки випробувань сягала 7,78 т/га, що на 0,62 – 0,94 т/га вище національних стандартів. Маса 1000 зерен 42 – 45 г.

Стійкість до абіотичних факторів, таких як посухо- та жаростійкість висока (7–8 балів) та має високу стійкість до низьких температур 7 – 8. Слабо уражується основними хворобами, особливо до стеблової іржі пшениці (7 – 9 балів) та борошнистої роси злаків – 7 – 9 балів. Має високу стійкість до осипання 8,5 – 9,0 бала та вилягання 8,4 – 9,0 балів.

Має добрі та відмінні борошномельні та хлібопекарські властивості. Якість зерна: «сильна» пшениця, вміст білка 13,2 – 14,6 %, клейковини 26 – 34 %, «сила» борошна 316 – 420 о. а.

2.4 Методики польових та лабораторних досліджень

Дослідження проводились у рамках робочої програми відділу селекції та насінництва пшениці м'якої озимої СГІ-НЦНС протягом 2020–2024 років. Досліди закладалися на експериментальних полях СГІ–НЦНС (м. Одеса), у сівозміні відділу селекції та насінництва озимої м'якої пшениці по попереднику чорний пар. Дослідження, пов'язані з вивченням поставлених питань проводились в польових та лабораторних умовах.

При закладенні польових дослідів використовувався, як суцільний, так і широкорядний посів. Посів суцільним способом провадили селекційною сівалкою ССФК-7, з обліковими ділянками 5 та 10 м², а широкорядний – ручними саджалками з шириною міжрядь 45 см та відстанню між рослинами 5 см. Повторність у дослідях – чотирикратна. Фенологічні спостереження, оцінка, збирання проводилися згідно з методикою Державного сортовипробування. Збирання проводили селекційним

комбайном САМПО – 130. Рослини, вирощені в широкорядному посіві, збирали вручну.

Статистичну обробку даних здійснили за допомоги комп'ютерної програми «Excel». Зокрема, оцінку впливу фактора «генетична система» на варіювання показників стійкості та важливих сільськогосподарських ознак провадили в однофакторному дисперсійному аналізі з застосуванням параметричного критерію Фішера (F).

Межі граничних випадкових відхилень отриманих результатів визначали за допомоги найменшої істотної різниці (НІР). Перевірку отриманих результатів при розщепленні у F_2 , щодо відповідності гіпотезі проводили за допомогою критерія узгодженості Пірсона (χ^2) [189].

В польових умовах на жорсткому інфекційному фоні досліджуваний матеріал пшениці висівали в укорочені рядки (0,50–0,80 м) через 0,25–0,30 м у ярусах. Уздовж ярусу по всій його довжині висівали ряд накопичувача інфекції. Між ярусами залишали доріжки шириною 0,50 м [190] Інокуляцію проводили навесні, з настанням оптимальної для зараження рослин температури, для бурої іржі це 18 – 20⁰С, та не менше 6 – 10⁰С [191]. Для проростання урединіоспор необхідна волога у вигляді роси або крапель дощу, води після поливу. У польовому інфекційному розсаднику бурої іржі для інокуляції рослин використовували урединіоспоровий матеріал місцевої популяції патогена. Перед інокуляцією спори виводили зі стану анабіозу. Для цієї мети їх розсипають тонким шаром у чашки Петрі та прогрівають у термостаті або сушильній шафі. Урединіоспори збудників бурої іржі прогрівають за температури 450⁰С протягом 30 хв.

При визначенні інфекційного навантаження, необхідного для зараження рослин, перевіряли життєздатність урединіоспор. Її визначають за проростанням спор на 2% агаровому середовищі з додаванням соку зеленого листа сприйнятливого сорту пшениці (1 мл на 100 мл агару). Агар розливають тонким шаром у чашки Петрі та після охолодження запилюють урединіоспорами шляхом їхнього струшування в чашку із заспореного ватного тампона. З пульверизатора їх злегка зволожують водою. Чашки закривають кришками і поміщають у термостат з температурами, для

збудників бурої іржі 18–20°C. Через 24 години переглядають під мікроскопом не менше 500 шт. спор і визначають їхню життєздатність. Спора вважається пророслою, якщо довжина проростка більша за її діаметр.

Якщо схожість уредініоспор висока і проростки добре розвинені, то це вказує на їхню високу життєздатність. Хорошими є уредініоспори зі схожістю не менше 70%, а поганими – не більше 10% [192]. Оптимальне навантаження уредініоспор із розрахунку їхньої 100% схожості становить для збудника бурої іржі 10 мг/м² посіву.

Інокуляцію проводили способом розпилення сумішші уредініоспор із тальком (співвідношення від 1:10 до 1:100). Якщо роса не очікується (низька відносна вологість і сухість повітря), інокульовані рослини ізолюють поліетиленовими мішками. Перед інокуляцією сумішшю уредініоспор із тальком рослини обприскують водою. У воду додавали твін 80 (0,002% або 1 крапля на 100 мл) для стимулювання проростання уредініоспор і зниження поверхневого натягу рідини на рослині (лист, стебло). Обприскування проводили з допомогою ранцевого оприскувача [191].

Облік інтенсивності ураження рослин бурою іржею проводили на весні 2021, 2022 та 2023 під час масового прояву хвороби, за інтегрованою шкалою СЕВ, оцінок стійкості зернових колосових культур до бурої іржі (таб. 2.4.1) [192].

В лабораторних умовах при штучно створеному інфекційному фоні. Насіння висівалось у вазонах гніздовим методом по 20 насінин в гнізді та по п'ять генотипів у вазоні, де в кожному вазоні п'ятим був стандарт сприйнятливості. Після того, як висіяли насіння, через два тижні за достатнього розвитку (фаза двох листків) проводили інокуляцію ліній (сортів) патогеном бурої іржі, перед тим як інокульовати, підготували спори, прогрівали 30 хв. при температурі 45°C у термостаті, опісля змішали спори з тальком (100 грамів тальку на 2 грами спор) до однорідного стану, засипали в грушу. Розпилювали дистильовану воду, змішану із прилипачем твіном для кращого прилипання спор до рослин, до утворення роси на листках, за допомогою груші з наконечником рівномірно розпилювали спори з тальком і на одну добу закривали посудини з рослинами поліетиленовими ізоляторами [192, 193].

Таблиця 2.4.1

Інтегрована шкала оцінок стійкості зернових колосових культур до *Puccinia triticina*, *Puccinia dispersa*, *Puccinia hordei*, *Puccinia coronifera*

Бал	Характер прояву хвороби	Ступінь стійкості, сприйнятливості
9	Ознаки хвороби відсутні	Дуже висока і висока стійкість
8	На листках поодинокі хлорозні та некротні плями, можливо з дуже дрібними урединіопустулами інтенсивністю до 5%	
7	Дрібні та середні урединіопустули, можливо в хлорозних і некротних плямах інтенсивністю до 10%	Стійкість
6	Дрібні та середні урединіопустули, можливо в хлорозних і некротних плямах інтенсивністю до 15%	
5	Інтенсивність урединіопустул до 25%, можливо зі слабким хлорозом і некротом	Слабка сприйнятливість
4	Середні, великі урединіопустули інтенсивністю до 40%, можливо зі слабким хлорозом	Сприйнятливість
3	Інтенсивність урединіопустул до 65%	
2	Великі урединіопустули, що зливаються, інтенсивністю до 90%	Висока
1	Великі урединіопустули, що зливаються, інтенсивністю 100%	та дуже висока сприйнятливість

Через 10 днів за масового прояву хвороби проводили підрахунок кількості заражених рослин, за уніфікованою шкалою типів реакції рослин пшениці на інфекцію збудниками іржі (табл. 2.4.2) [191].

Таблиця 1.4.2

Уніфікована шкала типів реакції рослини пшениці на інфекцію збудників
бурої, жовтої та стеблової іржі

Тип реакції	Характер прояву хвороби	Рівень стійкості, сприйнятливості
0	Ознаки хвороби відсутні	Імунний
VR	Окремі хлорозні та некротні плями без урединопустул, іноді з відмиранням усього листка (жовта іржа)	Високостійкий
R	Поодинокі дуже дрібні урединопустули в добре виражених хлорозних і некротних плямах	Стійкий
MR	Невелика кількість дрібних і середніх урединопустул у більш-менш виражених хлорозних і некротних плямах	Помірно-стійкий
LM	Пустули різного розміру, більшість із яких у більш-менш виражених хлорозних і некротних плямах	Гетерогенний або проміжний із превалюванням стійкого типу реакції
M	Пустули різного розміру в більш-менш виражених хлорозних і некротних плямах і без них	Гетерогенний або проміжний
HM	Пустули різного розміру, більшість з яких без хлорозу та некрозу	Гетерогенний або проміжний із переважанням сприйнятливого типу реакції.
MS	Середні та поодинокі незмивні великі урединопустули, що не зливаються, іноді в хлорозних або хлорозно-некротних (жовта іржа) плямах	Помірно-сприйнятливий
S	Пустули великі, іноді зливаються без некрозу, але можливий хлороз (жовта іржа)	Сприйнятливий
VS	Великі урединопустули, що зливаються, утворюють суцільне покриття	Високосприйнятливий

Для визначення інтенсивності ураження бруною іржею рослин використовували модифіковану шкалу Sobba (рис. 2.4.1)[194].

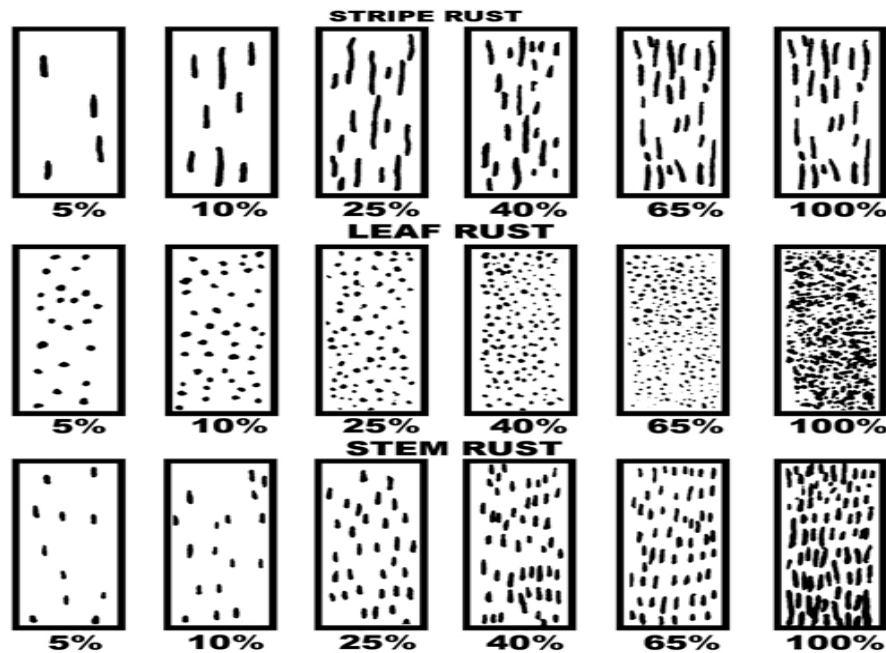


Рисунок 2.4.1 Шкала Совба для визначення інтенсивності ураження рослини колосових культур збудниками іржі

Гібридологічний аналіз був проведений за 15 комбінаціями схрещування: Л18716 × Ф.177 (100 шт.); Л18716 × Перемога одеська (100 шт.); Л18716 × Щедрість одеська (100 шт.); Л18716 × Відповідь одеська (100 шт.); Л18716 × Л15914 (100 шт.); Л15914 × Ф.142 (100 шт.); Л15914 × Перемога одеська (100 шт.); Л15914 × Щедрість одеська (100 шт.); Л15914 × Відповідь одеська (100 шт.); Л15914 × 16918 (100 шт.); Л22016 × Ф.177 (100 шт.); Л22016 × Перемога одеська (100 шт.); Л22016 × Щедрість одеська (100 шт.); Л22016 × Відповідь одеська (100 шт.); Л22016 × Л16918 (100 шт.).

Достовірність розщеплення перевіряли за допомогою χ^2 Пірсона за формулою:

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

Де:

F – теоретично очікуване;

f – отримане у досліді.

Для вивчення характеру успадковування ознаки стійкості до бурої іржі в F_2 озимої пшениці користувалися показником ступеня домінантності (h_p). Величину h_p визначали за формулою В. Griffing:

$$h_p = (X_F - X_{mp}) / (X_p - X_{mp})$$

Де:

X_F – середнє значення показника у гібрида;

X_{mp} – середнє значення показника обох батьківських форм;

X_p – значення батьківської форми з найбільшим показником стійкості.

Показник домінантності (h_p) може варіювати від $-\infty$ до $+\infty$ [195]. Ми користувалися такою градацією:

- 1) $h_p < -1$ – від'ємне наддомінування, НД- (від'ємний гетерозис, або депресія);
- 2) $-1 \leq h_p < -0,5$ – від'ємне домінування, Д-;
- 3) $-0,5 \leq h_p \leq +0,5$ – проміжне успадкування, ПУ;
- 4) $+0,5 < h_p \leq +1$ – позитивне домінування, Д+;
- 5) $h_p > +1$ – позитивне наддомінування, НД+ (позитивний гетерозис).

Показники **якості** озимої м'якої пшениці визначали у відділі генетичних основ селекції СГІ–НЦ НС (Червоніс М. В.) за допомогою експрес аналізатор SupNIR-2700. Використання даного приладу дає можливість визначати кількість білка в сухій речовині, відсотку вологи, сирі клейковини, твердості, седиментації та ін., масово у великої кількості зразків, в цільному зерні, з точністю до 0,01%.

Маса 1000 насінин. При підрахунку дотримувались національного стандарту України ДСТУ 4138–2002 [196].

Для аналізування використовували всю пробу. Відраховували кількість насінин у ній і зважували з використанням точних вагів до двох символів після коми. Отриману масу насіння обраховували діленням загальної маси проби на кількість насінин у ній і множили результат на 1000.

З кожної повторності відбирали два рази по 500 насінин зважували кожен отриманий середній показник ділили на 4 (оскільки в досліді чотирикратна повторність).

Натура зерна. Визначали з використанням літрової хлібної пурки ПХ-1. Для зважування використовували електронні ваги, попередньо відтарувавши мірку (мірний циліндр) з падаючим тягарцем масою 450 г. Від верхньої частини тягарця до прорізу в мірці об'ємом 1 л.

Далі тягарець виймають з мірки. Потім мірку встановлюють у визначене для неї гніздо на кришці ящика. У щілину мірки вставляють ніж (догори боком з номером), на нього вкладають тягарець, а на мірку надівають наповнювач.

Циліндр з лійкою ставлять на стіл і засипають у нього зерно рівною цівкою без поштовхів до мітки на внутрішньому боці. За відсутності мітки на внутрішньому боці циліндра зерно недосипають на 1 см до верхнього краю циліндра.

Після цього циліндр з лійкою встановлюють на наповнювач і, натиснувши пальцем на важіль замка, відчиняють заслінку лійки.

Після висипання зерна циліндр з лійкою знімають, виймають ніж із щілини мірки. Падаючий тягарець, а за ним і зерно переміщаються у мірку. Виштовхуючи повітря в отвори у дні мірки, вантаж забезпечує рівномірне вкладання зерна. Ніж знову вставляють у щілину мірки, відділяючи таким чином 1 літр зерна.

Мірку виймають з гнізда ящика разом з наповнювачем, притримуючи пальцями правої руки наповнювач і ніж та перевертаючи їх, висипають залишки зерна поверх ножа. Наповнювач знімають, видаляють рештки зерна і виймають ніж із щілини мірки. Мірку з зерном зважують з точністю до 0,5 г.

Натуру зерна з кожної повторності визначали двічі, з різних порцій. Розбіжність між паралельними визначеннями, а також під час контрольних і арбітражних визначень натури на літровій хлібній пурці, не мали перевищувати 5 г.[197, 198]

Енергія проростання та схожість.

Із середньої проби виділяють: 50 ± 1 г зерна, попередньо змішавши проби з кожної повторності. З виділеного зерна відбирають дві проби по 500 цілих зерен. Аналіз проводять за кімнатної температури повітря (18–22 °С).

Кожну пробу розміщують на змочений водою фільтрувальний папір в ростильню, та закривали скляною кришкою до якого приклеювали змочений фільтрувальний папір, з цілю збереження вологи, та залишали на 72 годин для визначення енергії проростання. Якщо зерно підсихає, його зволожують. Одночасно зволожують і фільтрувальний папір.

Під час визначення енергії проростання підраховують кількість непророщених зерен та залишають ще на 48 годин. Через 48 годин підраховують кількість непророслих зерен для визначення здатності до проростання. До непророслих зерен відносять зерна без паростків або корінців.

Енергію проростання зерна кожної проби (X) у відсотках підраховують за формулою:

$$X = \frac{500 - n}{500} \times 100$$

де n – кількість непророслих зерен за 72 год, шт.

Здатність до проростання зерна кожної проби (X₁) у відсотках підраховують за формулою:

$$X_1 = \frac{500 - n_1}{500} \times 100$$

Енергію проростання і здатність до проростання зерна кожної проби підраховують до 0,1 %.

За кінцевий результат приймають середнє арифметичне двох визначень, якщо розбіжність між ними не перевищує: 5 % – за середньої арифметичної величини 90 % і більше; 7 % – за середньої арифметичної величини менше 90%.

У документах про якість енергію проростання і здатність до проростання зерна записують з точністю до цілого числа [196].

Висновки до розділу 2

1. За роки досліджень (2020–2023 рр.) природно-кліматичні умови регіону мали певні відмінності з тенденцією до переважання позитивних температур. Середні температури та кількість опадів залежно від року досліджень дещо варіювала, щодо середньобагаторічних показників. Не зважаючи на таку мінливість природно-кліматичних умов, закладення та проведення дослідів щодо інокуляції рослин патогеном бурої іржі, розвитку збудника та оцінки рівня стійкості матеріалу, було здійснено вчасно.

2. В дослідях було використано різноманітний, за еколого-географічним та генетичним походженням, матеріал: Сорти та селекційні номери з пшенично-житньою транслокацією 1AL/1RS; Сорти та селекційні номери з пшенично-житньою транслокацією 1BL/1RS; Сорти та селекційні номери в родоводі яких присутні гени від диких злаків. У нашому випадку *Aegilops cylindrica*. Сорти та селекційні номери західноєвропейського походження (Сербія (сорт Златна Долина); Німеччина (Штрубе); Болгарія; Чехія; Франція (Limagrain)); Сорти та генетичний матеріал, що містить генетичну конструкцію Lr34; Зразки колекції CIMMYT-ICARDA-Turkey. Селекційні номери отримані у відділі фітопатології СГІ-НЦНС, що містять у собі активні гени Lr 21, Lr26, та Lr Amigo.

3. Польові та лабораторні дослідження були виконані згідно з загальними методикам, що, в свою чергу, забезпечило якісне проведення дослідів та отримання статистично-достовірних результатів.

РОЗДІЛ 3. ВИВЧЕННЯ ЗРАЗКІВ ОЗИМОЇ М'ЯКОЇ ПШЕНИЦІ ЗА ПОКАЗНИКОМ СТІЙКОСТІ ДО БУРОЇ ІРЖІ ТА ІДЕНТИФІКАЦІЯ ЕФЕКТИВНИХ ДЖЕРЕЛ СТІЙКОСТІ ДО ДАНОЇ ХВОРОБИ

Як відомо, бурої іржі (*Puccinia Triticina*) завжди була і є однією із найпоширеніших хвороб пшениці м'якої озимої [199], адже при сприятливих природно-кліматичних умовах регіону ризик виникнення епіфітотій підвищується до 2–3 разів на кожні 5 років [200], що супроводжується значними втратами врожаю (25 – 35 %) та погіршенням показників якості зерна [201, 202]. В умовах сьогодення із ростом цін на засоби захисту рослин (зокрема на фунгіцидні препарати), та підвищення рівня забруднення довколишнього середовища, все більше набуває актуальності створення та впровадження у виробництво стійких до хвороб сортів, в тому числі до бурої іржі. У зв'язку з цим, одним із найважливіших із завдань які постають перед селекціонерами, на сучасному етапі розвитку науки є пошук нових джерел стійкості до даної хвороби [203, 204]. Території вирощування озимої м'якої пшениці у світовому масштабі й навіть в межах окремих країн включають регіони з контрастними агрокліматичними й ґрунтовими умовами, і накопичені еволюційно, в природних умовах та створені в процесі селекції людиною, генетичні пули озимих пшениць мають суттєві відмінності за комплексом господарсько-цінних ознак в тому числі й за генетичними системами, які контролюють стійкість до хвороб. Залучення цих систем в рекомбінантну селекцію відкриває можливість удосконалення сортів зокрема за показниками стійкості до бурої іржі.

Відомий факт, що стійкість до окремого патогена зазвичай контролюється так званими головними генами (*major genes*) і таку стійкість патоген, завдяки постійній появі нових більш агресивних рас, може подолати за досить короткий термін (близько двох років). Тому дієвим заходом, щодо пролонгування ефективної стійкості у нових сортів пшениці м'якої озимої може стати створення селекційного матеріалу з пірамідальною стійкістю до хвороб. Такий метод ґрунтується на принципі комбінування в одному генотипі різних генів, які контролюють стійкість до різних ізолятів, рас або біотипів патогену. Це дає можливість розширити генетичний потенціал стійкості сорту до більшої кількості біотипів чи рас патогену.

3.1. Вивчення рівня стійкості до бурої іржі генетичних джерел різного еколого-географічного походження у різні фази розвитку рослин пшениці м'якої озимої.

Не всі відомі в Україні Lr-гени стійкості до бурої іржі мають певний рівень ефективності, маючи на увазі південну частину країни та враховуючи селекційний матеріал нашої установи. Це відбувається у зв'язку з систематичною появою у популяції патогена нових вірулентних та ще більш агресивних рас і біотипів, що долають стійкість. І цей процес невпинно продовжується. Крім системи Lr-генів стійкості до бурої іржі існують також пшенично-житні транслокації 1AL/1RS, 1BL/1RS та інші, що присутні в матеріалі від сорту Златна Долина та інших генетичних пулах, залучених в селекційну програму відділу селекції та насінництва пшениці СГІ-НЦНС.

Завданням представлених досліджень стало вивчення генетичного різноманіття пшениці м'якої озимої за генетичними системами стійкості до бурої іржі на колекційних і селекційних зразках різного еколого-географічного походження. Дослідження їх рівня генетичного потенціалу продуктивності та стійкості до бурої іржі з метою виявлення нових генетичних джерел та введення їх у сучасні селекційні програми зі створення нових конкурентоспроможних сортів з продовженою (пірамідальною) стійкістю.

Важливим завданням при створенні нового селекційного матеріалу із пролонгованим типом стійкості до бурої іржі є вивчення цінності нових генетичних джерел стійкості у різні фази розвитку пшениці м'якої озимої. Адже бура іржа може впливати на рослини на різних етапах їх життєвого циклу і є дійсно серйозною загрозою для посівів озимої м'якої пшениці. Так, наприклад вона призводить до значних втрат врожаю при ураженні пшениці на пізньому етапі розвитку, а при інфікуванні на початкових фазах онтогенезу (восени) зменшує стійкість до негативних умов перезимівлі та підвищує ризик появи вторинної інфекції. Тому на даному етапі досліджень головним завданням стало виявлення рівня стійкості пшениці м'якої озимої серед генотипів різних пулів не лише у фазу дорослої рослини, а й на етапі ювенільного циклу розвитку (паростки – ВВСН – 10–12), для розширення

поняття механізму формування рівня стійкості до бурої іржі залежно від походження окремих груп зразків.

Дослідження велися спільно з відділом фітопатології й склалися із двох етапів: 1) у зимовий період провадили оцінку стійкості пшениці м'якої озимої до бурої іржі у ювенільний період розвитку (на паростках), на штучно створеному інфекційному фоні; 2) в літній період у фазу дорослої рослини на штучно створеному жорсткому інфекційному фоні в польових умовах. Матеріалом для вивчення слугували колекційні зразки, які було згруповано у генетичні системи в залежності від еколого-географічного походження та об'єднаних в одному генотипі генів стійкості такі як: Сербія-Одеса, Lr34+, західна Європа, CIMMYT-ICARDA-Turkey, Транслокація (1BL/1RS)+Lr34+західна Європа, Дикі родичі (*Aegilops tauschii*). Оцінку матеріалу на стійкість, щодо бурої іржі проводили за 9-ти бальною міжнародною інтегрованою шкалою СЕВ.

У результаті аналізу зразків, що входять, до зазначених вище колекцій, було встановлено рівень стійкості у зразків різного походження, що представлено в середніх величинах за групами сортів. (табл. 3.1.1).

Таблиця 3.1.1

Рівень стійкості колекційних зразків пшениці м'якої озимої щодо бурої іржі в залежності від їх еколого-географічного походження у ювенільну фазу розвитку

Зразки СГІ–НЦНС		Зразки установ системи НААН		Зразки західноєвропейського походження		Зразки CIMMYT–ICARDA– Turkey	
1	2	3	4	5	6	7	8
Зразки	бал	Зразки	бал	Зразки	бал	Зразки	бал
Відповідь одеська	7	Либідь (Білоцерківська ДС)	9	Турандот (Чехія)	9	Konya (tci)	4
Ветеран	7	Муза білоцерківська (Білоцерківська ДС)	9	Джерсі (КВС Германія)	9	GANSU–1/MEZGIT–4 (tci)	4

Продовження таблиці 3.1.1

1	2	3	4	5	6	7	8
Катруся одеська	4	Зорепад білоцерківський (Білоцерківська ДС)	9	Ребел (RAGT, Франція)	6	F5(Вікторія×Alhambra)	4
Пилипівка	4	Кесарія (ІЗ НААН)	9	Етана (DVS, Германия)	4	BAYRAKTAR 200 (Tr-Ank)	4
Місія одеська	4	Світанок миронівський (МПП)	9	Аркеос (Лімагрейн, Франція)	4	F5(39/13(сі)×Заст.) Іст.	3
Мудрість одеська	4	Краса ланів (ІР)	4	Реформ (RAGT, Франція)	4	F5(82/13*Істина)× Істина	3
Щедрість одеська	4	Славна (МПП)	4	Колонія (Лімагрейн, Франція)	4	F5(Л2343/06*9933/13) ×Лебіка	3
Одеська 51	4	Богдана (ІФГ НААН)	4	Балетка (RAGT, Франція)	4	F5(132/13* Істина)× Істина	3
Вікторія одеська	4	Щедра нива (Білоцерківська ДС)	4	Мачбол (RAGT, Франція)	4	F5(132/13* Істина)× Істина	3
Благодарка одеська	4	Водограй (ІЗ НААН)	4	Глаукус (Штрубе, Германия)	4	F5(39/13(сі) ×Застава)× Застава	3
X_{min}	4	X_{min}	4	X_{min}	4	X_{min}	3
X_{max}	7	X_{max}	9	X_{max}	9	X_{max}	4
\bar{X}	4,6	\bar{X}	6,50	\bar{X}	5,20	\bar{X}	3,40
V, %	0,27	V, %	0,41	V, %	0,40	V, %	0,15

*У якості індикатора сприйнятливості використано сорт Одеська напівкарликова (2 бала)

Як видно із даних таблиці 3.1.1, сорти селекційних установ системи НААН та західноєвропейської селекції у ювенільну фазу розвитку озимої м'якої пшениці мали суттєву перевагу перед представниками інших пулів, як за середніми показниками, так і за окремими представниками інших груп. Найвищий показник стійкості мали сорти з рівнем стійкості 9 балів (дуже стійкі) Либідь, Муза, Зорепад білоцерківський, Кесарія, Кесарія, Світанок миронівський (Інші селекційні установи України) та Турандот, Джерсі (Західна Європа). Сорти Відповідь одеська та Ветеран створені в СГІ – НЦНС дещо поступалися за рівнем стійкості, який складав 6 – 7 балів. Зразки колекції CYMMIT-ICARDA – Turkey показали суттєво низький рівень ювенільної

стійкості (на рівні 3 – 4 балів) у порівнянні із представниками інших генетичних пулів.

Ґрунтуючись на отриманих даних було здійснено ранжування зразків за середніми показниками стійкості в середньому по кожному із вивчених пулів пшениці м'якої озимої (Рис. 3.1.1)

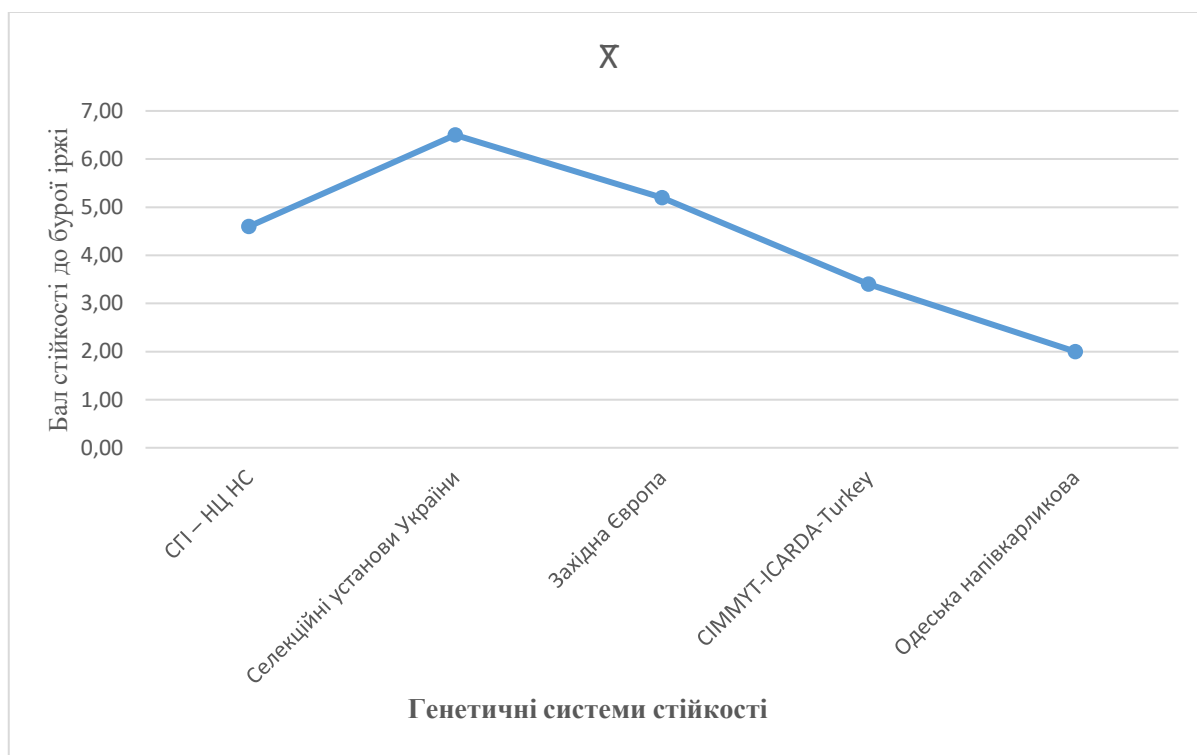


Рисунок. 3.1.1 – Середні показники стійкості до бурого іржі різних еколого-географічних пулів пшениці м'якої озимої

З рисунка 3.1.1 видно, що генетичний пул «Установи системи НААН» суттєво перевищував за середнім показником стійкості у ювенільну фазу розвитку інші генетичні пули, що були вивчені на даному етапі досліджень і знаходився на рівні 6,5 бала. Розмах мінливості при цьому за даною ознакою складав від 4 балів – мінімальне значення, до 9 балів – максимальне. На другому місці з дещо нижчим середнім показником стійкості до бурого іржі був пул «Західна Європа» з рівнем стійкості 5,2 бала. Очевидно, що представники цих двох еколого-географічних пулів мають

сформовану в природних, більш вологих умовах як підвищену стійкість до бурої іржі, так і високий потенціал врожаю, що може бути з успіхом використано в селекції пшениці м'якої озимої в умовах південного Степу України. Серед зразків екологічного пулу «СГІ–НЦНС» попри невисокий середній рівень стійкості (4,6 бала) у ювенільну фазу розвитку рослин у порівнянні з пулами «Установи системи НААН» та «Західна Європа» (6,50 і 5,2 бала відповідно) виділялися високостійкі генотипи (9 балів), що в поєднанні з широким спектром адаптивних ознак і властивостей, як для безсніжних зимових та весняно-літніх посушливих умов навколишнього середовища, можуть бути цінними донорами для селекції на півдні України. Група зразків «CIMMYT-ICARDA-Turkey» виявила найнижчий рівень стійкості у фазу паростків і знаходилась на останньому рівні у графіку ранжування зразків.

Характеристика сортозразків, щодо їх рівня стійкості до бурої іржі на початковому етапі онтогенезу, лише частково відображає генетичний потенціал резистентності окремого пулу, а тому дає, по суті, орієнтовну інформацію про генетичні джерела цінних ознак, а показник стійкості може різною мірою варіювати у процесі розвитку рослини. Більш повну інформацію про генотиповий рівень стійкості можна отримати при вивченні дорослої рослини у польових умовах та на штучно створених інфекційних фонах. При цьому враховується загальний стан посівів, їх польова стійкість, урожайність та якість окремих селекційних зразків.

Тому наступним етапом дослідження стало вивчення зазначених вище колекційних та селекційних зразків з різними системами контролю стійкості до бурої іржі у фазу дорослої рослини. Дослідження їх стійкості до бурої іржі та рівня генетичного потенціалу продуктивності з метою виявлення нових генетичних джерел та введення їх у сучасні селекційні програми зі створення нових конкурентоспроможних сортів з пролонгованою (пірамідальною) стійкістю.

Дослідження колекційних сортозразків різного еколого-географічного походження, щодо стійкості до бурої іржі показало різний рівень прояву ознаки у представників окремих генетичних пулів (Таб. 3.1.2).

Таблиця 3.1.2

Характеристика колекційного матеріалу за показниками стійкості до бурої іржі та продуктивності у продовж онтогенезу рослин.

Генетична система	сорт	Рівень стійкості				врожайність т/га
		Ювенільний період			Доросла рослина,	
		%	тип	бал	бал	
1	2	3	4	5	6	7
СПІ – НЦ НС	Ветеран	5	MR	7	8	7,08
	Відповідь од.	1	MR	7	7	6,65
	Одеська 51	10	S	4	5	5,49
	Пилипівка	5	S	4	6	6,36
	Вікторія од.	10	S	4	7	4,53
	Благодарка	10	S	4	4	6,25
	Місія од.	5	S	4	5	6,57
	Мудрість од.	5	S	4	8	6,62
	Катруся од.	1	S	4	7	7,34
	Щедрість од.	5	S	4	9	7,19
\bar{X}				4,6	6,6	6,41
Інші установи Української селекції	Либідь	0	R	9	9	6,33
	Муза білоцерківська	0	R	9	8	6,14
	Зорепад білоцерківський	0	R	9	9	6,29
	Кесарія	0	R	9	7	6,33
	Світанок мир.	0	R	9	6	6,80
	Славна	10	S	4	5	8,00
	Богдана	10	S	4	6	6,98
	Квітка полів	5	S	4	8	6,06
	Щедра нива	10	S	4	7	6,28
	Водограй	10	S	4	7	5,74
\bar{X}				6,5	7,2	6,50
зах. Євр.	Турандот	R		9	9	6,58
	Джерсі	0	R	9	9	7,48
	Ребелл	10	MR	6	7	6,40

Продовження таблиці 3.1.2

1	2	3	4	5	6	7
	Етана	10	S	4	5	6,90
	Аркеос	10	S	4	9	7,91
	Реформ	10	S	4	7	7,50
	Колонія	10	S	4	6	6,79
	Балетка	10	S	4	7	7,51
	Мачбол	10	S	4	8	7,24
	Глаукус	10	S	4	7	6,06
	\bar{X}			5,2	7,4	7,04
СІТ	(35/9) F5(Віктор.*Alhamb ra)	10	S	4	6	4,58
	(1027) BAYRAKTAR 200 (Tr-Ank)	10	S	4	6	4,36
	(1032) GANSU- 1/MEZGIT-4 (tci)	10	S	4	5	5,72
	(1039) Konya (tci)	10	S	4	9	3,88
	(48/38) F5(132/13*Іст.)*Іст	40	S	3	7	4,60
	(48/77) F5(132/13*Іст.)*Іст	40	S	3	6	4,92
	(1/38) F5(39/13(сі)*Застав а)*Заст.	40	S	3	4	3,24
	(4/7) F5(Л2343/06*9933/ 13)*Лебід.	40	S	3	4	3,62
	(1/59) F5(39/13(сі)*Заст.) Іст.	20	S	3	5	3,83
	(2/57) F5(82/13*Істина)*І ст.	20	S	3	5	3,76
	\bar{X}			3,4	5,7	4,25
	Одеська напівкарликова	60	VS	2	2	-

Аналіз даних таблиці 3.1.2 показав, що у кожній групі сортів є наявність, як стійких, так і сприйнятливих зразків. Найвищий відсоток стійких сортів спостерігався у групах «Селекційні установи України» та «Західноєвропейські сорти» із показниками стійкості на рівні 7–9 балів. Сорти селекції СГІ при середньому значенні стійкості у більшості сортів, завдяки високому рівню адаптованості до місцевих умов вирощування характеризується стабільним показником врожайності. Група сортів «СІММУТ-ICARDA-Turkey», як і у попередньому дослідженні характеризувалася наявністю високої частки сприйнятливих сортів у обох фазах розвитку у поєднанні із низьким середнім показником урожайності 4,25 т/га. Не дивлячись на це, як за рівнем стійкості, так і за продуктивністю із кожної групи сортів можна було виділити зразки з оптимальним співвідношенням стійкості та врожайності, які можуть бути залучені до програми селекції на створення селекційного матеріалу із пролонгованою стійкістю до бурої іржі.

3.2. Ефекти генетичних джерел стійкості різного походження на показники урожайності та стійкості до бурої іржі у ліній пшениці м'якої озимої в процесі селекції.

Метою даного етапу досліджень стало вивчення ефектів джерел стійкості (генетичних систем) різного еколого-географічного походження на врожайність та стійкість до бурої іржі рекомбінантних ліній пшениці м'якої озимої у різні фази розвитку рослин (ювенільний період та фаза дорослої рослини), та виявлення ефективності використання кожної генетичної системи для створення сортів з продовженою стійкістю до бурої іржі в умовах півдня України.

Ефекти генетичних систем досліджували на рекомбінантних лініях завершальних етапів селекційного процесу (I та II-го конкурсних сортовипробувань), створених у рамках виконання наукової програми відділу селекції та насінництва СГІ – НЦНС, щодо донорських властивостей нових генетичних джерел продуктивності, якості зерна та стійкості до бурої іржі при внутрішньовидовій гібридизації пшениці м'якої озимої.

Досліджувані лінії були згруповані за походженням батьківських компонентів, залучених до гібридизації: 1. «Сербія-Одеса» – лінії створені на базі сербського сорту Златна долина; 2. «Lr34+» – селекційний матеріал, що містить в генотипі генетичну конструкцію Lr34+; 3. «Західна Європа» – селекційні зразки створені шляхом залучення в гібридизацію сортів західноєвропейського походження – Німеччина, Болгарія, Чехія, Франція; 4. «CIMMYT-ICARDA-Turkey» – матеріал створений при схрещуванні сортів місцевої селекції із константними лініями турецького походження; 5. «Фіто» – селекційні лінії створені шляхом гібридизації високостійкого селекційного матеріалу отриманого з відділу фітопатології СГІ – НЦНС, що містять у собі активні гени Lr 21, Lr26, Lr34, та Lr Amigo; 6. «Транслокація (1BL/1RS) + Lr34+Західна Європа» – селекційні лінії отримані від складних схрещувань між сортами, що мають у своєму генотипі пшенично-житню транслокацію 1BL/1RS селекції СГІ–НЦНС та інших селекційних установ України з лініями на основі генетичної конструкції Lr34+ та матеріалом західноєвропейського походження; 7. «Дикі родичі (*Aeg. Cylindrica*)» – селекційні лінії створені при залученні матеріалу у родоводі якого присутні гени від диких злаків. Всього за роки досліджень було проаналізовано 310 ліній. Аналіз трирічних даних, щодо рівня стійкості у ліній II конкурсного сортовипробування при вивченні їх у різні фази розвитку (доросла рослина та ювенільний період) показав, що за показником стійкості до бурої іржі генотипи, які відносились до різних генетичних систем мали широкий розмах варіювання даного показника залежно від року випробування із тенденцією до збільшення числа високостійких генотипів при оцінюванні матеріалу у фазу дорослої рослини (рис. 3.2.1).

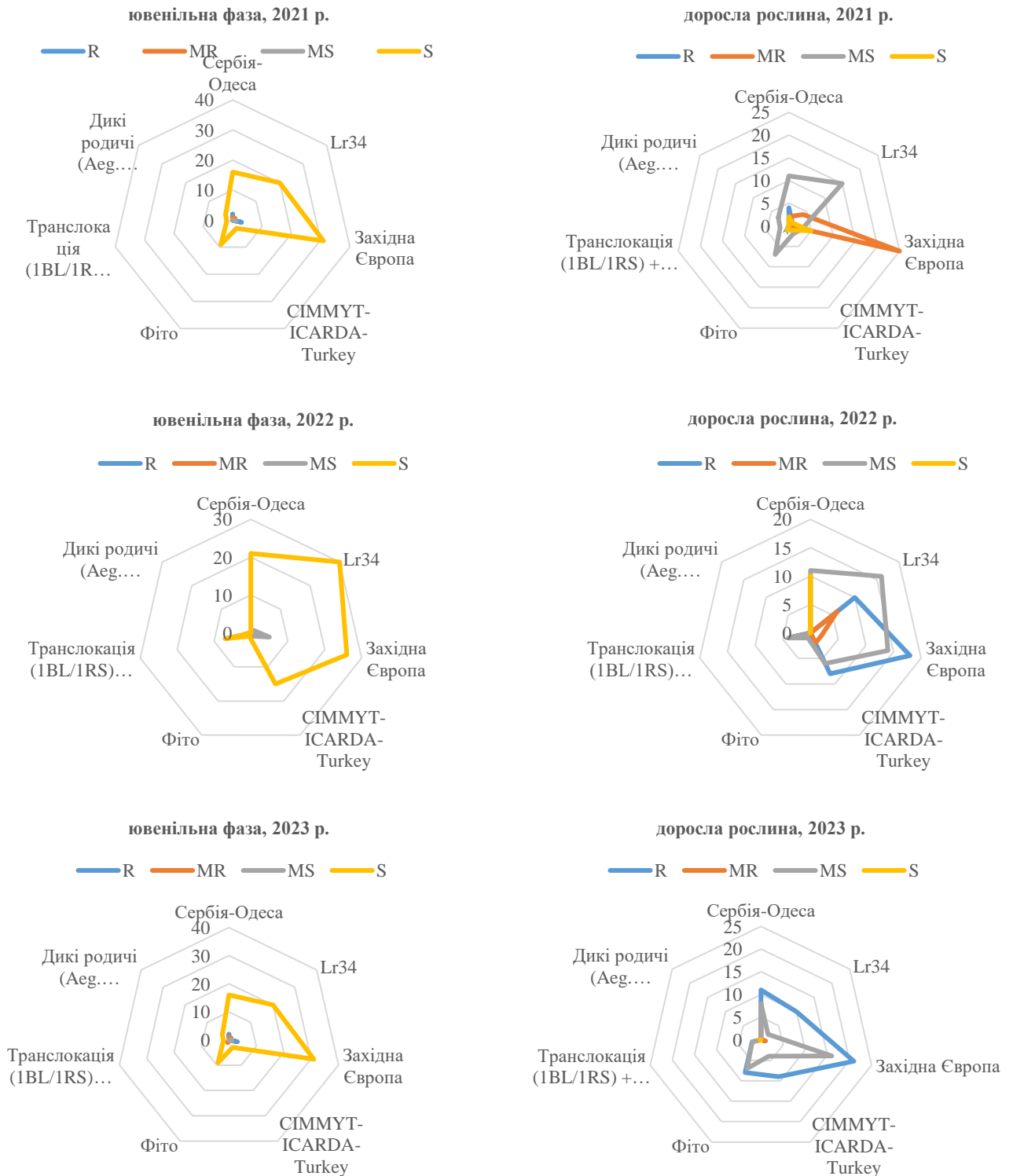


Рисунок 3.2.1. – Розподіл генотипів (II КСВ) за рівнем стійкості в залежності від генетичної системи та фази розвитку у період дослідження 2021–2023 р.

Згідно з середніми показниками представленими на рисунку 3.2.2, можна спостерігати чітку диференціацію між генетичними системами різного походження за показником стійкості до бруї іржі.

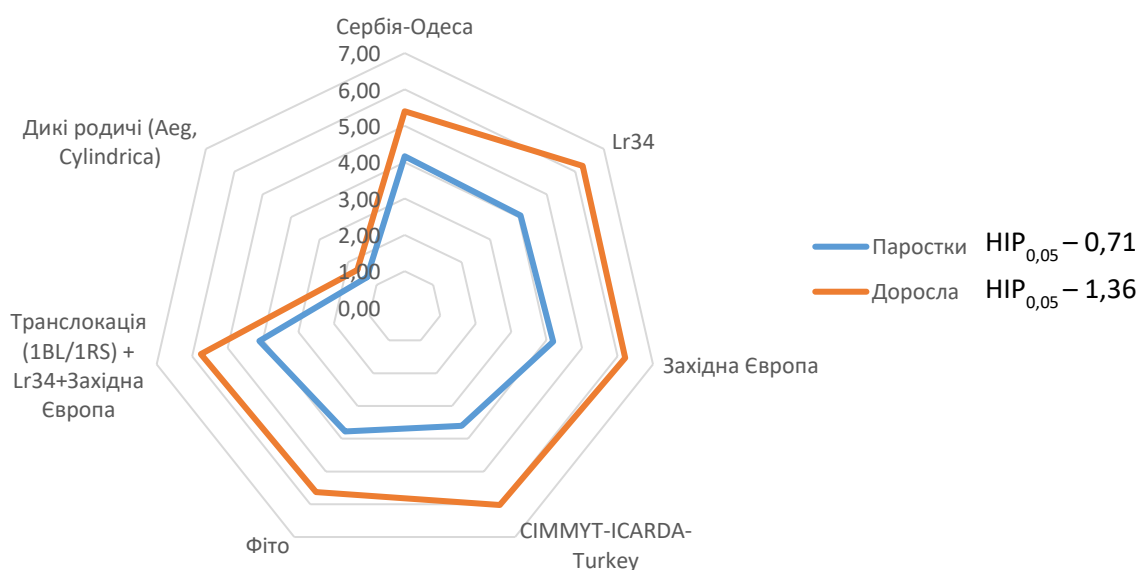


Рисунок – 3.2.2 Ефекти різних генетичних систем на показник вікової та ювенільної стійкості до бурої іржі ліній II КСВ (2021 – 2023 рр.)

Зокрема, зразки, які належали до таких груп як Lr34+ та Західна Європа стабільно протягом усього періоду досліджень показували середній рівень стійкості (6,22 – 6,29 бала) з високою часткою стійких генотипів (додаток Д.1), що свідчить про їх високий генетичний потенціал стійкості до зазначеної хвороби. Частина зразків за окремими генетичними системами (Транслокація (1BL/1RS)+Lr34+Західна Європа, Сербія-Одеса, Фіто та CIMMYT-ICARDA- Turkey) за середніми значеннями даного показника знаходилась на дещо нижчому рівні й варіювали залежно від генетичної системи від середньо сприйнятливих (Сербія-Одеса – 5,00 – 6,00 балів) до середньо стійких (5,70 – 6,02 бала). Селекційні лінії, що входили до групи «Дикі родичі» показували високий рівень сприйнятливості до бурої іржі.

Аналогічна тенденція, щодо зміни показника стійкості залежно від фази онтогенезу, в окремі роки досліджень, спостерігалась і при аналізі селекційного матеріалу на рівні I-го конкурсного сортовипробування, щодо рівня стійкості до бурої іржі залежно від генетичної системи, найбільш ефективними за досліджуваним показником виявились групи ліній, які відносились до таких генетичних систем:

«Сербія-Одеса», «Західна Європа» та «Транслокація (1BL/1RS) + Lr34 + Західна Європа» (рис. 3.2.3, 3.2.4).

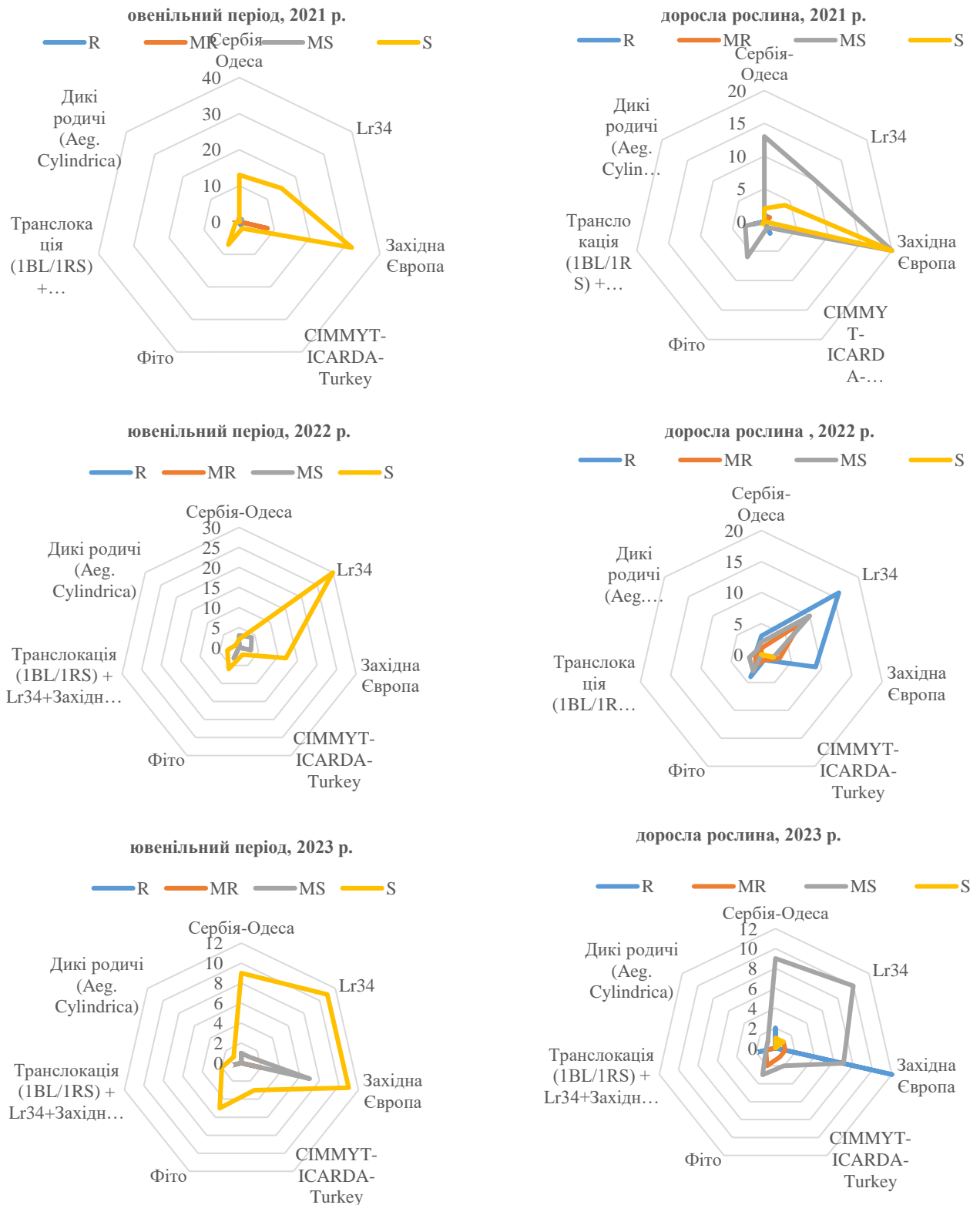


Рисунок 3.2.3. – Розподіл генотипів (I КСВ) за рівнем стійкості в залежності від генетичної системи та фази розвитку у період дослідження 2021–2023 р.

За три роки досліджень серед генотипів групи «Транслокація (1BL/1RS) + Lr34 + Західна Європа» із високою частотою траплялись стійкі лінії, так найвищий показник стійкості за представниками склав 7 балів за 2021, 2022 рік та 8 балів за 2023 рік досліджень, з середніми показниками стійкості до бурої іржі 5,80, 6,00 та 6,75 бала відповідно (Додаток Г.3).

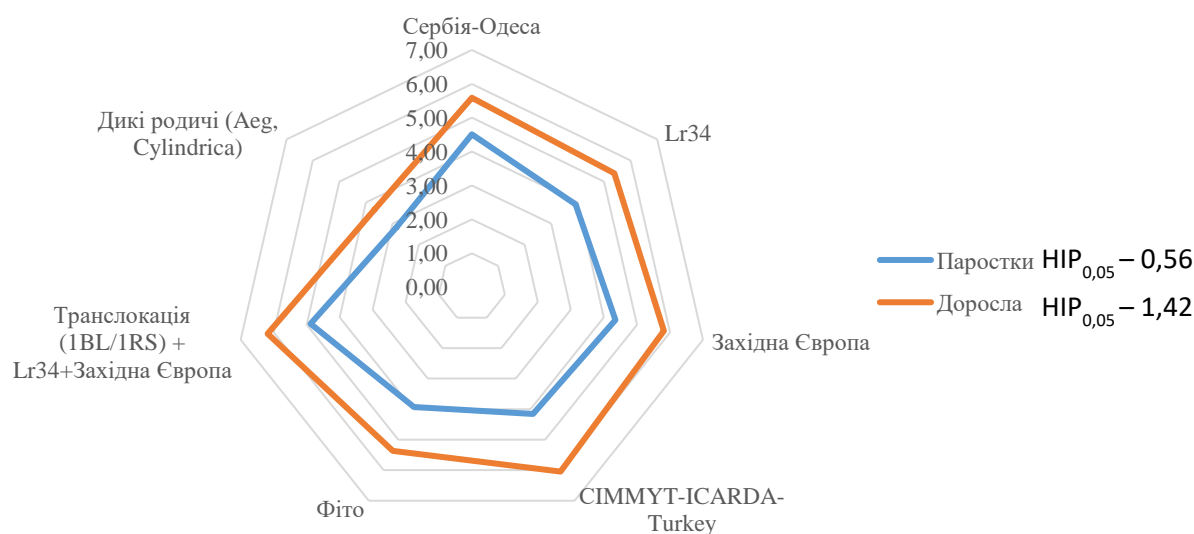


Рисунок – 3.2.4 Ефекти різних генетичних систем на середній показник вікової та ювенільної стійкості до бурої іржі ліній I КСВ (2021 – 2023 рр.)

Група генотипів «Lr34», у 2022р., показала високий максимальний показник стійкості на рівні 8 балів та середній на рівні 6,44 бала також слід зазначити, що за цей рік досліджень спостерігалась найбільша кількість стійких форм (7 – 8 балів) серед усіх пулів, у кількості 16 штук та велика кількість середньосприйнятливих у кількості 8 штук. Але за інші роки досліджень таких показників не спостерігалось.

Найменш ефективною, як і в попередньому досліді, виявилась група «Дикі родичі (*Aegilops cylindrica*, *Aegilops tauschii*)», що вплинуло на результати добору.

Аналіз середнього показника урожайності селекційного матеріалу 1 та 2-го КСВ за три роки досліджень показав, що між групами ліній, які входили до різних

генетичних систем не спостерігалось чіткої диференціації за середніми показниками врожайності (рис. 3.2.5).

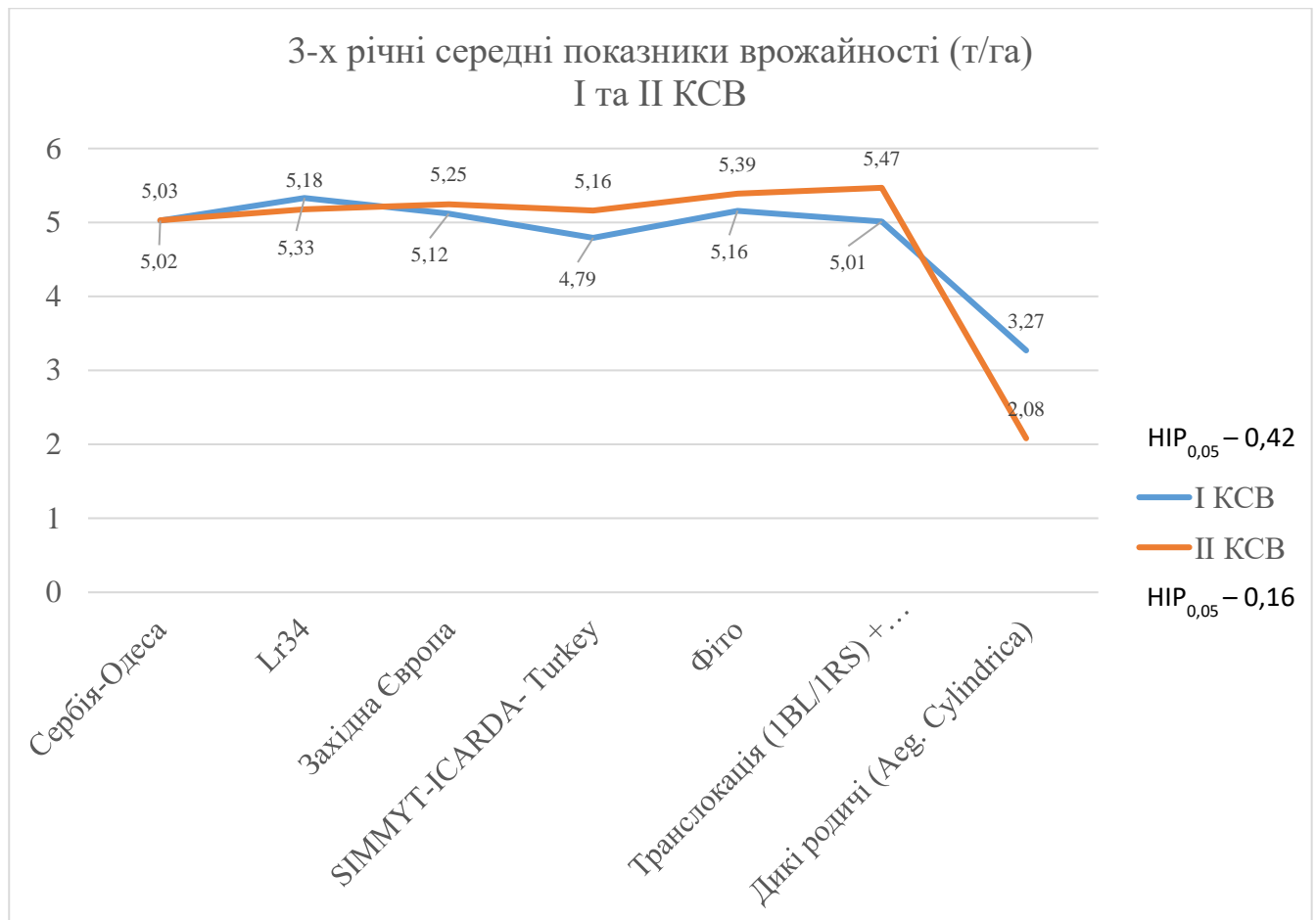


Рисунок 3.2.5 – Ефекти генетичних систем стійкості різного походження на показник врожайності зразків I та II КСВ (2021 – 2023 рр.)

Але все ж деякі відмінності за зазначеним показником були. Так, наявність у генотипах пшениці м'якої озимої генів «Lr34» забезпечувало найвищий рівень врожайності по досліді, який складав 5,3 т/га в I КСВ та 5,2 т/га в II КСВ. Залучення матеріалу до селекційної програми матеріалу походженням CIMMYT-ICARDA – Turkey не сприяло підвищенню врожайності отриманих ліній, середній показник яких в II КСВ дорівнював 5,1 т/га, а у генотипів I КСВ був на рівні 4,8 т/га. Група ліній у генотипі яких були присутні гени від диких співродичів (Дикі родичі (*Aegilops cylindrica*, *Aegilops tauschii*)) характеризувалася малою кількістю номерів, а у 2021р.

взагалі відсутністю, оскільки вони через низький рівень врожайності не пройшли попередній добір, тому в нашій роботі залучення цього матеріалу для створення було малоефективним.

Висновки до розділу 3

1. На колекційному матеріалі пшениці м'якої озимої різного еколого-географічного походження досліджено рівень стійкості серед представників різних пулів у фазу дорослої рослини та на етапі ювенільного циклу розвитку. Стійкість сортів різного еколого-географічного походження у процесі онтогенезу має відмінності між середніми показниками. А саме у фазу дорослої рослини цей показник суттєво вищий у порівнянні зі стійкістю на рівні паростків. Що може пояснюватись дією різних генів, які контролюють зазначену ознаку.

2. Генетичний пул «Установи системи НААН» суттєво перевищував, за середнім показником стійкості (6,5 бала) та масовою часткою високостійких генотипів (50 %) у ювенільну фазу розвитку, інші генетичні пули, що були вивчені на даному етапі досліджень. Розмах мінливості при цьому за даною ознакою в межах групи сортів був значним і складав від 4 балів – мінімальне значення, до 9 балів – максимальне.

3. Дещо поступався за середнім показником стійкості до бурої іржі пул «Західна Європа» із балом стійкості 5,2 та нижчим відсотком високостійких зразків (20%).

4. Пул представлений сортами пулу «СПІ–НЦНС» попри їх невисокий середній рівень стійкості у ювенільну фазу розвитку рослин (4,6 бала) виділялися стійкі генотипи (7 балів), які характеризувалися з високими адаптивними ознаками та властивостями і можуть бути цінними донорами основних господарсько-цінних ознак.

5. Високий рівень варіації за показниками стійкості до бурої іржі та продуктивності серед сортів різного походження у фазу дорослої рослини може дати змогу виділити із кожної групи окремі зразки з оптимальним поєднанням основних

господарсько-корисних ознак, які будуть цінними джерелами для селекційної роботи зі створення сортів із пірамідальною стійкістю до бурої іржі.

Результати досліджень розділу 3 висвітлені у наукових працях:

Кірчук Є.І., Алексеєнко Є.В. Генетичні джерела стійкості пшениці м'якої озимої до бурої іржі, та їх цінність в ювенільний період розвитку. Зернові культури. 2022. Т. 6. № 2. С. 30–34. DOI: <https://doi.org/10.31867/2523-4544/0228>

Кірчук Є.І., Алексеєнко Є.В. Дослідження ефективності генетичних систем стійкості, різного походження до бурої іржі в процесі селекції пшениці м'якої озимої. Аграрні інновації. 2023, № 18. С. 178–182. DOI: <https://doi.org/10.32848/agrar.innov.2023.18.24>

Тези

Кірчук Є. І., Алексеєнко Є. В., Васильєв А. А., Бабаянц О. В., Гончарук Н.О. Порівняльна характеристика селекційного матеріалу від різних генетичних систем стійкості до бурої іржі в умовах степової зони України. *Селекція агрокультур в умовах змін клімату: напрями та пріоритети* : міжнародна науково-практична online-конференція. Київ, 30 вересня. 2022. С. 72–75.

Кірчук Є. І., Алексеєнко Є. В., Гончарук Н. О. Ефективність різних еколого-географічних систем стійкості пшениці м'якої озимої до бурої іржі в процесі їх об'єднання в умовах півдня України. *Селекція, генетика, та біотехнологія сільськогосподарських рослин: досягнення інновації та перспективи* : міжнародна наукова інтернет-конференція, м. Одеса , СГІ – НЦНС, 26 жовтня 2022. С. 123–125.

Kirchuk Ye. I., Aliksieienko Ye. V. Efficiency of different genetic systems of resistance to leaf rust in the steppe zone of Ukraine. *Cereal Breeding - Challenges and Opportunities for Global Improvement* : Eucarpia Cereals Section Conference, Szeged, Hungary, 15–20.05.2023. P. 80.

РОЗДІЛ 4. ДОСЛІДЖЕННЯ ГЕНЕТИЧНИХ ОСНОВ СЕЛЕКЦІЇ ПШЕНИЦІ М'ЯКОЇ ОЗИМОЇ НА СТІЙКІСТЬ ДО БУРОЇ ІРЖІ

Важливе значення для практичної селекції на стійкість до бурої іржі має вивчення закономірностей успадкування цієї ознаки при гібридизації батьківських компонентів з різними генетичними системами стійкості до даної хвороби. Такі дослідження допомагають у розумінні механізмів, які лежать в основі імунної системи пшениці. Що дасть змогу більш глибоко вивчити взаємодію між рослиною та патогеном, а також розробити нові методи захисту рослин від хвороб [205–207]. На основі цих даних можна розробити рекомендації щодо вибору сортів пшениці стійких до бурої іржі для конкретних регіонів та умов вирощування.

Аналіз останніх досліджень щодо вивчення характеру успадкування гібридним матеріалом стійкості до бурої іржі показав, високий рівень впливу цитоплазми на успадкування даної ознаки. Встановлено, що розщеплення у популяціях F_2 при використанні у схрещуваннях в якості материнського компонента сортів стійких до бурої іржі, спостерігалось у співвідношенні 9:7, 9:7, 3:1, 1:3, 13:3 й 3:13, що відповідає кумулятивній, епістатичній і комплементарній взаємодії олігогенів із малими генами резистентності. [208–213]

Слід зазначити, що хоча вивченням успадкування ознаки стійкості до бурої іржі вчені з різних країн займаються вже не одне десятиріччя, до сьогоденного часу досліджень щодо встановлення особливостей успадкування стійкості пшениці м'якої озимої до бурої іржі за комбінування різних генетичних систем контролю даної ознаки було проведено дуже мало, а в Україні такі дослідження знаходяться на початковій стадії. Тому метою роботи стало вивчення закономірностей успадкування ознаки стійкості та виявлення особливостей розщеплення при комбінуванні різних генетичних систем контролю даної ознаки у популяціях F_2 отриманих на основі гібридизації батьківських компонентів різного еколого-географічного походження.

4.1 Закономірності успадкування ознаки стійкості до бурої іржі при комбінуванні різних генетичних систем контролю ознаки

Важливим етапом у селекційній роботі є вивчення успадкування стійкості до бурої іржі у гібридів F_2 , що дає змогу визначити, які гени відповідають за дану ознаку та характер її успадкування. Це підвищує ефективність роботи селекціонерів щодо підбору батьківських пар з бажаними генетичними характеристиками, зокрема стійкості до хвороб та дасть змогу вести ефективний добір за цією ознакою у ранніх гібридних поколіннях.

При проведенні даних досліджень нами була поставлена мета встановити характер успадкування ознаки стійкості до бурої іржі гібридами F_2 пшениці м'якої озимої, які були отримані (в рамках спеціального дослідження відділу селекції та насінництва пшениці СГП – НЦНС) від схрещування батьківських компонентів з різними генетичними системами стійкості. У вивчених гібридних комбінаціях батьківські компоненти були контрастні за типом прояву даної ознаки: середньостійкі (MR), середньосприйнятливі (MS) та сприйнятливі (S). Для встановлення впливу материнської форми на ознаку стійкості до бурої іржі було проведено ряд схрещувань за такою схемою: «сприйнятливі х сприйнятливі» (S x S), «сприйнятливі х середньосприйнятливі» (S x MS), «сприйнятливі х середньостійкі» (S x MR). Слід також зазначити, що у якості материнської лінії було взято селекційний матеріал в генотипі якого, у попередніх дослідженнях, були ідентифіковані окремі гени та їх комбінації отримані від джерел різного еколого-географічного походження (Л18716 (Сербія-Одеса+Lr34), Л15914 (Aeg. CL), Л22016 (Сербія-Одеса)). Кожна із цих ліній була схрещена із місцевими сортами та лініями, носіями генів стійкості від різних генетичних джерел – Перемога од., що містить у своєму генотипі транслокацію 1AL/1RS, Щедрість од. із транслокацією 1BL/1RS, Відповідь од., який є носієм ефективних генів стійкості до бурої іржі – Lr26, Lr34, та лінії отримані у відділі фітопатології Ф.177 та Ф.142. Всього за зазначеною схемою було проведено 15 комбінацій схрещувань (табл. 4.1.1).

Таблиця 4.1.1

Характер успадкування показника стійкості до бурї іржі у гібридних популяціях F₂ з різними генетичними системами контролю даної ознаки

№ групи	№ за/п	Схрещування		P ₁	P ₂	F ₂	співвідношення		χ ²	клас домінування
		система	комбінація				отримане	очікуване		
1	1	(Сербія-Одеса+Lr34)+Фіто	Л18716(S)×Ф.177(S)	3	4	4,87	1,0:4,9: 10,0	1:6:9	1,82	НД+
	2	(Сербія-Одеса+Lr34)+1AL/1RS	Л18716(S)×Перемога(MS)	3	5	4,98	2,4:1,6:2,8:9,2	3:1:3:9	1,24	Д+
	3	(Сербія-Одеса+Lr34)+1BL/1RS	Л18716(S)×Щедрість(MR)	3	6	4,47	1,8:14,1	1:15	3,88	ПУ
	4	(Сербія-Одеса+Lr34)+Західна Європа	Л18716(S)×Відповідь(MR)	3	6	5,1	2,2:3,9:0,9:8,9	3:3:1:9	2,56	ПУ
	5	(Сербія-Одеса+Lr34)+Дикі родичі (Aeg. CL)	Л18716(S)×Л15914(MR)	3	6	5,48	5,9:10,1	7:9	1,61	Д+
2	6	Дикі родичі (Aeg. CL)+Фіто	Л15914(MR)×Ф.142(S)	6	4	7,01	12,1:3,9	13:3	1,77	НД+
	7	Дикі родичі (Aeg. CL)+1AL/1RS	Л15914(MR)×Перемога(MS)	6	5	4,63	2,3:1,0:12,7	3:1:12	0,83	НД-
	8	Дикі родичі (Aeg. CL)+1BL/1RS	Л15914(MR)×Щедрість(MR)	6	6	7,93	15,7:0,3	15:1	1,78	–
	9	Дикі родичі (Aeg. CL)+Західна Європа	Л15914(MR)×Відповідь(MR)	6	6	6,25	8,6:1,6:5,8	9:1:6	1,92	–
	10	Дикі родичі (Aeg. CL)+ (Сербія-Одеса+Lr34)	Л15914(MR)×16918(S)	6	3	7,32	13,3:2,7	13:3	0,09	НД+
3	11	Сербія-Одеса+Фіто	Л22016(S)×Ф.177(S)	3	4	6,16	8,3:1,1:6,6	9:1:6	0,59	НД+
	12	Сербія-Одеса+1AL/1RS	Л22016(S)×Перемога(MS)	3	5	4,22	0,8:15,1	1:15	0,09	ПУ
	13	Сербія-Одеса+1BL/1RS	Л22016(S)×Щедрість(MR)	3	6	4,96	2,1:2,7:1,5:9,7	3:3:1:9	2,69	ПУ
	14	Сербія-Одеса+Західна Європа	Л22016(S)×Відповідь(MR)	3	6	4,49	6,7:9,3	7:9	2,72	ПУ
	15	Сербія-Одеса+(Сербія-Одеса+Lr34)	Л22016(S)×Л16918(S)	3	3	4,14	0,5:15,5	1:15	1,16	–

В результаті генетичного аналізу гібридних популяцій F_2 отриманих від схрещування батьківських компонентів з різними генетичними системами контролю стійкості до бурої іржі було встановлено, що у представлених комбінаціях схрещування спостерігався полігенний характер успадкування стійкості до бурої іржі, який відповідав різним типам взаємодії генів залежно від їх комбінації в окремій групі схрещувань. Зокрема, у комбінаціях схрещувань де за материнську форму слугували лінії, які характеризуються високою сприйнятливістю до бурої іржі, а батьківські компоненти варіювали у межах від середньостійких до середньосприйнятливих: Л18716 (S) × Перемога од. (MS), Л18716 (S) × Відповідь од. (MR) та Л22016 (S) × Щедрість од. (MR), у популяціях гібридів спостерігалось розщеплення у співвідношенні 3:1:3:9, 3:3:1:9, 3:3:1:9, що відповідає комплементарній взаємодії генів. У комбінаціях схрещування де за материнський компонент слугували лінії із середнім рівнем стійкості до зазначеної хвороби: Л15914 (MR) × Ф.142(S), Л15914 (MR) × 16918 (S) та Л15914 (MR) × Перемога од. (MS) спостерігалось розщеплення у співвідношеннях 3:1:12 та 13:3, що відповідає епістатичній взаємодії генів.

У групі схрещувань де у якості материнської форми були лінії зі слабким рівнем стійкості, а батьківські компоненти за рівнем стійкості коливались у межах від сприйнятливих до нестійких у популяціях гібридів F_2 спостерігалось розщеплення у співвідношеннях, які відповідали компліментарній взаємодії та полімерії – 1:6:9; 9:1:6 у комбінаціях схрещування Л18716(S) × Ф.177 (S), Л15914 (MR) × Відповідь (MR), Л22016 (S) × Ф.177 (S) та некумулятивній полімерії (подвійний домінантний) – 1:15 15:1, 1:15 у комбінаціях Л18716 (S) × Щедрість од. (MR), Л15914 (MR) × Щедрість од. (MR) та Л22016 (S) × Перемога од. (MS), Л22016 (S) × Л16918 (S).

Виходячи з цього, можна зробити висновок, що ознака стійкості до бурої іржі у приведених вище гібридних популяціях має полігенний характер успадкування.

Ступінь фенотипового домінування у представлених популяціях другого покоління пшениці м'якої озимої коливався в досить широких межах від від'ємного домінування (Д-) до позитивного наддомінування (НД+) (Рис. 4.1.1).

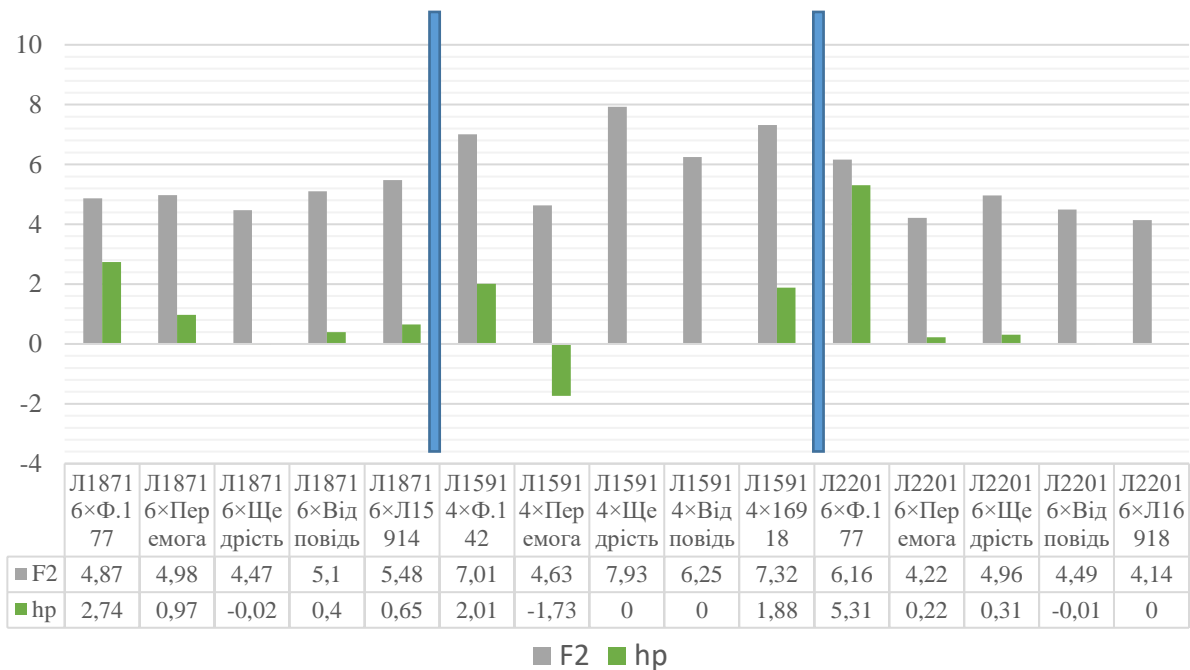


Рисунок – 4.1.1 Ступінь фенотипового домінування у популяціях F₂ озимої м'якої пшениці в залежності від комбінування різних систем контролю стійкості до бурої іржі

Виходячи з даного рисунку 4.1.1 можна зробити висновок, що найбільш висока ефективність отримання стійких ліній досягається при комбінуванні таких генетичних систем Сербія-Одеса + Lr34) + Фіто, (Aeg. CL) + Фіто, (Aeg. CL) + (Сербія-Одеса + Lr34) та Сербія-Одеса + Фіто у яких успадкування відбувалось за типом позитивного гетерозису (НД+), у двох групах комбінацій генетичних систем – (Сербія-Одеса + Lr34) + 1AL/1RS та (Сербія-Одеса + Lr34) + (Aeg. CL) спостерігалось успадкування за типом повного домінування (Д+).

Комбінування інших генетичних систем було також достатньо результативним та мало проміжний характер успадкування стійкості до бурої іржі, окрім комбінації схрещування Л15914 (Aeg. CL) з сортом Перемога од. (1AL/1RS) у якій домінантними були гени сприйнятливості до бурої іржі (Д-).

Для розширення досліджень щодо характеру успадкування ознаки стійкості до бурої іржі у популяціях F₂ було проведено аналіз трансгресивної мінливості цієї ознаки (табл. 4.1.2)

Таблиця 4.1.2

Частота трансгресії показника стійкості до бурої іржі у популяціях F₂ пшениці м'якої озимої

№ Групи	Комбінація схрещування	Кількість вивчених рослин	Внутрішньовидова мінливість рослин F ₂ за рівнем стійкості до бурої іржі									
			стійкі (R)		середньо- стійкі (MR)		середньо- сприйнятли ві (MS)		сприйнятлив і (S)		Тч, %	
			шт.	%	шт.	%	шт.	%	шт.	%		
1	Л18716×Ф.177	94	6	6,38	29	30,85	-	-	59	62,77	37,23	
	Л18716×Перемога	40	6	15,00	4	10,00	7	17,5	23	57,50	25	
	Л18716×Щедрість	77	9	11,69	-	-	-	-	68	88,31	11,69	
	Л18716×Відповідь	86	12	13,95	21	24,42	5	5,81	48	55,81	13,95	
	Л18716×Л15914	89	33	37,08	-	-	-	-	56	62,92	37,08	
2	Л15914×Ф.142	77	58	75,32	-	-	-	-	19	24,68	75,32	
	Л15914×Перемога	63	9	14,29	-	-	4	6,35	50	79,37	14,28	
	Л15914×Щедрість	54	53	98,15	-	-	-	-	1	1,85	98,15	
	Л15914×Відповідь	80	43	53,75	-	-	8	10,0	29	36,25	53,75	
	Л15914×Л16918	47	39	82,98	-	-	-	-	8	17,02	82,98	
3	Л22016×Ф.177	90	47	52,22	-	-	6	6,67	37	41,11	58,89	
	Л22016×Перемога	74	4	5,41	-	-	-	-	70	94,59	5,4	
	Л22016×Щедрість	76	10	13,16	13	17,11	7	9,21	46	60,53	13,16	
	Л22016×Відповідь	98	12	12,24	-	-	-	-	86	87,76	12,24	
	Л22016×Л16918	87	3	3,45	-	-	-	-	84	96,55	3,45	

Дані таблиці 4.1.2 свідчать, що найбільш ефективним джерелом щодо підвищення рівня стійкості до бурої іржі, серед представлених комбінацій, є лінія Л15914, яка має у своєму родоводі Lr-гени походженням від *Ae. cylindrica*. Використання даної лінії в якості материнського компонента дало найвищий відсоток частоти отримання позитивних трансгресій (від 53,7%, при схрещуванні із сортом Відповідь од., що має у своєму генотипі ефективні гени стійкості до бурої іржі, до 98,15% при гібридизації із сортом Щедрість од. із транслокацією 1BL/1RS). Винятком була комбінація схрещування із сортом Перемога де відсоток стійких форм був на рівні 14,29%, із частотою трансгресії 14,28%. Також ефективною комбінацією виявилась

Л22016×Ф.177 у якій відсоток отримання стійких форм був на рівні 52,22 %, а частота трансгресії сягала 58,89 %.

У популяціях гібридів другого покоління спостерігали розщеплення за ознакою стійкості до бурої іржі. Найчастіше (14,29–98,15 %) траплялись стійкі форми у другій групі комбінацій схрещування з найбільшим відсотком стійких форм у комбінації схрещування Л15914×Щедрість (98,15 %). Винятком була комбінація схрещування Л15914×Перемога (14,29 % стійких форм) де спостерігалось домінування сприйнятливих форм (79,37 %). У інших двох групах найчастіше (41,11–96,55 %) траплялись сприйнятливі форми рослин, за винятком однієї комбінації схрещування Л22016×Ф.177 де стійких форм було 52,22 %, а сприйнятливих 41,11%.

4.2 Ефективність добору за ознакою стійкості до бурої іржі у гібридних поколіннях від різних схем схрещувань

Дослідження донорського ефекту генів стійкості західноєвропейського походження та генетичної структури Lr34+ залежно від схеми схрещувань (проста та складна), нами було проведено на гібридних комбінаціях F₄ та F₁₂ від різних схем схрещування батьківських форм.

У першому випадку це були сорти селекції СГІ – *Литанівка*, *Годувальниця*, *Служниця*, *Дальницька*, *Мелодія*, які мають у своєму гентипі блок генів Lr34+ в активному стані від сорту Безоста 1, що контролює так звану «подовжену стійкість» до бурої іржі у дорослої рослини або «slow rusting» які було схрещено з константними лініями відділу селекції пшениці *Л15404*, *Л14310*, *Л.3152/05*, що створені на базі сорту сербської селекції Златна долина.

Іншим донором стійкості до бурої іржі були генотипи західноєвропейської селекції: румунська *Closa*, угорська *MV Juxta*, чеська *Bogemia*, болгарські константні селекційні лінії *9698-115болг.* і *2534-3KKболг.*, німецький сорт *Мулан* та словацька *Stanislawa*, які були схрещені із лініями відділу – *Л13510*, *Л15906*, *Л4605/05*, *Л.39510*, *Л.15410*, *Л.19812*, *Л.15810*.

В генотипах отриманих від простих схрещувань в F₄ із залученням хоча б однієї батьківської форми яка містить у своєму геномі генетичну конструкцію Lr34/Yr18/Sr58 (далі Lr34+), в більшості випадків, перевищували стандарт, за балом стійкості, в середньому за комбінаціями на 0,80 балів з максимальним перевищенням на 1,50 балів у селекційній лінії Л17018 (*Дальницька* × *Служниця*), у якої обидві батьківські форми мають у своєму геномі ген стійкості Lr34. Лінія Л14215 (*Л15404* × *Литанівка*) поступався стандарту на 0,20 бала.

У селекційних ліній отриманих від простих схрещувань F₁₂ спостерігалось перевищення рівня стійкості, вже за всіма лініями. Так в середньому лінії перевищували стандарт на 1,09 балів із максимальним перевищенням на 1,80 бала та мінімальним 0,10 у лінії Л14215 яка в F₄ поступалась стандарту.

Таблиця 4.2.1

Ефект носіїв блоку генів Lr 34+ в селекції пшениці м'якої озимої в селекції на стійкість до бурої іржі в залежності від схеми схрещувань 2020/2021р.

Схема схрещувань	Комбінація схрещувань	Генерація		Середня оцінка, бал (0–9)	± до стандарту	Дисперсія, σ^2	Середнє квадратичне відхилення, S	Коефіцієнт варіації, (V,%)	
проста	Антонівка, st	-	-	7,00	-	0,37	0,61	8,65	
	Л.14215 (Л.15404 × Литанівка)	F ₄	-	6,80	-0,20	0,77	0,88	12,75	
		-	F ₁₂	7,10	+0,10	0,22	0,46	6,48	
	Л.17516 (Дальницька × Задумка)	F ₄	-	7,86	+0,86	0,86	0,93	11,80	
		-	F ₁₂	8,04	+1,04	0,24	0,49	6,10	
	Л.18917 (Л.14310 × Годувальниця)	F ₄	-	8,04	+1,04	0,77	0,88	10,95	
		-	F ₁₂	8,42	+1,42	0,33	0,57	6,82	
	Л.17018 (Дальницька × Служниця)	F ₄	-	8,50	+1,50	0,34	0,58	6,82	
		-	F ₁₂	8,80	+1,80	0,16	0,40	4,59	
	В середньому:								
	F₄	-	-	7,80	+0,80	0,69	0,82	10,58	
	F₁₂	-	-	8,09	+1,09	0,24	0,48	6,00	
складна	Л.18016 (Епоха × Годувальниця) × Мелодія	F ₄	-	7,92	+0,92	0,56	0,75	9,45	
		-	F ₁₂	8,12	+1,12	0,19	0,44	5,37	
	Л.18716 (Л.3152/05 × Скарбниця) × Годувальн.	F ₄	-	7,00	±0,00	1,06	1,03	14,71	
		-	F ₁₂	7,14	+0,14	0,37	0,61	8,49	
	В середньому:								
		F₄	-	-	7,46	+0,46	0,81	0,89	12,08
	F₁₂	-	-	7,63	+0,63	0,28	0,53	6,93	

Підвищення рівня стійкості у ліній різних етапів селекції можна пояснити планомірним багаторічним доббором за фенотиповим проявом ознаки.

Селекційні лінії, які отримані в результаті схрещування з сортами західноєвропейського походження (табл. 2) переважали стандарт та лінії в родоводі яких присутні батьки з геном стійкості Lr 34+. Так за простих схрещувань в F₄ середній бал складав 7,67, який перевищував стандарт на 0,67 бала з максимальним рівнем стійкості у селекційній лінії Л21919 (Мулан × Литанівка), із переважанням стандарту на 1,22 бала. На більш пізніх етапах селекції середній бал стійкості вже складав 8,06, з максимальним проявом стійкості у тій самій лінії Л21919 (8,60 балів), який перевищував стандарт на 1,06 балів.

Середній рівень стійкості ліній отриманих від складних схрещувань F₄ складав 7,89 бала, що перевищувало стандарт на 0,89 бала. Середній показник стійкості щодо бурої іржі у ліній в F₁₂ складав 8,37 бала, який перевищував стандарт на 1,37 бала з максимальним її проявом у лінії Л.22919 (Л.15810 × Крушинка) × MV Irma – 8,10 балів у F₄ та 8,70 балів у F₁₂. Ефект насичення генами на кінцевому етапі селекції підтверджується низькою варіабельністю ознаки у F₁₂, що складав V – 5,79 % у складних схрещуваннях, по відношенню до простих, де V = 6,69 %.

Слід, також, зазначити, що у досліджуваних ліній західноєвропейського походження не було представників з балом стійкості на рівні стандарту або нижче.

Таблиця 4.2.2

Ефект генів Lr західноєвропейського походження в селекції пшениці м'якої озимої на стійкість до бурі іржі в залежності від схеми схрещувань 2020/2021р.

Схема схрещувань	Комбінація схрещувань	Генерація		Середня оцінка, бал (0–9)	± до St	σ ²	S	V, %
		3	4					
1	2	3	4	5	6	7	8	9
Проста	Антонівка, st	-	-	7,00	-	0,37	0,61	8,65
	Л10416 (Л13510 × Closa)	F ₄	-	7,36	+0,36	0,31	0,56	7,56
		-	F ₁₂	7,50	+0,50	0,25	0,50	6,70
	Л17918 (Л15906 × Vogemia)	F ₄	-	7,68	+0,68	0,39	0,62	8,07
		-	F ₁₂	8,12	+1,12	0,31	0,56	6,86
	Л15319 (Л4605/05 × 9698-115 болг.)	F ₄	-	7,40	+0,40	0,61	0,78	10,60
		-	F ₁₂	8,00	+1,00	0,24	0,49	6,10
	Л21919 (Мулан × Литанівка)	F ₄	-	8,22	+1,22	0,58	0,76	9,30
		-	F ₁₂	8,60	+1,60	0,37	0,61	7,10
	В середньому:							
	F₄	-	-	7,67	+0,67	0,47	0,68	8,88
	F₁₂	-	-	8,06	+1,06	0,29	0,54	6,69
Складна	Л.16718 (Дальницька × MV Juxta) × Литанівка	F ₄	-	8,68	+1,68	0,26	0,51	5,90
		-	F ₁₂	8,92	+1,92	0,08	0,28	3,20
	Л.18916 (Дальницька × MV Juxta) × Литанівка	F ₄	-	8,64	+1,64	0,24	0,48	5,60
		-	F ₁₂	8,90	+1,90	0,09	0,30	3,30
	Е.22018 (Л.4605/05 × 2534-3ККболг.) × Литанівка	F ₄	-	7,54	+0,54	0,54	0,73	9,70
		-	F ₁₂	8,10	+1,1	0,42	0,65	8,00
	Л.20419 (Л.13510 × Closa) × Л.39510	F ₄	-	7,48	+0,48	0,26	0,50	6,80
		-	F ₁₂	7,74	+0,74	0,20	0,44	5,70
	Л.20519 (Л.13510 × Closa) × Л.39510	F ₄	-	7,44	+0,44	0,58	0,76	10,20
	-	F ₁₂	8,22	+1,22	0,50	0,71	8,60	

Продовження таблиці 2

1	2	3	4	5	6	7	8	9
Складна	Л.20619 (Л.13510 × Closa) × Л.39510	F ₄	-	7,70	+0,70	0,50	0,71	9,20
			F ₁₂	8,02	+1,02	0,26	0,51	3,20
	Л.21619 (Л.15410 × Stanislawa) × Л.19812	F ₄	-	7,58	+0,58	0,70	0,84	11,00
		-	F ₁₂	8,34	+1,34	0,47	0,69	8,20
	Л.22919 (Л.15810 × Крушинка) × MV Irma	F ₄	-	8,10	+1,10	0,62	0,79	8,10
		-	F ₁₂	8,70	+1,70	0,28	0,53	6,10
	В середн.: F ₄	-	-	7,89	+0,89	0,46	0,67	8,31
	F ₁₂	-	-	8,37	+1,37	0,29	0,51	5,79

*Індикатор сприйнятливості Одеська напівкарликова, рівень стійкості до бурі іржі 2 бали

Селекційні лінії, в геномі яких присутня генетична конструкція Lr34+ здебільшого переважали стандарт за рівнем стійкості до бурої іржі. Ця тенденція спостерігалась як у простих, так і у потрійних схрещуваннях. До того ж лінії F₁₂ мали більш високий рівень стійкості, фенотипову та генотипову стабільність ніж лінії F₄.

Суттєвого ефекту, щодо підсилення рівня стійкості до бурої іржі від насичення носіями генетичної конструкції Lr34+, у ліній від потрійних комбінацій схрещування не було виявлено, що може бути пов'язано із добором за оптимальною збалансованістю досліджуваного показника з іншими цінними ознаками та властивостями пшениці на генетичному рівні. Селекційні лінії отримані від схрещувань з сортами західноєвропейського походження, значно, переважали стандарт за середнім балом стійкості до бурої іржі, а також характеризувались дещо вищим середнім показником стійкості у порівнянні з лініями з генетичної конструкції Lr34+ у своєму геномі, як в простих, так і складних схемах схрещування. Особливо, у даних лініях спостерігається підвищений ефект, саме, від насичення на кінцевому етапі селекції, що можна пояснити полігенним контролем стійкості та ефективним добором з використанням інфекційних фонів за цією ознакою.

Отже, насичення західноєвропейськими генотипами, більшою мірою сприяє отриманню ліній з підвищеною стійкістю ніж насичення представниками в геномі яких присутній ген стійкості до бурої іржі Lr 34+.

В результаті проведених досліджень із зазначеного матеріалу було виділено ряд ліній пшениці м'якої озимої – Л17018, Л18016, Л21919 та Л16718, які можуть бути використані у подальшій селекційній роботі на створення генотипів із пролонгованою стійкістю до бурої іржі, як ефективні генетичні джерела даної ознаки.

Висновки до розділу 4.

1. У результаті дослідження закономірностей успадкування ознаки стійкості до бурої іржі при гібридизації батьківських компонентів з різними генетичними системами стійкості у гібридних популяціях F_2 , було встановлено, що у представлених комбінаціях схрещування спостерігався полігенний характер успадкування стійкості до бурої іржі, з різними типами взаємодії генів залежно від їх комбінування в окремій групі.

2. У комбінаціях схрещування Л18716 (S)×Перемога (MS), Л18716 (S) × Відповідь (MR) та Л22016 (S) × Щедрість (MR) спостерігалось розщеплення: стійкі, середньостійкі, середньосприйнятливі та сприйнятливі 3:1:3:9, 3:3:1:9, 3:3:1:9, що відповідає комплементарній взаємодії генів. Частина комбінацій – Л15914 (MR) × Ф.142 (S), Л15914 (MR) × 16918 (S) та Л15914 (MR) × Перемога (MS) показали епістатичну взаємодію генів із розщепленням від стійких до сприйнятливих і середньосприйнятливих та сприйнятливих у співвідношенні 13:3 та 12:3:1. У таких комбінаціях як Дикі родичі + 1BL/1RS та Сербія-Одеса + Lr34 було одержано розщеплення 1:15, що відповідає некумулятивній полімерії.

3. Ступінь фенотипового домінування у популяціях F_2 коливався в досить широких межах від від'ємного домінування (Д-) до позитивного наддомінування (НД+). Встановлено, що найбільш ефективними для отримання стійких генотипів є комбінування генетичних систем – (Сербія-Одеса+Lr34) + Фіто, (Aeg. CL)+Фіто, (Aeg. CL)+ (Сербія-Одеса+Lr34) та Сербія-Одеса+Фіто у яких успадкування відбувалось за схемою позитивного наддомінування (НД+) та (Сербія-Одеса+Lr34)+1AL/1RS і (Сербія-Одеса+Lr34)+ (Aeg. CL) де успадкування спостерігалось за схемою повного домінування (Д+). Комбінування інших генів і генетичних систем було також достатньо результативним та мало проміжний характер успадкування стійкості до бурої іржі.

4. Аналіз трансгресивної мінливості ознаки стійкості до бурої іржі у популяціях F_2 показав, що ефективним донором стійкості, може бути лінія Л15914, що містить в родрврді гени від Ae. *Cylindrica* за використання якої у якості

материнського компонента частота отримання позитивних трансгресій була найвищою від 53,7% до 98,15%.

5. Насичення дослідного матеріалу зразками західноєвропейського походження сприяло підвищенню його стійкості до листотеблової хвороби, що було обумовлено адитивною дією генів.

6. Лінії кінцевого етапу селекції F_{12} характеризувалися вищим рівнем стійкості та стабільністю за фенотиповим проявом, у порівнянні з генотипами F_4 . Ця закономірність спостерігалась як за простих схрещувань, так і складних не залежно від походження ліній.

Результати досліджень розділу 4 висвітлені у наукових працях:

Кірчук Є.І., Алексеєнко Є.В. Селекційна цінність донорів стійкості пшениці м'якої озимої до бурої іржі в умовах півдня України. *Аграрні інновації*. 2022. № 15. С. 78–82. DOI: <https://doi.org/10.32848/agrar.innov.2022.15.12>

Kirchuk Ye. I., Aliksieienko Ye. V., Holub Ye. A., Honcharuk N. O. Inheritance of resistance to leaf rust by combining different genetic control systems for the trait. *Ukrainian Journal of Natural Sciences*. 2024, № 7. P. 113–120. DOI: <https://doi.org/10.32782/naturaljournal.7.2024.12>

Тези

Алексеєнко Є. В., **Кірчук Є. І.** Цінність деяких донорів стійкості до бурої іржі для селекції пшениці м'якої озимої в умовах півдня України. *Новітні агротехнології* : матеріали міжнародної науково-практичної конференції Київ, 31 серпня, 2022. С. 14–15.

Кірчук Є. І., Алексеєнко Є. В., Голуб Є. А. Генетичний аналіз стійкості до бурої іржі у популяціях F_2 озимої м'якої пшениці залежності від комбінування різних генетичних систем контролю ознаки. *The impact of the war on the development of Ukraine's agricultural sector* : International scientific conference, Częstochowa, the Republic of Poland, December 6–7, 2023. С. 19 – 22.

РОЗДІЛ 5. ХАРАКТЕРИСТИКА ВИХІДНОГО МАТЕРІАЛУ ДЛЯ СЕЛЕКЦІЇ ПШЕНИЦІ М'ЯКОЇ ОЗИМОЇ З ПРОЛОНГОВАНОЮ СТІЙКІСТЮ ДО БУРОЇ ІРЖІ

Стійкість пшениці м'якої озимої до негативного впливу абіотичних факторів, зокрема до дії хвороб і шкідників, завжди була і є одним з ключових елементів в селекційній роботі, але не єдиним. Не менш важливими при створенні високопродуктивного та якісного селекційного матеріалу є відомості про посівні, якісні та кількісні ознаки й властивості та їх взаємозв'язок із показником стійкості до конкретної хвороби.

Дуже часто трапляється, що при створенні високостійкого матеріалу втрачаються інші важливі сільськогосподарські ознаки, такі як врожайність, маса 1000 насінин, натурна маса та інші. Нівелювати цей негативний ефект можна за рахунок залучення в родовід матеріалу різного еколого-географічного та генетичного походження.

Тому для нас було важливо дослідити матеріал, щодо взаємозв'язку цінних сільськогосподарських ознак з показниками стійкості, залежно від об'єднаних систем стійкості та виділити найефективніші комбінації систем для забезпечення високої стійкості до бурої іржі зі збереженими цінними господарськими ознаками.

Одним з найефективніших шляхів вирішення цієї проблеми є створення та ідентифікація, ПЛР методом, генотипів з пірамідальним типом стійкості які зберігатимуть високий рівень даного показника протягом тривалого часу та не матимуть негативний ефект на цінні господарські ознаки на що і був націлений кінцевий етап нашої роботи.

5.1. Дослідження зв'язків між різними типами комбінування генетичних систем контролю стійкості до бурої іржі та елементами продуктивності, показниками якості зерна і посівними властивостями насіння у лінії пшениці м'якої озимої

Одним із завдань поставлених при виконанні представленої роботи було визначення ефективного поєднання в одному генотипі генів різного походження. Нами було проведено ряд досліджень ліній кінцевого етапу селекції, а саме: оцінка стійкості у фазу дорослої рослини та ювенільний період розвитку, визначення показника врожайності, натурної маси, маси 1000 насінин, седиментації, енергії проростання та схожості насіння.

За весь період проведення досліджень нами було вивчено 35 комбінацій схрещувань батьківських компонентів з різним ступенем прояву ознаки стійкості та з різними генетичними системами контролю зазначеної ознаки. Схрещування проводились за схемами парних, прямих та зворотних схрещувань.

В результаті оцінки селекційного матеріалу на завершальному етапі селекції, було відібрано 57 лінії пшениці м'якої озимої, які мають у своєму генотипі поєднання різних генів стійкості до бурої іржі. Зазначені лінії було проаналізовано у різні фази розвитку (доросла рослина та в ювенільний період) і встановлено ефективні поєднання генетичних систем стійкості для забезпечення високої стійкості та прийнятних показників посівних якостей, продуктивності та якості зерна.

В результаті досліджень виявлено, що за середнім показником стійкості до бурої іржі у фазу дорослої рослини та ювенільний період розвитку (рис. 5.1.1) найвищі показники мають комбінації генетичних систем: «Західна Європа + Сербія-Одеса» з середніми показниками вікової стійкості на рівні 7,17 бала та ювенільної стійкості на рівні 4,50 балів; «Транслокація (1BL/1RS) + Lr34+Західна Європа + Сербія-Одеса» з середніми показниками вікової стійкості на рівні 6,75 та ювенільної на рівні 4,75 бала. Дані комбінації забезпечували у лінії пшениці м'якої

озимої суттєве перевищення за показником стійкості як значення середньозваженого стандарту, так і інших комбінацій генетичних систем.

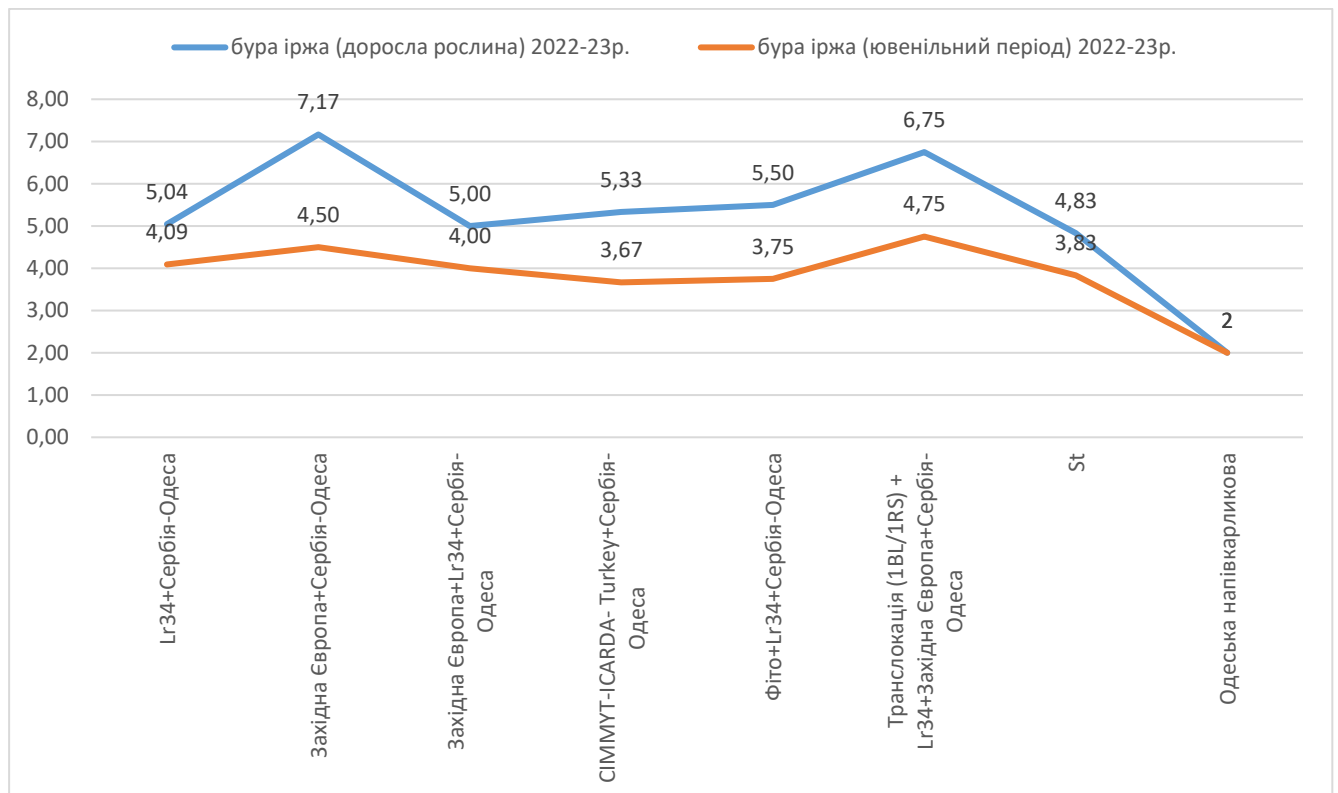


Рисунок 5.1.1 – Середній показник стійкості у ліній пшениці м'якої озимої в залежності від об'єднання генетичних систем різного походження щодо бурі іржі

Також слід зазначити, що за показником вікової стійкості жодна генетична комбінація не поступалася середньозваженому стандарту, чого не можна сказати про показник ювенільної стійкості де середній показник ювенільної стійкості генетичних комбінацій «CIMMYT-ICARDA- Turkey + Сербія-Одеса» (3,67 бала) та «Фіто + Lr34 + Сербія-Одеса» (3,75 бала), був дещо нижчим за середньозважений стандарт (3,83 бала).

За середнім показником врожайності (рис. 5.1.2) найефективнішим об'єднанням генів різного походження були: «Фіто + Lr34 + Сербія-Одеса» з врожайністю на рівні 4,21 т/га, «Західна Європа + Сербія-Одеса» – 4,17 т/га та «Lr34 + Сербія-Одеса» – 4,16 т/га. Зазначені поєднання генетичних систем сприяли підвищенню урожайності ліній у порівнянні із середньозваженим стандартом на

0,12 т/га, 0,09 т/га та 0,07 т/га відповідно. Найменш ефективним було поєднання «Західна Європа + Lr34 + Сербія-Одеса» – середній показник врожайності селекційного матеріалу, за його присутності в генотипі знаходився на рівні 3,91 т/га, і поступався середньозваженому стандарту на 0,18 т/га.

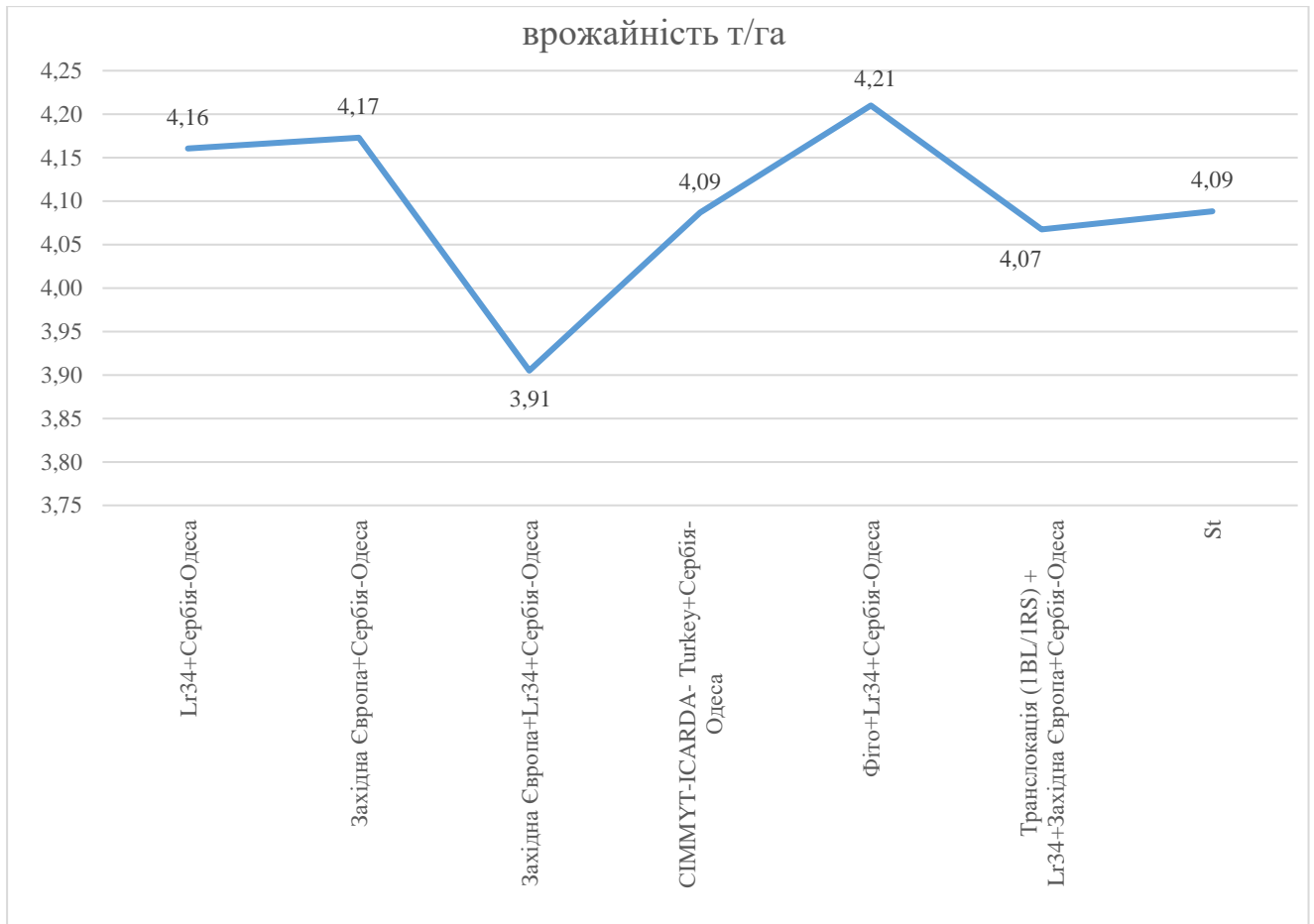


Рисунок 5.1.2 – Середні показники врожайності в залежності від об'єднання генетичних систем різного походження

Згідно з показниками натурної маси (рис. 5.1.3) найефективнішим об'єднанням були дві групи «Фіто+Lr34+Сербія-Одеса» з середнім показником маси зерна на рівні 791,50 г та «Західна Європа + Сербія-Одеса» – 789,89 г, які перевищували середньозважений стандарт на 4,17 г та 2,56 г відповідно. Також непоганий показник (787,39 г) було відмічено у групі «Lr34+Сербія-Одеса», що знаходилася на одному рівні зі стандартом з незначним перевищенням на 0,06 г.

Найменш ефективним об'єднанням виявилась група «CIMMYT-ICARDA- Turkey + Сербія-Одеса» показник натурної маси якої знаходиться на рівні 773,33 г, що нижче за середньозважений стандарт на 14,00 г.

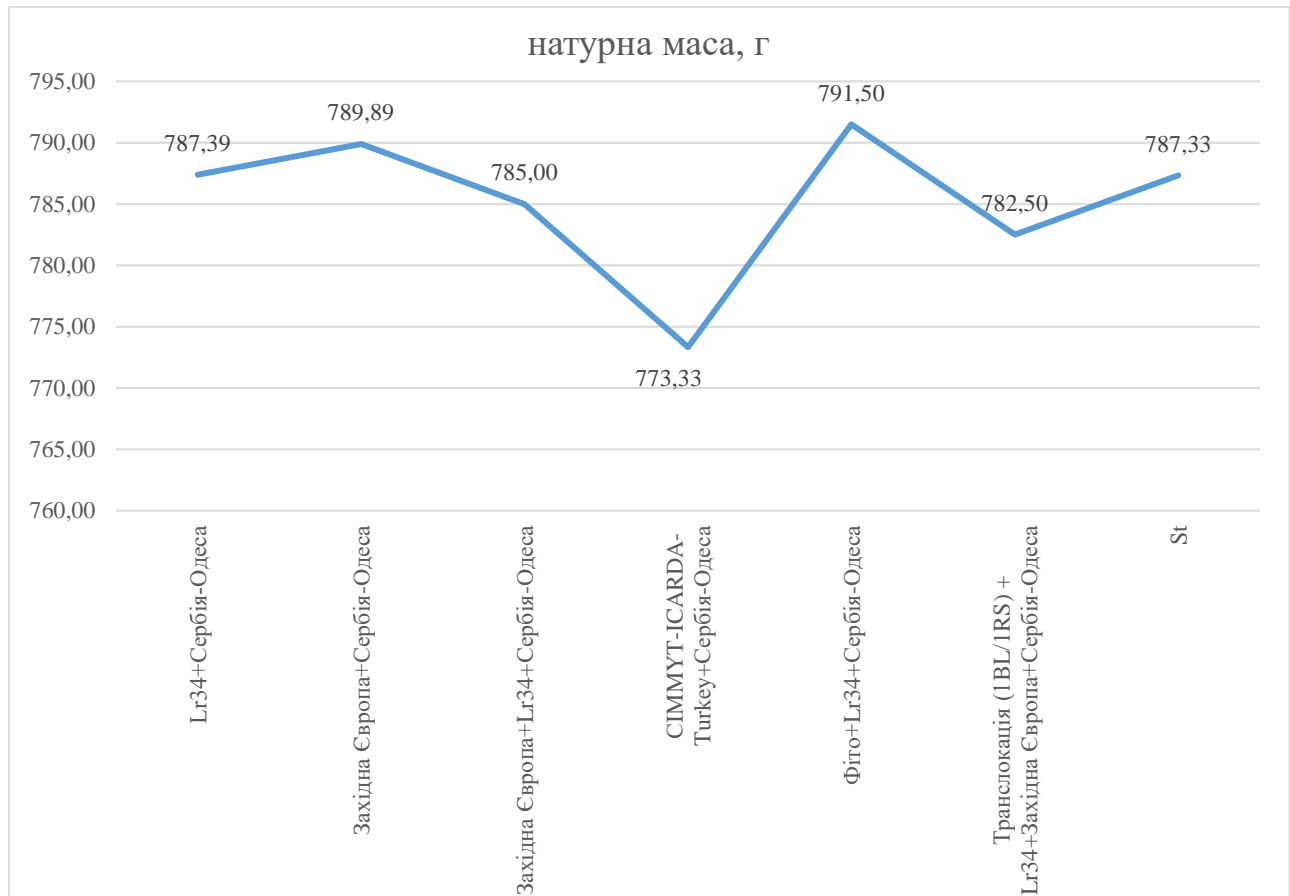


Рисунок 5.1.3 – Середні показники натурної маси в залежності від об'єднання генетичних систем різного походження

Найвищий показник маси 1000 насінин серед усіх груп мала група ліній із комбінацією генетичних систем «Фіто+Lr34+Сербія-Одеса» із середнім показником маси 41,45 г, із несуттєвим перевищенням середньозваженого стандарту лише на 0,22 г. Усі інші групи суттєво поступалися перед середньозваженим стандартом, окрім групи генотипів із комбінацією «Транслокація (1BL/1RS) + Lr34+Західна Європа + Сербія-Одеса» (39,98 г) з різницею в 1,25 г. Найменший показник маси 1000 насінин належав групам генотипів із комбінаціями генів «Західна Європа+Lr34+Сербія-Одеса» з масою

38,15 г та «CIMMYT-ICARDA- Turkey + Сербія-Одеса» з масою 38,23 г, які поступались середньозваженому стандарту на 3,08 г та 3,00 г відповідно (рис. 5.1.4).

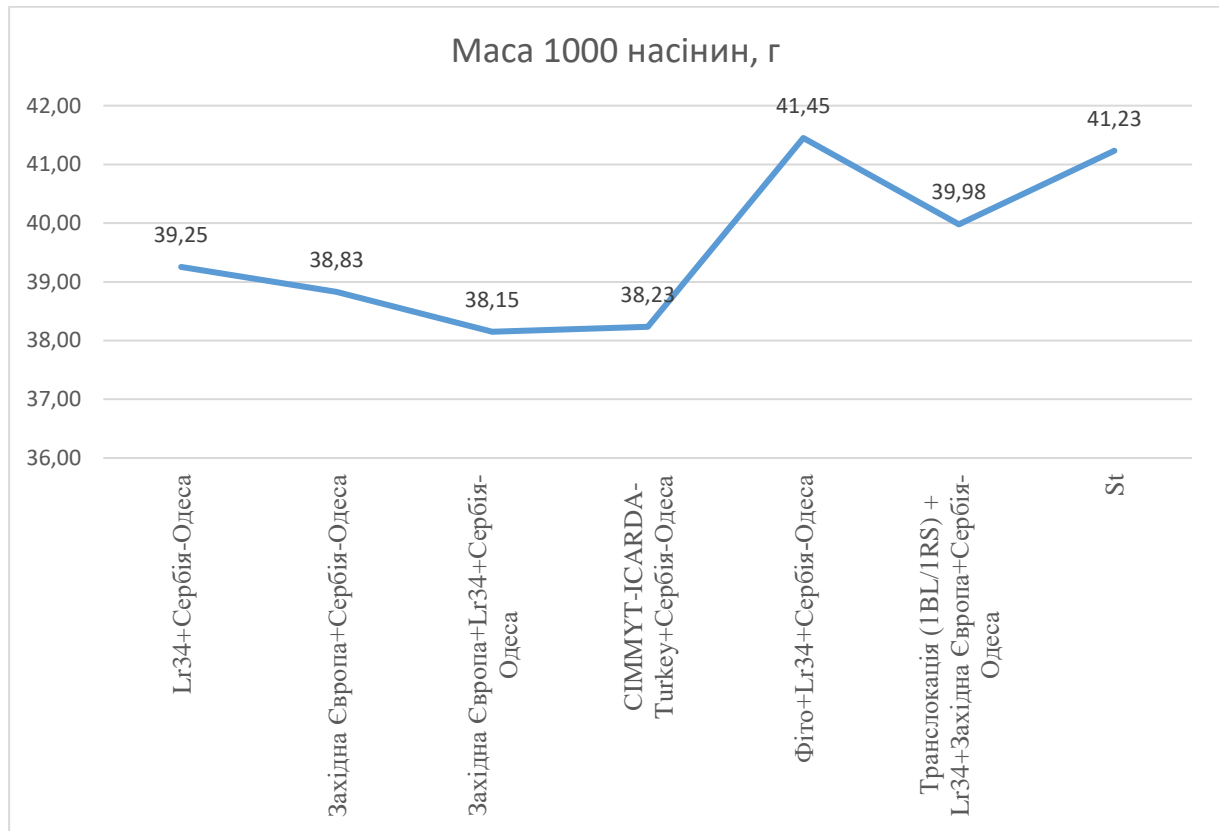


Рисунок 5.1.4 – Середні показники маси 1000 насінин в залежності від об'єднання генетичних систем різного походження

Оцінюючи матеріал стосовно рівня якості зерна (седиментація) селекційного матеріалу (рис. 5.1.5) було встановлено, що найвищий показник седиментації належить групі генотипів із поєднанням генетичних систем «Фіто + Lr34 + Сербія-Одеса», який, з невеликим перевищенням середньозваженого стандарту, на 1,17 мл, складав 68,50 мл. Наступною була група ліній із комбінацією генів «Lr34 + Сербія-Одеса» з рівнем седиментації 67,91 мл, що перевищувало середньозважений стандарт всього на 0,58 мл. Найнижчий рівень седиментації (62,00 мл) був виявлений у групі ліній із поєднанням генетичних систем «CIMMYT-ICARDA-Turkey + Сербія-Одеса», що поступалась середньозваженому стандарту на 5,33 мл.

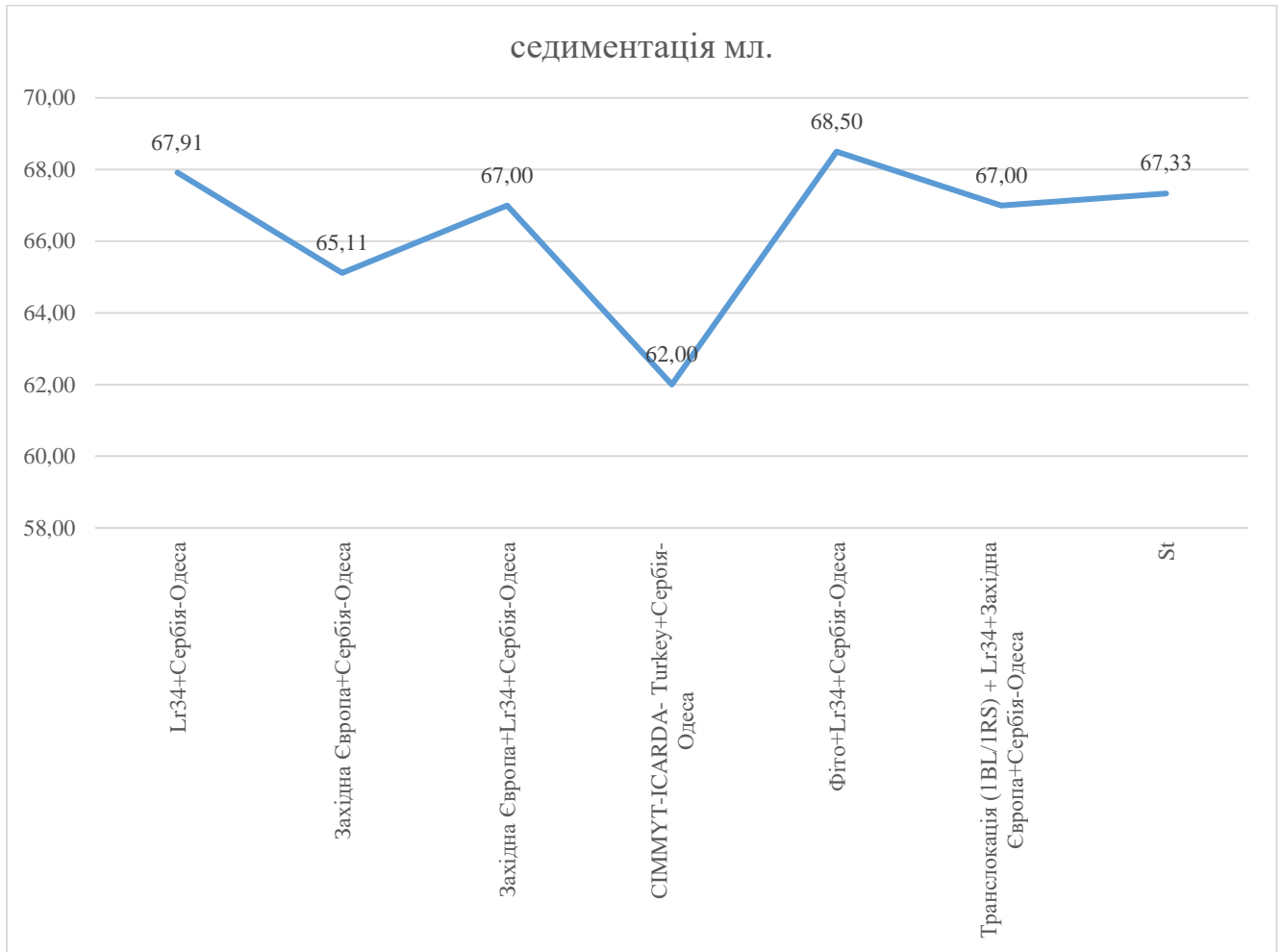


Рисунок 5.1.5 – Середні показники седиментації в залежності від об'єднання генетичних систем різного походження

Оцінивши матеріал за посівними властивостями такими як енергія проростання та схожість (табл. 5.1.6) було встановлено, що найвищий середній показник енергії проростання 91 % та схожості 95 % належить групі ліній «Західна Європа + Lr34 + Сербія-Одеса», які перевищували середньозважений стандарт на 4,83 % та 1,00 %. Слід зазначити, що більшість груп мали схожість, яка перевищувала 90 %, окрім груп «Фіто+Lr34+Сербія-Одеса» (87,75 %) та «Транслокація (1BL/1RS) + Lr34 + Західна Європа + Сербія-Одеса» (86,75 %), енергія проростання яких, також була на низькому рівні, менше ніж 80 %.

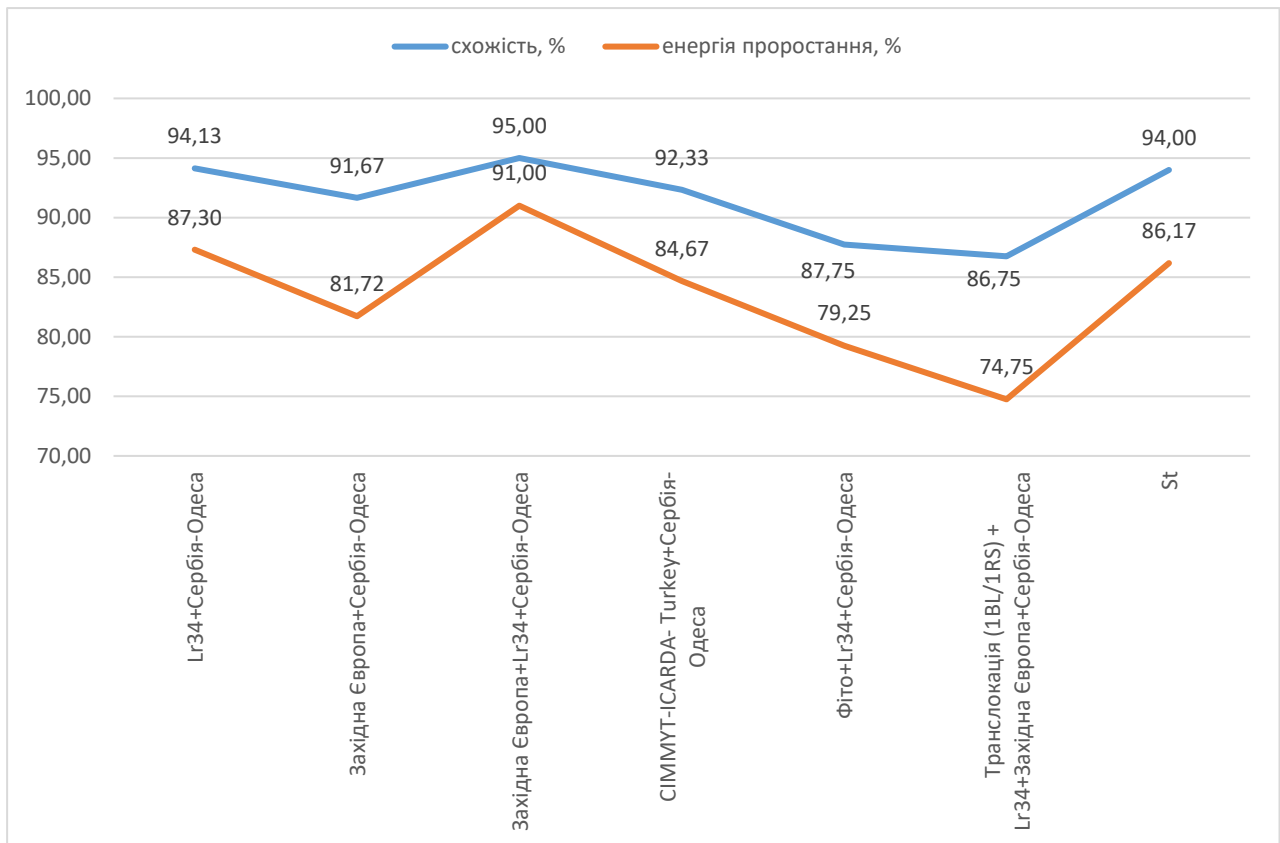


Рисунок 5.1.6 – Посівні властивості селекційних ліній кінцевого етапу селекції в залежності від об'єднання генетичних систем різного походження

В результаті досліджень було встановлено, що присутність у родоводі ліній, генів Західної Європи сприяла отриманню високих показників стійкості (7,17 бала), врожайності (4,17 т/га) та натурної маси (789,89 г). При цьому спостерігалось різке зниження показника седиментації.

Високу стійкість (6,75 бала) також забезпечувало поєднання генів Західної Європи, транслокації (1BL/1RS) та Lr34+. Їх присутність у генотипі не знижувало показник седиментації (67,00 мл) та масоу 1000насінин (39,98 г) у ліній пшениці м'якої озимої, але вплинуло на посівні властивості. Зниження відбулось, як показника енергії (74,75 %), так і схожості насіння. (86,75 %).

Група ліній із поєднанням генів Сербія-Одеса + Lr34 мала підвищений рівень показників врожайності (4,16 т/га), седиментації (67,91 мл), енергії проростання

(87,30 %) та схожості насіння (94,13 %), але при цьому різко знижувався показник вікової стійкості (5,04 балів) (рис. 5.1.1).

Група ліній із поєднанням ефективних генів стійкості «Західна Європа+Lr34+Сербія-Одеса» показала високий показник седиментації (67,00 мл), енергії проростання (91,00 %) та схожості (95,00 %) при суттєвому зниженні показників маси 1000 насінин (38,15 г), врожайності (3,91 т/га) та вікової стійкості (5,00 балів).

Об'єднання у генотипі ліній F₈ таких генів як «Фіто+Lr34+Сербія-Одеса» сприяло підвищенню показників маса 1000 насінин (41,45 г), натурної маси (791,50 г) та рівня врожайності (4,21 т/га) на фоні низьких показників ювенільної стійкості (3,75 бала), енергії проростання (79,25 %) та схожості насіння (87,75 %).

Малоефективним виявилось поєднання в одному генотипі генів походженням від представників CIMMYT-ICARDA- Turkey та Сербія-Одеса, оскільки у ліній цієї групи взагалі не спостерігалось певних змін у сторону суттєвого покращення основних господарсько-цінних ознак, та стійкості.

При перевірці гіпотези, щодо впливу об'єднання генів різного походження в одному генотипі (таб. 5.1.1) на основні сільськогосподарські показники та властивості, було встановлено що ця теорія вірна для показників вікової стійкості та посівних властивостей (енергія проростання та схожість насіння), але усі інші показники не відповідають цій теорії, згідно з критерієм Фішера. Отже, для отримання матеріалу з високими показниками вікової стійкості та посівних показників, можна керуватись даною гіпотезою.

Таблиця 5.1.1

Критерій достовірності для досліджуваних ознак (за Фішером)

Критерій Фішера, F	бура іржа (доросла рослина)	бура іржа (ювенільний період)	Маса 1000 насінин	Врожайність, ц/га	Седиментація	натурна маса, г	енергія проростання, %	схожість, %
F фактичне	6,73	1,75	0,99	0,35	1,10	1,68	2,49	3,44
F критичне	2,41							

Для встановлення взаємозв'язку між ознакою стійкості до бурої іржі та елементами продуктивності, показниками якості зерна і посівними властивостями насіння, було проведено кореляційний аналіз (Додаток Г), який показав, що в більшості випадків цей показник варіював від відсутності до слабкої позитивної та негативної кореляції (від -0,33 до +0,41), винятком була кореляційна залежність між стійкістю в ювенільний період та фазу дорослої рослини (+0,52), і між енергією проростання та схожістю насіння (+0,84), кореляційна залежність яких була середня та висока позитивна.

5.2. Удосконалення методичних підходів, щодо створення та ідентифікації селекційного матеріалу пшениці м'якої озимої із пірамідальною стійкістю до бурої іржі.

Питання, щодо поліпшення резистентності пшениці м'якої озимої до основних хвороб, зокрема до бурої іржі, завжди буде гострим і актуальним в процесі розвитку суспільства. Вагому роль у вирішенні цієї проблеми завжди відігравала селекція. І, на даному етапі розвитку, селекційна наука потребує розробки нових та удосконалення існуючих методичних підходів, залучення нової генетичної плазми та використання нових генетичних систем з метою створення кардинально нового селекційного матеріалу із пролонгованою (пірамідальною) стійкістю до зазначеної хвороби.

Результати багатьох досліджень показують, що при правильному доборі батьківських форм для гібридизації можливе вдале комбінування ознак стійкості до несприятливих умов біоценозу та основних важливих господарських ознак і властивостей [214 – 215].

При цьому важливою умовою є ідентифікація ефективних генетичних джерел стійкості. Виділяючи із генетичних колекцій та селекційного матеріалу такі зразки й залучаючи їх в гібридизацію з кращими місцевими сортами, можна збільшувати генетичну мінливість за показниками якості зерна в гібридних

популяціях і вести ефективний добір стійких генотипів з одночасним підвищенням якості зерна та продуктивності [216].

З метою підвищення ефективності роботи щодо комбінування (пірамідуювання) різних генетичних систем стійкості, в рамках проведених досліджень, було удосконалено елементи методології селекційного процесу при створенні генотипів із пролонгованою стійкістю до бурої іржі – розроблено спеціальну схему селекційного процесу (рис. 5.2.1)

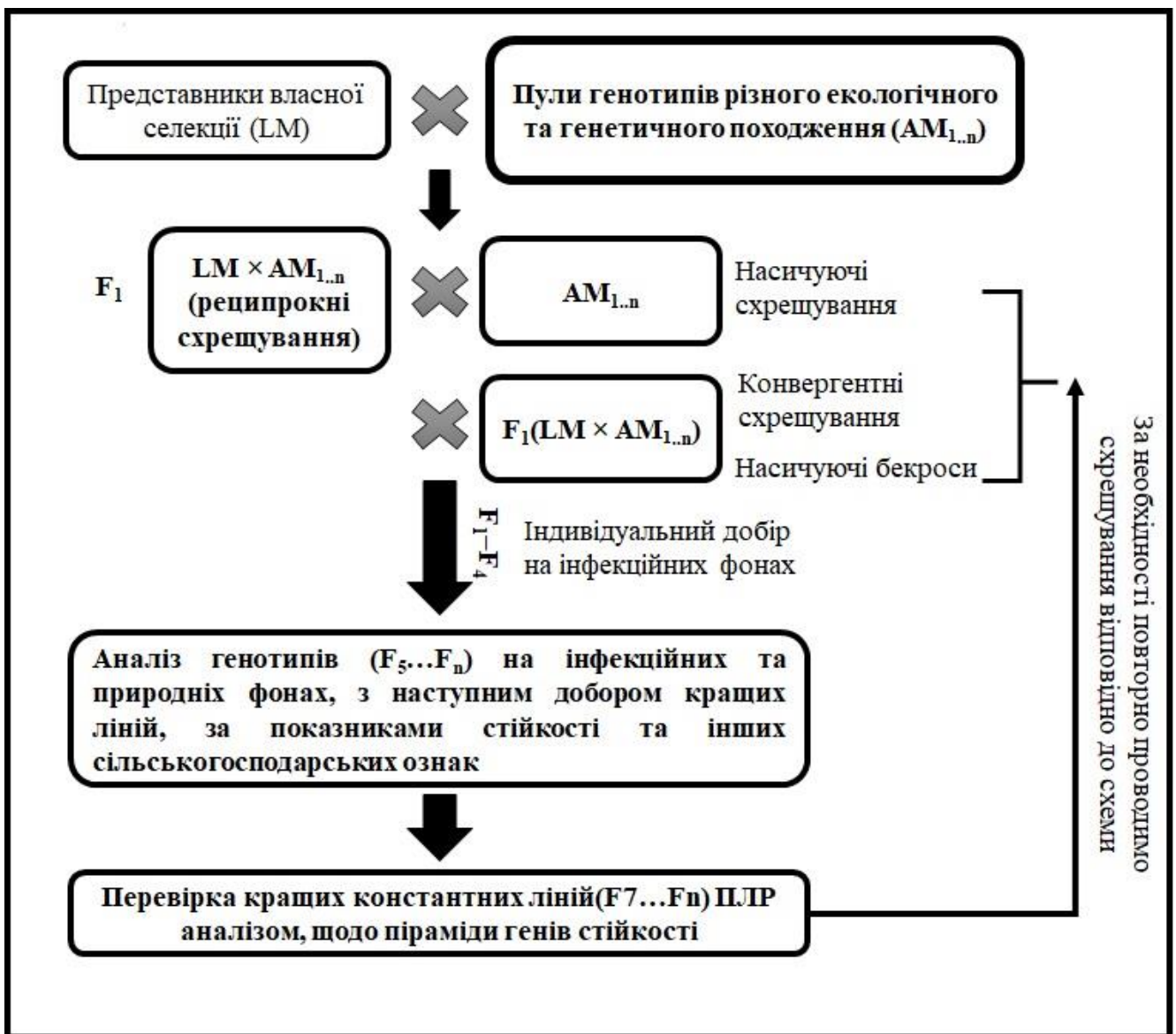


Рисунок – 5.2.1. Схема селекційного процесу для створення вихідного матеріалу з пірамідальною стійкістю до бурої іржі

Робота за даною схемою складається із декількох етапів методичних досліджень:

1. Першим етапом є створення колекції зразків пшениці м'якої озимої та групування їх за типом походження, це може бути географічне походження або генетичне (з відомими генами стійкості).
2. На наступному етапі здійснюється аналіз колекційного матеріалу за показниками стійкості до хвороб та комплексом сільськогосподарських ознак. За можливістю, додатково проводиться ПЛР аналіз, за результатами якого зразки колекції розподіляють в окремі групи в залежності від наявних генів стійкості.
3. Третім етапом у представленій схемі є гібридизація, заздалегідь відібраних ліній або сортів власної селекції (LM), які необхідно вдосконалити, з представниками кожної групи (AM). Отримані в результаті схрещування гібриди F1 насичують лініями тієї ж групи або іншої в залежності від показників або/та проводимо складні схрещування.
4. З другого та третього покоління у популяціях гібридів ведеться методичний добір стійких форм на штучних інфекційних фонах.
5. Починаючи з четвертого покоління, на рівні селекційного розсадника та у наступних генераціях лінії оцінюються на двох інфекційних фонах: штучному та природному, із постійним доббором ліній, які відповідають заданим параметрам.
6. На завершальному етапі селекційного процесу (конкурсне сортовипробування) за допомогою ПЛР аналізу здійснюється перевірка кращих константних ліній, стосовно наявності в їх генотипі піраміди генів стійкості.
7. За необхідності, отримані лінії додатково схрещують із генотипом певної групи, за вибором, та повторюють схему, доки не буде отримано бажаний результат.

За використання представленої схеми, в процесі досліджень, було створено ряд селекційних ліній із пірамідальною стійкістю до бурої іржі, наявність якої було перевірено методом ПЛР аналізу. Результати молекулярного аналізу, щодо ідентифікації Lr генів та встановлення наявності піраміди генів стійкості у ліній пшениці м'якої озимої наведені в таблиці 5.2.1.

За використання методу ПЛР аналізу було ідентифіковано дві групи пірамід генів: Lr22a+Lr23+Lr26+Lr32+Lr34+Lr46, яка присутня у генотипах ліній – E13022, E13122, E13222, E14422; та Lr22a+Lr23+Lr32+Lr34+Lr46 – Л21322, Л21422, Л21622, що забезпечувало наведеним лініям (таб. 5.2.1) високу вікову стійкість на рівні 8–9 балів, на штучно створеному жорсткому інфекційному фоні.

Встановлено, що лінії Ер. **13122** ((Мелодія × Les3114) × Годувальниця), Ер. **13022** ((Мелодія × Les3114) × Годувальниця), Ер. **13222** ((Armada × Наснага) × Житниця) та Ер. **14422** ((ЛЗ4805 × Перепілка) × Істина поєднують у своєму генотипі 6 ефективних Lr-генів: Lr22a+Lr23+Lr26+Lr32+Lr34+Lr46, а у ліній Лют. **21422** ((Заграва × Т153) × Заграва), Лют. **21322** ((Заграва × Т153) × Заграва), Лют.**21622** ((Аксиома × LCS News) × Аксиома) було ідентифіковано наявність комбінації із 5 відомих Lr-генів: Lr22a+Lr23+Lr32+Lr34+Lr46. Отриманий селекційний матеріал характеризується високим генетичним потенціалом стійкості до бурої іржі, і, за сприятливих погодних та агротехнічних умов, забезпечує оптимальний рівень якості (на рівні сильних пшениць) та кондиційних властивостей насіння згідно з ДСТУ 3768:2019 «Пшениця. Технічні умови».

По одинці ці гени не завжди забезпечують високу стійкість так в умовах Правобережного Лісостепу України, на природному інфекційному фоні, в залежності від року досліджень, майже ізогені лінії з генами Lr32, Lr34, Lr46 забезпечують стійкість від 6 до 8 балів. За високого інфекційного навантаження ген Lr22a забезпечує стійкість на рівні 6–7 балів та Lr23 знижує стійкість селекційного матеріалу до 6–5 балів. Генотипи із геном Lr26 характеризуються високою сприйнятливістю до бурої іржі із балом стійкості у межах від 3 до 5 [217].

Таблиця 5.2.1

Ідентифікація ефективних генів стійкості та їх груп у генотипах селекційних ліній відібраних в процесі роботи

Походження	Назва лінії	Бал стійкості до бурої іржі		Ген						
		доросла рослина	паростки	Lr22a	Lr23	Lr26	Lr32	Lr34	Lr46	Lr Amigo
Західна Європа+Сербія- Одеса	E13022 (Мелодія×Les3114)× Годувальниця	8	4	+	+	+	+	+	+	-
Західна Європа+Сербія- Одеса	E13122 (Мелодія×Les3114)× Годувальниця	8	6	+	+	+	+	+	+	-
Західна Європа+Сербія- Одеса	E13222 (Armada×Наснага)× Житниця	8	5	+	+	+	+	+	+	-
Транслокація (1BL/1RS) + Lr34+Західна Європа+Сербія-Одеса	E14422 (Л34805×Перепілка)Істина	8	5	+	+	+	+	+	+	-
Західна Європа+Сербія- Одеса	Л21322 (Заграва×Т153)Заграва	8	5	+	+	-	+	+	+	-
Західна Європа+Сербія- Одеса	Л21422 (Заграва×Т153)Заграва	9	4	+	+	-	+	+	+	-
Західна Європа+Сербія- Одеса	Л21622 (Аксіома×LCS News)× Аксіома	8	4	+	+	-	+	+	+	-
Індикатор сприйнятливості	Одеська напівкарликова	2	2	-	-	-	-	-	-	-

В умовах південного степу України прояв стійкості генів Lr23, Lr26, протягом 2013–2016 та 2018 років, коливались від середньосприйнятливих до середньо стійких (5–6 балів). Генотипи із генами стійкості Lr22а, Lr32, Lr34 були сприйнятливими в зазначені роки, у 2016 році забезпечували середній рівень стійкості (6 балів) [218].

Ген Lr34, окремо, забезпечує не повну стійкість [219] так само як і ген стійкості Lr46 забезпечують повільний розвиток хвороби (slow rusting) [220], так у комбінації з генами Lr13 та Lr16 [221], Lr34+Lr37 [222], комбінація генів Lr13, Lr34, Lr46, присутні в сорті Carberry [223] забезпечували високий рівень стійкості до бурої іржі.

Таким чином отримані лінії з комбінаціями генів Lr22а+Lr23+Lr26+Lr32+Lr34+Lr46 та Lr22а+Lr23+Lr32+Lr34+Lr46 повинні забезпечити їм високий рівень стійкості протягом тривалого часу.

5.3 Характеристика відібраних ліній в процесі селекційної роботи на створення селекційного матеріалу з пролонгованою стійкістю до бурої іржі

Проаналізувавши 57 ліній кінцевого етапу селекції за показниками стійкості у фазу дорослої рослини, ювенільний період розвитку та основними господарсько-цінними показниками, було відібрано 8 ліній (таб. 5.3.1) – **Л21422** ((*Заграва* × *T153*) × *Заграва*); **Е13222** (*Armada* × *Наснага*) × *Житниця*); **Л21322** ((*Заграва* × *T153*) × *Заграва*); **Л21622** ((*Аксиома* × *LCS News*) × *Аксиома*); **Е13522** ((*Щедрість од.* × *Жайвір*) × *135/16*); **Е13022** ((*Мелодія* × *Les3114*) × *Годувальниця*); **Е13122** ((*Мелодія* × *Les3114*) × *Годувальниця*); **Е14422** ((*Л34805* × *Перепілка*) × *Істина*), які характеризуються високим генетичним потенціалом стійкості до бурої іржі, і, за сприятливих погодних та агротехнічних умов, забезпечують оптимальний рівень якості (на рівні сильних пшениць) та кондиційних властивостей насіння у відповідності із ДСТУ 3768:2019 «Пшениця. Технічні умови». Нижче представлена коротка характеристика відібраних ліній.

Лінія **Л21422** (*Заграва* × *T153*) × *Заграва*) характеризується високим показником вікової стійкості, на рівні 9 балів, ювенільна стійкість якої була на рівні стандарту та складала 4 бали. Показник врожайності у сортовипробуванні знаходився на рівні 4,34 ц/га із перевищенням середньозваженого стандарту на 0,25 т/га, маса 1000 насінин складала 39,80 г, натура зерна була на рівні 770 г.

Лінія **Л21422** (*Заграва* × *T153*) × *Заграва*) характеризується високим показником вікової стійкості, на рівні 9 балів, ювенільна стійкість якої була на рівні стандарту та складала 4 бали. Показник врожайності у сортовипробуванні знаходився на рівні 4,34 ц/га із перевищенням середньозваженого стандарту на 0,25 т/га, маса 1000 насінин складала 39,80 г, натура зерна була на рівні 770 г.

Лінія **Е13222** (*Armada* × *Наснага*) × *Житниця*) характеризується високою віковою стійкістю на рівні 8 балів, що переважало середньозважений стандарт у сортовипробуванні на 3 бали. Вона виділяється ефективним поєднанням у своєму генотипі високого показника стійкості та основних господарсько-цінних ознак: врожайність – 4,34 т/га, показник седиментації 70 мл, маса 1000 насінин – 40,5 г, натура зерна – 804 г.

Селекційна лінія **Л21322** (*Заграва* × *T153*) × *Заграва*) характеризувалась високою віковою стійкістю на рівні 8 балів та була середньосприйнятливою в ювенільний період розвитку на 5 балів із перевищенням середньозваженого стандарту на 3 та 1 бал відповідно.

Лінія відзначалась відносно високою врожайністю – 4,33 т/га із перевищенням стандарту на 0,28 т/га, натурною масою на рівні стандарту – 788 г та показником седиментації 72,00 мл.

Лінія **Л21622** (*Аксиома* × *LCS News*) × *Аксиома*) – окрім високої вікової стійкості на рівні 8 балів, лінія показувала високу врожайність – 4,42 т/га із перевагою середньозваженого стандарту на 0,33 т/га.

Лінія **Е13022** (*Мелодія* × *Les3114*) × *Годувальниця*) маючи високий показник вікової стійкості – 8 балів, характеризувалась найвищим показником врожайності – 4,82 т/га та показником натурної маси 808 г по досліді, які перевищували середньозважений стандарт на 7,32 ц/га та 20,67 г відповідно.

Таблиця 5.3.1

Характеристика ліній озимої м'якої пшениці із пролонгованою стійкістю до бурої іржі, відібраних за період проведення досліджень (2021 – 2023рр.)

№ 2022р.	Походження	Оцінка стійкості до бурої іржі, бал				Маса 1000 насінин, г		Врожайність, т/га		Седиментація, мл		натурна маса, г	
		Доросла рослина	+/- до St	Парост ки	+/- до St	г	+/- до St	т/га	+/- до St	мл	+/- до St	г	+/- до St
40	E13022 (Мелодія×Les3114)× Годувальниця	8	+3,00	4	0,00	38,98	-2,25	4,82	+0,73	64,00	-3,33	808	+20,67
42	E13122 (Мелодія×Les3114)× Годувальниця	8	+3,00	6	+2,00	38,62	-2,61	4,59	+0,50	64,00	-3,33	796	+8,67
43	E13222 (Армада×Наснага)× Житниця	8	+3,00	5	+1,00	40,54	-0,69	4,37	+0,28	70,00	+2,67	804	+16,67
48	E14422 (ЛЗ4805×Перепілка)Істина	8	+3,00	5	1,00	40,06	-1,17	4,33	+0,24	60,00	-7,33	794	+6,67
58	Л21322 (Заграва×Т153)Заграва	8	+3,00	5	+1,00	38,68	-2,55	4,33	+0,24	72,00	+4,67	788	+0,67
59	Л21422 (Заграва×Т153)Заграва	9	+4,00	4	0,00	39,80	-1,43	4,34	+0,25	64,00	-3,33	770	-17,33
61	Л21622 (Аксіома×LCS News)× Аксіома	8	+3,00	4	0,00	38,66	-2,57	4,42	+0,33	66,00	-1,33	774	-13,33
середньо-зважена за стандартами		5,00		4,00		41,23		4,09		67,33		787,33	

Лінія **E13122** (*Мелодія* × *Les3114*)*Годувальниця*) – висока стійкість у фазу дорослої рослини – 8 балів, середня стійкість в ювенільний період розвитку – 6 балів. При вона лінія показувала високу врожайність та натурну масу на рівні 4,59 т/га та 796 г відповідно, що перевищувало середньозважений стандарт на 0,50 т/га та 8,67 г відповідно.

E14422 (*Л34805* × *Перепілка*)*Істина* відзначалася високим показником вікової стійкості (8 балів), врожайності (4,33 т/га) та натурної маси (794 г), які перевищували середньозважений стандарт на 3 бали, 0,24 ц/га та 6,67 г відповідно.

Висновки до розділу 5.

1. Встановлено, що найбільш ефективними поєднаннями генів для забезпечення високого рівня стійкості та основних господарсько-цінних ознак у ліній пшениці м'якої озимої можна виділити два типи комбінування генів – Західна Європа + Сербія-Одеса та Транслокація (1BL/1RS) + Lr34 + Західна Європа+Сербія-Одеса. Генотипи, які відносились до зазначених груп мали оптимальне поєднання стійкості та інших господарсько-цінних ознак.

2. Для підвищення ефективності селекційної роботи на створення генотипів пшениці м'якої озимої із пролонгованою стійкістю розроблено спеціальну схему селекційного процесу

3. В результаті досліджень були отримані лінії **Л21422**, **E13222**, **Л21322**, **Л21622**, **E13522**, **E13022**, **E13122**, **E14422**, які об'єднують у своєму генотипі дві піраміди Lr – генів (Lr22a + Lr23 + Lr26 + Lr32 + Lr34 + Lr46) та (Lr22a + Lr23 + Lr32 + Lr34 + Lr46), що забезпечує цим лініями високі показники вікової стійкості 8–9 балів та інші господарсько-цінні ознаки на рівні стандартів та вище. Комплекс, наведених властивостей робить ці лінії цінним селекційним матеріалом.

4. У родоводі виділених ліній присутній генетичний матеріал західноєвропейського походження, що говорить про ефективність залучення його до гібридизації при створенні стійких генотипів із комплексом цінних господарських ознак і властивостей.

Результати досліджень розділу 5 висвітлені у наукових працях:

Kirchuk Ye. I., Aliksieienko Ye. V., Holub Ye. A., Honcharuk N. A. Analysis of resistance to leaf rust and main economically valuable traits in winter bread wheat lines depending on combinations of genes of different origin. *Стан, проблеми та напрями селекції і насінництва пшениці в умовах сучасних викликів* : матеріали міжнародної наукової конференції присвяченої 120-річчю від дня народження академіка Федора Григоровича Кириченка (1904 – 1988), м. Одеса, Україна, 28 березня, 2024. С. 125–126.

Kirchuk Ye. I., Aliksieienko Ye. V., Holub Ye. A., Honcharuk N. A. Characterisation of bread winter wheat lines selected in the process of breeding by combining leaf rust resistance genes of different origin. *Стан, проблеми та напрями селекції і насінництва пшениці в умовах сучасних викликів* : матеріали міжнародної наукової конференції присвяченої 120-річчю від дня народження академіка Федора Григоровича Кириченка (1904 – 1988), м. Одеса, Україна, 28 березня, 2024. С. 127–128.

Галаєв О. В., Галаєва М. В., **Кірчук Є. І.,** Rahmatov M. Ідентифікація генів стійкості до бурої листкової іржі в лініях м'якої пшениці селекції СГІ-НЦНС. *Стан, проблеми та напрями селекції і насінництва пшениці в умовах сучасних викликів* : матеріали міжнародної наукової конференції присвяченої 120-річчю від дня народження академіка Федора Григоровича Кириченка (1904 – 1988), м. Одеса, Україна, 28 березня, 2024. С. 117–119.

ВИСНОВКИ

У дисертаційній роботі здійснено теоретичне обґрунтування селекції генотипів озимої м'якої пшениці із пірамідальною стійкістю до бурої іржі. Наукові завдання із пошуку і створення вихідного матеріалу, ідентифікації та вивчення генотипів, що мають пролонговану стійкість вирішено відповідно до етапів селекційного процесу, що забезпечило адаптацію теоретичної та практичної цінності результатів досліджень щодо створення вихідного матеріалу для селекції на пірамідальну стійкість до бурої іржі. На основі отриманих результатів зроблено наступні висновки:

1. Рівень стійкості сортів різного еколого-географічного походження у процесі онтогенезу має відмінності між середніми значеннями. Так, у фазу дорослої рослини цей показник суттєво вищий у порівнянні зі стійкістю на рівні проростків. Що може пояснюватись дією різних генів, які контролюють зазначену ознаку.

2. Серед зразків колекції різного еколого-географічного походження генетичний пул «Установи системи НААН» мав суттєві переваги за середнім показником стійкості (6,5 бала) та масовою часткою високостійких генотипів (50 %) у ювенільну фазу розвитку над іншими генетичними пулами, що були вивчені. Розмах мінливості за даною ознакою в межах групи сортів складав від 4 балів – мінімальне значення, до 9 балів – максимальне. Друге місце у графіку ранжування знаходився пул «Західна Європа» із середнім рівнем стійкості 5,2 бала та невисоким відсотком стійких зразків (20%).

3. У групі генотипів екологічного пулу «СГІ–НЦНС» попри невисокий середній рівень стійкості у ювенільну фазу розвитку рослин (4,6 бала) виділялися помірностійкі (7 балів), які в поєднанні з високими адаптивними властивостями можуть бути цінними донорами основних господарсько-цінних ознак.

4. Завдяки широкому розмаху варіювання за показниками стійкості до бурої іржі та продуктивності, серед сортів різного походження, у фазу дорослої рослини, є можливість виділити із кожної групи окремі зразки з оптимальним поєднанням

зазначених ознак, які можуть бути цінними джерелами для селекційної роботи зі створення сортів із пірамідальною стійкістю до бурої іржі.

5. На матеріалі рекомбінантних ліній пшениці м'якої озимої, завершальних етапів селекційного процесу (I та II конкурсних сортовипробувань) досліджено ефекти джерел (генетичних систем) різного походження на врожайність та стійкість до бурої іржі в процесі онтогенезу. Показано, що за середнім показником стійкості та врожайності, найбільш ефективними виявились генетичні системи «Lr34+», «Західна Європа» та «Транслокація (1BL/1RS) + Lr34+Західна Європа». Лінії, що відносились до генетичних систем «Сербія-Одеса» та «СІММУТ-ICARDA-Turkey» дещо поступалися за рівнем врожайності та стійкості до бурої іржі, але зважаючи на високий розмах варіації даних показників, у кожній із зазначених груп можна було виділити високостійкі генотипи з врожайністю на рівні стандарту і вище.

6. Дослідження закономірностей успадкування ознаки стійкості до бурої іржі при гібридизації батьківських компонентів з різними генетичними системами стійкості у гібридних популяцій F_2 , показало, що у представлених комбінаціях схрещувань спостерігався полігенний характер успадкування стійкості до бурої іржі, з різними типами взаємодії генів залежно від їх комбінації в окремій генетичній системі.

7. У комбінаціях схрещування Л18716 (S)×Перемога (MS), Л18716 (S) × Відповідь (MR) та Л22016 (S) × Щедрість (MR) спостерігалось розщеплення від стійких до середньостійких, середньосприйнятливих та сприйнятливих 3:1:3:9, 3:3:1:9, 3:3:1:9, що відповідає комплементарній взаємодії генів. Частина комбінацій – Л15914 (MR)×Ф.142 (S), Л15914 (MR) × 16918 (S) та Л15914 (MR)×Перемога (MS) показали епістатичну взаємодію генів із розщепленням від стійких до сприйнятливих, середньосприйнятливих та сприйнятливих у співвідношенні 13:3 та 12:3:1. У комбінаціях систем Дикі родичі + 1BL/1RS та Сербія-Одеса + Lr34 було одержано розщеплення 1:15, що відповідає некумулятивній полімерії.

8. Виявлено, що ступінь фенотипового домінування у популяціях F_2 коливався в досить широких межах від від'ємного домінування (Д-) до позитивного

наддомінування (НД+). Найбільш ефективними для отримання стійких генотипів є комбінування генетичних систем – (Сербія-Одеса+Lr34) + Фіто, (Aeg. CL)+Фіто, (Aeg. CL)+ (Сербія-Одеса+Lr34) та Сербія-Одеса+Фіто у яких успадкування відбувалось за схемою позитивного гетерозису (НД+) та (Сербія-Одеса+Lr34)+1AL/1RS і (Сербія-Одеса+Lr34)+ (Aeg. CL) де успадкування спостерігалось за схемою повного домінування (Д+). Комбінування інших генів і генетичних систем було також достатньо результативним та мало проміжний характер успадкування стійкості до бурої іржі.

9. В результаті аналізу трансгресивної мінливості ознаки стійкості до бурої іржі у популяціях F_2 , встановлено, що ефективним донором стійкості до бурої іржі, може бути лінія Л15914, яка несе у своєму генотипі гени стійкості від Ae. *Cylindrica* за використання якої, як материнського компонента, частота отримання позитивних трансгресій була найвищою (від 53,7% до 98,15%).

10. Досліджено ефект генетичної структури Lr34+ на стійкість до бурої іржі на лініях пшениці м'якої озимої від різних типів схрещування (прості, потрійні), у поколіннях гібридів. Встановлено, що у ліній де хоча б один з батьків мав генетичну конструкцію Lr34+ прослідковується чітка тенденція, щодо підвищення рівня стійкості у порівнянні із сортом-стандартом, не залежно від схеми схрещування. Ця закономірність спостерігалась, як у ранніх поколіннях гібридів (F_4), так і у більш пізніх генераціях (F_{12}). Суттєве підвищення показника стійкості спостерігалось у потрійних гібридах, при насиченні сортами західноєвропейської селекції, що обумовлено адитивною дією генів.

11. Рекомбінантні лінії F_{12} мали суттєву перевагу за показником стійкості до бурої іржі над генотипами F_4 та відрізнялися фенотиповою стабільністю за даною ознакою, що є результатом направленого добору. Серед дослідженого матеріалу виділено ряд ліній пшениці м'якої озимої: Л.17018, Л.18016, Л21919 та Л.16718, які стабільно, у процесі досліджень, показували високий рівень стійкості і є цінними генетичними джерелами даної ознаки для подальшої селекційної роботи на створення генотипів із пролонгованою стійкістю до бурої іржі.

12. Дослідження ефектів комбінування різних генетичних систем на основні господарсько-цінні ознаки у селекційному матеріалі завершального етапу селекції показало, що для забезпечення високого показника стійкості при оптимальному рівні, основних господарсько-цінних ознак у ліній пшениці м'якої озимої найбільш ефективними є такі комбінування генетичних систем: Західна Європа+Сербія-Одеса та Транслокація (1BL/1RS) + Lr34+Західна Європа+Сербія-Одеса.

13. Удосконалено елементи методології селекційного процесу озимої м'якої пшениці при створенні сортів із пірамідальною стійкістю до бурої іржі – розроблено спеціальну схему селекційного процесу, за використання якої отримано лінії, які об'єднують у своєму генотипі піраміди Lr-генів: **Ер. 13122**, **Ер. 13022**, **Ер. 13222**, **Ер. 14422** – Lr22a + Lr23 + Lr26 + Lr32 + Lr34 + Lr46 та **Лют. 21422**, **Лют. 21322**, **Лют.21622** – Lr22a + Lr23 + Lr32 + Lr34 + Lr46, та характеризуються високим показником вікової стійкості (8–9 балів) та інших господарсько-цінних ознак на рівні стандартів і вище. Комплекс наведених властивостей робить ці лінії цінним селекційним матеріалом для створення сортів із пірамідальною стійкістю до бурої іржі.

РЕКОМЕНДАЦІЇ ДЛЯ ПРАКТИЧНОЇ СЕЛЕКЦІЇ

1. Для підвищення ефективності селекційної роботи зі створення вихідного матеріалу та сортів із пірамідальною стійкістю до бурої іржі пропонується використовувати спеціально створену оригінальну схему селекційного процесу з обов'язковою перевіркою, на завершальних етапах селекції, за допомогою ПЛР-аналізу, наявності у генотипах ліній, відібраних за комплексом господарсько-цінних ознак, піраміди генів стійкості до бурої іржі.

2. Ефективними донорами високих показників стійкості до бурої іржі при гібридизації можуть слугувати сорти західноєвропейської селекції.

3. Створені селекційні лінії (в кількості 7 шт.) із пролонгованою стійкістю до бурої іржі та комплексом інших господарсько-цінних ознак, що несуть у своєму генотипі піраміди Lr-генів: **Ер. 13122, Ер. 13022, Ер. 13222, Ер. 14422** – Lr22a + Lr23 + Lr26 + Lr32 + Lr34 + Lr46 та **Лют. 21422, Лют. 21322, Лют. 21622** – Lr22a + Lr23 + Lr32 + Lr34 + Lr46 рекомендовано використовувати в селекційних установах України.

СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ЛІТЕРАТУРНИХ ДЖЕРЕЛ

1. Набок І.І. Кон'юнктура світових товарних ринків : навч. посібник. Київ : НАУ, 2018. 193 с.
2. Площі, валові збори та урожайність сільськогосподарських культур. URL: http://www.ukrstat.gov.ua/metaopus/2018/2_03_07_03_2018
3. Липчук В., Малаховський Д. Структурні зміни у зерновиробництві: регіональний аспект. Аграрна економіка. 2016. Т. 9. № 3–4. С. 53–60
4. Jackson, H. S. Aecial stage of the orange leaf rust of wheat, *Puccinia triticina* Erikss. *Journal of Agricultural Research*, 1921. Vol. 22. P. 151.
5. Бабаянц О.В., Бабаянц Л.Т. Основы селекции и методология оценок устойчивости пшеницы к возбудителям болезней / Селекционно-генетический институт – Национальный центр семеноведения и сортоизучения НААН. – О.: СГИ-НЦСС – Одесса: ВМВ, 2014. 401 с.
6. Сарханг Е.Г. Біологічні особливості, спеціалізація і поліморфізм вірулентності *Puccinia recondita* Rob. ex Desm. f. sp. tritici Erikss – збудника бурої листової іржі пшениці у східній частині Лісостепу України: автореф. дис. ... канд. біол. наук: спец. 06.01.11 «Фітопатологія», Київ, 2006. 19 с.
7. Ковалишина, Г. М. Селекція озимої пшениці у Миронівському інституті пшениці на стійкість до хвороб. *Вісник Українського товариства генетиків і селекціонерів*. 2010. Т. 8. № 2. С. 291–299.
8. Марковська, О. Є., Гречишкіна, Т. А. Шкодочинність *Puccinia recondita* Rob. ex desm. f. sp. tritici. на пшениці озимій в умовах Південного Степу України. *Сучасні технології та системи захисту рослин*: зб. матер. всеукр. наук.-практ. конф. Херсон. 2021. С. 16-19.
9. Zadoks, J. C. On the political economy of plant disease epidemics: capita selecta in historical epidemiology. Wageningen Academic Publishers, 2008. 213 p. doi.org/10.3920/978-90-8686-653-3.

10. Lehmann, E., Kummer, H., Dannenmann, H. Der Schwarzrost: seine Geschichte, seine Biologie und seine Bekämpfung in Verbindung mit der Berberitzenfrage. 1937. 584 p.
11. Nagarajan, S., L. M. Joshi. An historical account of wheat rust epidemics in India and their significance. *Cereal Rust Bulletin*. 1975. Vol. 3, no 2. P. 29-33
12. Howard, A., Howard. G. Wheat in India. Its production, varieties and improvement. *Zeitschrift für Induktive Abstammungs-und Vererbungslehre*. 1910. Vol. 4, no 1. P. 153-154.
13. Bhatti M. A. R., Ilyas, M. B. Wheat diseases in Pakistan. Problems and progress of wheat pathology in South Asia/edited by L. M. Joshi, D. V. Singh, K. D. Srivastava, 1986.
14. Byerlee, D., Moya, P. Impacts of international wheat breeding research in the developing world, 1966-1990. CIMMYT. 1993. 87 p.
15. Byerlee, D. Modern varieties, productivity, and sustainability: Recent experience and emerging challenges. *World Development*, 1996. Vol. 24. Is. 4. P. 697–718.
16. Joshi, L. M. Singh, D. V. Srivastavaeditors, K. D. Problems and progress of wheat pathology in South Asia. India, New Delhi: Malhotra Publishing House. 1986. 401 p.
17. Hanson, H., Borlaug, N. E., Anderson, R. G. Wheat in the Third World. Boulder, Colorado, U.S.A.: Westview Press, 1982. 174 p.
18. Dubin, H. J., and E. Torres. Causes and consequences of the 1976–77 wheat leaf rust epidemic in northwest Mexico. *Annual Review of Phytopathology*. 1981. Vol. 19. P. 41–49.
19. German, S., M. Kohli, M. Chaves, A. Barcellos, J. Nisi, J. Annone, R. Mardariaga. L. de Viedema. Breakdown of resistance of wheat cultivars and estimated losses caused by recent changes in the leaf rust population in South America. In: 11th International Cereal Rusts and Powdery Mildews Conference'. John Innes Centre, Norwich, England, UK. pp. A. 2004. Vol. 2. p. 21.

20. Rodríguez-García, M. F., Huerta-Espino, J., Villaseñor-Mir, H. E., Solís-Moya, E. Virulence of the wheat yellow rust in the main irrigated production areas of Mexico. *Agricultura técnica en México*, 2009. Vol. 35. no. 2. P. 179–187.
21. Sayre K. D., Singh R. P., Huerta-Espino, J., Rajaram, S. Genetic progress in reducing losses to leaf rust in CIMMYT-derived Mexican Spring wheat cultivars. *Crop science*, 1998. Vol. 38. no. 3. P. 654–659.
22. Agrios, G. N. *Plant Pathology*. San Diego, California, 1997. 635 p.
23. Cornelissen, B. J., & Schram, A. Transgenic approaches to control epidemic spread of diseases. In: *Mechanisms of Resistance to Plant Diseases* /Eds. A.J. Slusarenko, R.S.S. Fraser, L.C. Van Loon. Dordrecht, 2000. P. 575–599.
24. Thordal-Christensen, H., Gregersen, P. L., & Collinge, D. B. The barley/*Blumeria* (syn. *Erysiphe*) *graminis* interaction: a case study. In: *Mechanisms of Resistance to Plant Diseases* /Eds. A.J. Slusarenko, R.S.S. Fraser, L.C. Van Loon. Dordrecht, 2000. P. 77–100.
25. Eder, J., & Cosio, E. G. Elicitors of plant defence responses. *International review of cytology*. 1994. Vol. 148, P. 1–36.
26. Klement, Z. Hypersensitivity. In: Mount M. S. and Lacy G.H., Eds., *Phytopathogenic Prokaryotes*, Academic Press, New York, 1982. Vol. 2. 149–177 p.
27. Stakman E. C. Relation between *Puccinia graminis* and plants highly resistant to its attack. *Journal of Agricultural Research*. 1915. Vol. 4. P. 193–199.
28. Klement, Z., Goodman, R. N. The hypersensitive reaction to infection by bacterial plant pathogens. *Annual Review of Phytopathology*. 1967. Vol. 5. P. 17–44. <https://doi.org/10.1146/annurev.py.05.090167.000313>
29. Gilchrist, D.G. Programmed cell death in plant disease: the purpose and promise of cellular suicide. *Annual review of phytopathology*. 1998. Vol. 36. P. 393–414.
30. Ritter C., Dangl J. L. Interference between two specific pathogen recognition events mediated by distinct plant disease resistance genes. *The Plant Cell*. 1996. Vol. 8, no 2. P. 251–257.
- 31 Heath, M. C. Nonhost resistance and nonspecific plant defenses. *Current opinion in plant biology*. 2000. Vol. 3, Iss. 4. P. 315–319.

32. Atkinson, M. M., Baker, C. J. Alteration of plasmalemma sucrose transport in *Phaseolus vulgaris* by *Pseudomonas syringae* pv *syringae* and its association with K^+/H^+ exchange. *Phytopathol.* 1987. Vol. 77, no. 11. P. 1573–1578.

33. Levine, A. Pennell, R. I. Alvarez, M. E. Palmer, R. Lamb, C. Calcium-mediated apoptosis in a plant hypersensitive disease resistance response. *Current Biology.* 1996. Vol. 6. Iss. 4. P. 427–437. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0960-9822\(02\)00510-9](https://doi.org/10.1016/S0960-9822(02)00510-9)

34. Croft K. P. C., Voisey C. R., Slusarenko A. J. Mechanism of hypersensitive cell collapse: correlation of increased lipoxygenase activity with membrane damage in leaves of *Phaseolus vulgaris* (L) inoculated with an avirulent race of *Pseudomonas syringae* pv. *phaseolicola*. *Physiological and molecular plant pathology.* 1990. Vol. 36, Iss. 1. P. 49–62.

35. Herbers K., Meuwly P., Frommer W. B., Metraux J. P., Sonnewald U. Systemic acquired resistance mediated by the ectopic expression of invertase: possible hexose sensing in the secretory pathway. *The Plant Cell.* 1996. Vol. 8, Iss. 5. P. 793–803.

36. Brown, I., Mansfield, J., Irlam, I., Conrads-Strauch, J., & Bonas, U. Ultrastructure of interactions between *Xantomonas campestris* pv *vesicatoria* and pepper, including immunocytochemical localization of extracellular polysaccharides and the AvrBs3 protein. *Molecular Plant-Microbe Interactions.* 1993. Vol. 6, no. 3. P. 376–386. DOI: 10.1094/MPMI-6-376

37. Aist, J. R. Bushnell, W. R. Invasion of plants by powdery mildew fungi, and cellular mechanisms of resistance. In: *The Fungal Spore and Disease Initiation in Plants and Animals* /Eds. G.T. Cole, H.C. Hoch. N.Y. 1991. 321–343 p.

38. Von Röpenack, E., Parr, A., & Schulze-Lefert, P. Structural analyses and dynamics of soluble and cell wall-bound phenolics in a broad resistance to the powdery mildew fungus in barley. *Journal of Biological Chemistry.* 1998. Vol. 273, Iss. 15. P. 9013–9022.

39. Ishihara M., Hasegawa M., Taira T. Toyama, S. Isolation and antimicrobial activity of feruloyl oligosaccharide ester from pineapple stem residues. *Nippon Shokuhin Kagaku Kogaku Kaishi (Journal of the Japanese Society for Food Science and Technology).* 2000. Vol. 47, no. 1. P. 23–29

40. Broekaert, W. F. Terras F. R. G. Cammue B. P. A. Induced and preformed antimicrobial proteins. In: *Mechanisms of Resistance to Plant Diseases* /Eds. A.J. Slusarenko, R.S.S. Fraser, L.C. Van Loon. Dordrecht. 2000. 371–477 p.
41. Van Loon L. C., Pierpoint W. S., Boller T. H., Conejero V. Recommendations for naming plant pathogenesis-related proteins. *Plant Molecular Biology Reporter*. 1994. Vol. 12. P. 245–264.
42. Van Loon, L. C. Van Strien, E. A. The families of pathogenesis-related proteins, their activities, and comparative analysis of PR-1 type proteins. *Physiological and Molecular Plant Pathology*. 1999. Vol. 55, Iss. 2. P. 85–97.
43. Van Loon L. C., Van Kammen A. Polyacrylamide disc electrophoresis of the soluble leaf proteins from *Nicotiana tabacum* var. ‘Samsun’ and ‘Samsun NN’: II. Changes in protein constitution after infection with tobacco mosaic virus. *Virology*. 1970. Vol. 40, Iss. 2. P. 199–211.
44. Hammerschmidt R. Phytoalexins: what have we learned after 60 years? *Annual review of phytopathology*. 1999. Vol. 37. P. 285–306.
45. Mansfield, J. W. Antimicrobial compounds and resistance, the role of phytoalexins and phytoanticipins. In: *Mechanisms of Resistance to Plant Diseases* /Eds. A.J. Slusarenko, R.S.S. Fraser, L.C. Van Loon. Dordrecht, 2000. 325–370 p.
46. Goodwin, T. W. Mercer, E. I. *Introduction to Plant Biochemistry*. Pergamon, Oxford, UK, 1983. 677 p.
47. Lucas, J. A. *Plant Pathology and Plant Pathogens*. Oxford, UK, 1998. 274 p.
48. Tsuji, J. Jackson, E. P. Gage, D. A. Hammerschmidt, R. Somerville, S. C. Phytoalexin accumulation in *Arabidopsis thaliana* during the hypersensitive reaction to *Pseudomonas syringae* pv. *Syringae*. *Plant Physiology*. Vol. 98, Iss. 4. 1992 P. 1304–1309. <https://doi.org/10.1104/pp.98.4.1304>
49. Alfano J. R., Collmer A. Bacterial pathogenicity in plants: life up against the wall. *Plant Cell*. 1996. Vol. 8. P. 1683–1698.
50. Kjemtrup S., Nimchuk Z., Dangl J. Effector proteins of phytopathogenic bacteria: bifunctional signals in virulence and host recognition. *Current Opinion in Plant Biology*. 2000. Vol. 3. P. 73–78.

51. Jabs T. Reactive oxygen intermediates as mediators of programmed cell death in plants and animals. *Biochemical pharmacology*. 1999. Vol. 57, Iss. 3. P. 231–245.
52. Glazebrook, J. Rogers, E. E. Ausubel, F. M. Use of Arabidopsis for genetic dissection of plant defence responses. *Annual Review of Genetics*. 1997. Vol. 31. P. 547–569.
53. Durner, J. Shah, J. Klessig, D. F. Salicylic acid and disease resistance in plants. *Trends in Plant Science*. 1997. Vol. 2, Iss. 7. P. 266–274.
54. White R. F. Acetylsalicylic acid (aspirin) induces resistance to tobacco mosaic virus in tobacco. *Virology*. 1979. Vol. 99, Iss. 2. P. 410–412.
55. Ward E. R., Uknes S. J., Williams S. C., Dincher S. S., Wiederhold D. L., Alexander D. C., Ahl-Goy P., Metraux J. P., Ryals, J. A. Coordinate gene activity in response to agents that induce systemic acquired resistance. *The plant Cell*. 1991. Vol. 3, Iss. 10. P. 1085–1094.
56. Uknes S., Mauch-Mani B., Moyer M., Potter S., Williams S., Dincher S., Chandler D., Slusarenko A., Ward E., Ryals J. Acquired resistance in Arabidopsis. *The Plant Cell*. 1992. Vol. 4 Iss. 6. P. 645–656.
57. Malamy J., Carr J. P., Klessig D. F., Raskin I. Salicylic acid: a likely endogenous signal in the resistance response of tobacco to viral infection. *Science*. 1990. Vol. 250, no. 4983. P. 1002–1004.
58. Métraux, J. P., Signer, H., Ryals, J., Ward, E., Wyss-Benz, M., Gaudin, J., Raschdorf K., Schmid E., Blum W., Inverardi, B. Increase in salicylic acid at the onset of systemic acquired resistance in cucumber. *Science*. 1990. Vol. 250, no. 4983. P. 1004–1006.
59. Friedrich L., Vernooij B., Gaffney T., Morse A., Ryals J. Characterization of tobacco plants expressing a bacterial salicylate hydroxylase gene. *Plant molecular biology*. 1995. Vol. 29. P. 959–968.
60. Gaffney, T., Friedrich, L., Vernooij, B., Negrotto, D., Nye, G., Uknes, S., Ward E., Kessmann H., Ryals, J. Requirement of salicylic acid for the induction of systemic acquired resistance. *Science*. 1993. Vol. 261, no. 5122. P. 754–756.

61. Shulaev, V. Leon, J. Raskin, I. Is salicylic acid a translocated signal of systemic acquired-resistance in tobacco? *The Plant Cell*. 1995. Vol. 7, Iss. 10. P. 1691–1701.
62. Kumar, D. Klessig, D. F. Differential induction of tobacco MAP kinases by the defence signals nitric oxide, salicylic acid, ethylene, and jasmonic acid. *Molecular Plant-Microbe Interactions*. 2000. Vol. 13, no 3. P. 347–351.
63. Conrath, U. Silva, H. Klessig, D. F. Protein dephosphorylation mediates salicylic acid-induced expression of PR-1 genes in tobacco. *The Plant Journal*. 1997. Vol. 11, Iss. 4. P. 747-757. <https://doi.org/10.1046/j.1365-313X.1997.11040747.x>
64. Bowling, S. A. Clarke, J. D. Liu, Y. D. Klessig, D. F. Dong, X. The cpr5 mutant of Arabidopsis expresses both NPR1-dependent and NPR1-independent resistance. *Plant Cell*. 1997. Vol. 9, Iss. 9. P. 1573-1584.
65. Pieterse, C. M. J. Van Loon, L. C. Salicylic acid-independent plant defence pathways. *Trends in Plant Science*. 1999. Vol. 4, Iss. 2. P. 52-58.
66. Mehdy, M. C. Active oxygen species in plant defence against pathogens. *Plant Physiology*. 1994. Vol. 105, Iss. 2. P. 467–472. doi: 10.1104/pp.105.2.467.
67. Jabs T., Tschöpe M., Colling C., Hahlbrock K., Scheel D. Elicitor-stimulated ion fluxes and O₂ from the oxidative burst are essential components in triggering defence gene activation and phytoalexin synthesis in parsley. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 1997. Vol. 94, no 9. P. 4800–4805.
68. Vera-Estrella, R., Barkla, B. J., Higgins, V. J., Blumwald, E. Plant defense response to fungal pathogens (activation of host-plasma membrane H⁺-ATPase by elicitor-induced enzyme dephosphorylation). *Plant Physiology*. 1994. Vol. 104, Iss. 1. P. 209–215.
69. Bolwell G. P. Role of active oxygen species and NO in plant defence responses. *Current Opinion in Plant Biology*. 1999. Vol. 2, Iss. 4. P. 287-294. [https://doi.org/10.1016/S1369-5266\(99\)80051-X](https://doi.org/10.1016/S1369-5266(99)80051-X)
70. Grant J. J., Loake G. J. Role of Reactive Oxygen Intermediates and Cognate Redox Signaling in Disease Resistance. *Plant Physiology*. 2000. Vol. 124, Iss. 1. P. 21–30. <https://doi.org/10.1104/pp.124.1.21>

71. Mittler R., Lam E., Shulaev V., Cohen M. Signals controlling the expression of cytosolic ascorbate peroxidase during pathogen-induced programmed cell death in tobacco. *Plant Molecular Biology*. 1999. Vol. 39. P. 1025–1035. <https://doi.org/10.1023/A:1006110223774>
72. Vanacker H., Harbinson J., Ruisch J., Carver T. L. W., Foyer C. H. Antioxidant defences of the apoplast. *Protoplasma*. 1998. Vol. 205. P. 129-140.
73. Chamnongpol S., Willekens H., Langebartels C., Van Montagu M., Inzé D., Van Camp W. Transgenic tobacco with a reduced catalase activity develops necrotic lesions and induces pathogenesis-related expression under high light. *The Plant Journal*. 1996. Vol. 10, Iss. 3. P. 491-503. <https://doi.org/10.1046/j.1365-313X.1996.10030491.x>
74. Flor H. H. Inheritance of reaction to rust in flax. *Journal of Agricultural Research*. 1947. Vol. 74, no. 9-10. P. 241–262.
75. Janeway C., Medzhitov R. Innate immune recognition. *Annual Review of Immunology*. 2002. Vol. 20. P. 197–216.
76. Eisen, H. N. Specificity and degeneracy in antigen recognition: yin and yang in the immune system. *Annual Review of Immunology*. 2001. Vol. 19, no 1. P 1–21.
77. Zhang J., Zhou J. M. Plant immunity triggered by microbial molecular signatures. *Molecular Plant*. 2010. Vol. 3, no. 5. P. 783–793.
78. Grant S. R., Fisher E. J., Chang J. H., Mole B. M., Dangl J. L. Subterfuge and manipulation: type III effector proteins of phytopathogenic bacteria. *Annual Review of Microbiology*. 2006. Vol. 60. P. 425–449.
<https://doi.org/10.1146/annurev.micro.60.080805.142251>
79. Jones J. D., Dangl J. L. The plant immune system. *Nature*. 2006. Vol. 444. P. 323–329. <https://doi.org/10.1038/nature05286>
80. Staskawicz, B. J., Ausubel, F. M., Baker, B. J., Ellis, J. G., Jones, J. D. Molecular genetic of plant disease resistance. *Science*. 1995. Vol. 268, Iss. 5211. P. 661–667.
81. Вавилов Н.И. Иммуитет растений к инфекционным заболеваниям. Москва: Наука, 1986. 519 с.

82. Robatzek S., Saijo Y. Plant immunity from A to Z. *Genome Biology*. 2008. Vol. 9. P. 304.
83. Bednarek P. Chemical warfare or modulators of defense responses – the function of secondary metabolites in plant immunity. *Current Opinion in Plant Biology*. 2012. Vol. 15, Iss. 4. P. 407–414. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2012.03.002>
84. Janeway C. A. Autoimmune disease: immunotherapy by peptides? *Nature*. 1989. Vol. 341. P. 482–483.
85. Staal J., Dixelius C. Tracing the ancient origins of plant innate immunity. *Trends Plant Science*. 2007. Vol. 12, Iss. 8. P. 334–342.
86. Lotze M. T., Zeh H. J., Rubartelli A., Sparvero L. J., Amoscato A. A., Washburn N. R., Devera M. E., Liang X., Tör M., Billiar T. The grateful dead: damage-associated molecular pattern molecules and reduction/oxidation regulate immunity. *Immunological Reviews*. 2007. Vol. 220, Iss. 1. P. 60–81. <https://doi.org/10.1111/j.1600-065X.2007.00579.x>
87. Vance R. E., Isberg R. R., Portnoy D. A. Patterns of pathogenesis: discrimination of pathogenic and nonpathogenic microbes by the innate immune system. *Cell Host & Microbe*. 2009. Vol. 6. P. 10–21.
88. Yuan M., Ngou B. P. M., Ding P., Xin X. F. PTI-ETI crosstalk: an integrative view of plant immunity. *Current Opinion in Plant Biology*. 2021. Vol. 62. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2021.102030>.
89. Kurtz J., Armitage, S. A. Dissecting the dynamics of trans-generational immune priming. 2017. Vol. 26, Iss. 15. P. 3857-3859. <https://doi.org/10.1111/mec.14190>
90. Бабаянц О. В. Імунологічна характеристика рослинних ресурсів пшениці та обґрунтування генетичного захисту від збудників хвороб грибної етіології у Степу України : дис. ... д-ра біол. наук : 06.01.11. Одеса, 2011. 328 с.
91. R. A. McIntosh Y. Yamazaki, J. Dubcovsky, J. Rogers, C. Morris, D. J. Somers, R. Appels and K. M. Devos. Catalogue of Gene Symbols for Wheat [Pathogenic Disease / Pest Reaction]. 2010. URL: <https://www.shigen.nig.ac.jp/wheat/komugi/genes/download.jsp>.

92. Бабаянц Л. Т., Васильев А. А., Бабаянц О. В., Трасковецкая В. А. Расовый состав *Puccinia recondite* f. sp. *tritici* на юге Украины в 2000-2001 гг. и сортоустойчивость пшеницы. *Збірник наукових праць СГІ*. – Одеса. 2002. – Вип. 2, ч. 42. С. 140–147.

93. Бабаянц О. В., Васильев А. А., Залогина-Кыркелан М. А. Расовый состав *Puccinia recondite* Rob. ex Desm. f. sp. *tritici* на юге Украины в 2004-2007 гг. *Збірник наукових праць СГІ*. Одеса. 2008. Вип. 11, ч. 51. С. 94–101.

94. Gupta S. K., Charpe A., Koul S., Prabhu K. V., Haq Q. M. R. Development and validation of molecular markers linked to an *Aegilops umbellulata*-derived leaf-rust-resistance gene, Lr9, for marker-assisted selection in bread wheat. *Genome*. Vol. 48, no. 5. P. 823–830. <https://doi.org/10.1139/g05-051>

95. Литвиненко М. А., Алексеенко Є. В. Перспективи селекційного використання зразків пшениці західноєвропейського сорто типу–носіїв транслокації 1BL/1RS та локусу Lr34. *Збірник наукових праць Селекційно-генетичного інституту-Національного центру насіннезнавства та сортовивчення*. 2015. № 26. С. 21–32.

96. Ortelli S., Winzeler H., Winzeler M., Fried P.M. Nösberger J. Leaf Rust Resistance Gene Lr9 and Winter Wheat Yield Reduction: I. Yield and Yield Components. *Crop Science*. 1996. Vol. 36, Iss. 6 P. 1590-1595.

<https://doi.org/10.2135/cropsci1996.0011183X003600060030x>

97. Пантелеев В. К. Імунологічні основи створення стійких до *Puccinia recondita* Rob. et Desm. f. sp. *tritici* Eriks. сортів пшениці в Україні : Автореф. дис... д-ра біол. наук : 06.01.1. Київ, 2001. 427 с.

98. Prabhu K., Gupta S. K., Charpe A. Koul, S. SCAR marker tagged to the alien leaf rust resistance gene Lr1.9 uniquely marking the *Agropyron elongatum*-derived gene Lr24 in wheat: a revision. *Plant Breeding*. 2004. Vol. 123, Iss. 5. P. 417–420.

<https://doi.org/10.1111/j.1439-0523.2004.00971.x>

99. Gupta S.K., Charpe A., Prabhu K.V., Haque Q. M. R. Identification and validation of molecular markers linked to the leaf rust resistance gene Lr19 in wheat. *Theoretical and Applied Genetics*. 2006. Vol. 113. P. 1027–1036.

<https://doi.org/10.1007/s00122-006-0362-7>

100. Šliková, S., Gregorová, E., Bartoš, P., & Kraic, J. Marker-assisted selection for leaf rust resistance in wheat by transfer of gene Lr19. *Plant Protection Science*. 2003. Vol. 39, Iss. 1. P. 13–17.

101 Manniger K. Effective Resistance Genes as Sources of Resistance against Hungarian Wheat Rusts. *Czech Journal of Genetics and Plant Breeding*. 2002. Vol. 38, no 3/4 P. 153–154.

102 Mesterházy Á., Bartoš P., Goyeau H., Niks, R., Csösz M. European virulence survey for leaf rust in wheat. *Agronomie*. 2000. Vol. 20, no. 7. P. 793–804.

103. Zhang W. J., Lukaszewski A. J., Kolmer J., Soria A., Goyal S. Dubcovsky J. Molecular characterization of durum and common wheat recombinant lines carrying leaf rust resistance (Lr19) and yellow pigment (Y) genes from *Lophopyrum ponticum*. *Theoretical and Applied Genetics*. 2005. Vol. 111. P. 573-582.

104. Schachermayr G. M., Messmer M. M., Feuillet C., Winzeler H., Winzeler M., Keller B. Identification of molecular markers linked to the *Agropyron elongatum*-derived leaf rust resistance gene Lr24 in wheat. *Theoretical and Applied Genetics*. 1995. Vol. 90. P. 982–990 <https://doi.org/10.1007/BF00222911>

105. Gupta S. K., Charpe A., Koul S., Haque Q. M. R., Prabhu K. V. Development and Validation of SCAR Markers Co-Segregating with an *Agropyron Elongatum* Derived Leaf Rust Resistance Gene Lr24 in Wheat. *Euphytica*. 2006. Vol. 150 P. 233–240. <https://doi.org/10.1007/s10681-006-9113-8>

106. Bariana H., Forrest K., Qureshi N., Miah H., Hayden M., Bansal U. Adult plant stripe rust resistance gene Yr71 maps close to Lr24 in chromosome 3D of common wheat. *Molecular Breeding*. 2016. Vol. 36, no. 98. <https://doi.org/10.1007/s11032-016-0528-1>

107. Бабаянц Л. Т. Расовый состав бурой и стеблевой ржавчины пшеницы на юго-западе Украины : Сборник докладов Европейской и Средиземноморск. Конференции по ржавчине хлебных злаков. Прага, 1972. Т. 1. С. 23-25.

108. Rai A., Ahlawat A. K., Shukla R. B., Jain N., Kumar R. R., Mahendru-Singh A. Quality evaluation of near-isogenic line of the wheat variety HD2733 carrying the Lr24/Sr24 genomic region. *3 Biotech*. 2021. Vol. 11, no. 130.

<https://doi.org/10.1007/s13205-021-02679-x>

109. Yadav P. K., Tiwari S., Kushwah A., Tripathi M. K., Gupta N., Tomar R. S., Kandalkar V. S. Morpho-physiological characterization of bread wheat genotypes and their molecular validation for rust resistance genes Sr2, Sr31 and Lr24. *Proceedings of the Indian National Science Academy*. 2021. Vol. 87, no. 3. P. 534–545

<https://doi.org/10.1007/s43538-021-00049-y>

110. Kolmer J. A., Long D. L., Hughes M. E. Physiologic Specialization of *Puccinia triticina* on Wheat in the United States in 2003. *Plant Disease*. 2005. Vol. 89, no. 11. P. 1201-1296.

111. Kolmer J. A., Long D. L., Hughes M. E. Hughes Physiologic Specialization of *Puccinia triticina* on Wheat in the United States in 2003. *Plant Disease*. 2007. Vol. 91, no. 8. P. 979-984.

112. Park R. F., Bariana H. S., Wellings C. R., Wallwork H. Detection and occurrence of a new pathotype of *Puccinia triticina* with virulence for Lr24 in Australia. *Australian Journal of Agricultural Research*. 2002. Vol. 53, no 9. P. 1068-1076.

113. Singh A., Pallavi J.K., Gupta P., Prabhu K. V. Identification of microsatellite markers linked to leaf rust resistance gene Lr25 in wheat. *Journal of Applied Genetics*. 2012. Vol. 53. P. 19–25. <https://doi.org/10.1007/s13353-011-0070-0>

114. Wheat Rusts: An Atlas of Resistance Genes / R. A. McIntosh et al. Melbourne, Australia : CSIRO Publishing, 1995. 205 p.

115. Huerta-Espino J., Singh R. P., Reyna-Martinez J. First Detection of Virulence to Genes Lr9 and Lr25 Conferring Resistance to Leaf Rust of Wheat Caused by *Puccinia triticina* in Mexico. *Plant Disease*. 2008. Vol. 92, no. 2. P. 311–311

116. Obert D. E., Fritz A. K., Moran J. L., Singh S., Rudd J. C., Menz M. A. Identification and molecular tagging of a gene from PI 289824 conferring resistance to leaf rust (*Puccinia triticina*) in wheat. *Theoretical and Applied Genetics*. 2005. Vol. 110. P. 1439–1444. <https://doi.org/10.1007/s00122-005-1974-z>

117. Procunier J. D., Townley-Smith T. F., Fox S., Prashar S., Gray M., Kim W. K., Czarnecki E., Dyck P. L. PCR-based RAPD/DGGE markers linked to leaf rust resistance genes Lr29 and Lr25 in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Journal of Genetics & Breeding*. 1995. Vol. 49, no. 1. P. 87–91

118. Labuschagne M., Pretorius Z. Grobbelaar B. The influence of leaf rust resistance genes Lr29, Lr34, Lr35 and Lr37 on breadmaking quality in wheat. *Euphytica*. 2002. Vol. 124. P. 65–70. <https://doi.org/10.1023/A:1015683216948>

119. Kloppers F. J., Pretorius Z. A., van Lill D. Field evaluation of leaf rust severity, yield loss and quality characteristics in near-isogenic wheat lines with Lr29, Lr35 or Lr37, *South African Journal of Plant and Soil*. 1995. Vol. 12, Iss. 2. P. 55-58. <https://doi.org/10.1080/02571862.1995.10634337>

120. Seah S., Bariana H., Jahier J., Sivasithamparam K., Lagudah E. S. The introgressed segment carrying rust resistance genes Yr17, Lr37 and Sr38 in wheat can be assayed by a cloned disease resistance gene-like sequence. *Theoretical and Applied Genetics*. 2001. Vol. 102. P. 600–605. <https://doi.org/10.1007/s001220051686>

121. Prabhu KV, Gupta SK, Charpe A, Koul S. SCAR marker tagged to the alien leaf rust resistance gene Lr19 uniquely marking the *Agropyron elongatum*-derived gene Lr24 in wheat: a revision. *Plant Breeding*. 2004. Vol. 123, Iss. 5. P. 417–420. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0523.2004.00971.x>

122. Błaszczyk L., Chełkowski J., Korzun V., KraičJ., Ordon F., Ovesná J., Purnhauser L., Tar M., Vida G. Verification of STS markers or leaf rust resistance genes of wheat by seven European laboratories. *Cellular and Molecular Biology Letters*. 2004. Vol. 9. P. 805–817.

123. Mago R., Spielmeier W., Lawrence G., Lagudah E., Ellis J., Pryor A. Identification and mapping of molecular markers linked to rust resistance genes located on chromosome 1RS of rye using wheat-rye translocation lines. *Theoretical and Applied Genetics*. 2002. Vol. 104, no 8. P. 1317–1324. [https://doi.org/10.1007/s00122-002-0879-](https://doi.org/10.1007/s00122-002-0879-3)

124. Sun X., Bai G., Carver B. F., Bowden R. Molecular Mapping of Wheat Leaf Rust Resistance Gene Lr42. *Crop Science*. 2010. Vol. 50, Iss. 1. P. 59–66. <https://doi.org/10.2135/cropsci2009.01.0049>
125. Cox T. S., Raupp W. J., Gill B. S. Leaf rust resistance genes Lr41, Lr42 and Lr43 transferred from *Triticum tauschii* to common wheat. *Crop science*. 1994. Vol. 34, Iss. 2. P. 339–343. <https://doi.org/10.2135/cropsci1994.0011183X003400020005x>
126. Hussein T., Bowden R. L., Gill B. S., Cox T. S. Chromosomal location of leaf rust resistance gene Lr43 from *Aegilops tauschii* in common wheat. *Crop science*. 1997. Vol. 37, Iss. 6. P. 1764–1766. <https://doi.org/10.2135/cropsci1997.0011183X003700060016x>
127. Cox T. S., Sears R. G., Gill B. S., Jellen E. N. Registration of KS91WGRC11, KS92WGRC15, KS92WGRC23 leaf rust-resistant hard red winter wheat germplasms. *Crop science*. 1994. Vol. 34, no. 2. P. 546–547.
128. Martin J. N., Carver B. F., Hunger R. M., Cox T. S. Contributions of leaf rust resistance and awns to agronomic and grain quality performance in winter wheat. *Crop science*. 2003. Vol. 43, Iss. 5. P. 1712–1717. <https://doi.org/10.2135/cropsci2003.1712>
129. Kolmer J. A. Virulence of *Puccinia triticina*, the wheat leaf rust fungus, in the United States in 2017. *Plant disease*. 2019. Vol. 103, no. 8. P. 2113–2120. <https://doi.org/10.1094/PDIS-09-18-1638-SR>
130. Kolmer J. A., Fajolu O. L. Wheat leaf rust in the United States in 2020. *Wheat Newsletter*. 2021. Vol. 67. P. 78–87.
131. Kolmer, J. A., Fajolu, O. L. Wheat leaf rust in the United States in 2019. *Wheat Newsletter*. 2020. Vol. 66. P. 89–91.
- 132 Kolmer J. A. Virulence of *Puccinia triticina*, the wheat leaf rust fungus, in the United States in 2017. *Plant Disease*. 2019. Vol. 103. P. 2113–2120.
133. Kolmer J. A., Fajolu O. L. Wheat leaf rust in the United States in 2020. *Wheat Newsl*. 2021. Vol. 67. P. 78–87.
134. Kolmer J. A., Fajolu, O. L. Wheat leaf rust in the United States in 2019. *Wheat Newsl*. 2020. Vol. 66. P. 89–91.

135 Wu, J., Gao J., Bi W., Zhao J., Yu X., Li Z., Liu D., Liu B., and Wang X. Genome-Wide Expression Profiling of Genes Associated with the Lr47-Mediated Wheat Resistance to Leaf Rust (*Puccinia triticina*). *International Journal of Molecular Sciences*. 2019. Vol. 20, no. 18: 4498. <https://doi.org/10.3390/ijms20184498>

136. Brevis J. C., Chicaiza O., Khan I. A., Jackson L., Morris C. F., Dubcovsky J. Agronomic and Quality Evaluation of Common Wheat Near-Isogenic Lines Carrying the Leaf Rust Resistance Gene Lr47. *Crop Science*. 2008. Vol. 48, Iss. 4. P. 1441–1451. <https://doi.org/10.2135/cropsci2007.09.0537>

137. Rabinovich, S. V. Importance of wheat-rye translocations for breeding modern cultivar of *Triticum aestivum* L. *Euphytica*. 1998. Vol. 100. P. 323–340.

138. Власенко В.А., Колючий В.Т., Борсук Г.Ю., Животков Л.О. Селекційно-генетична характеристика миронівських сортів озимої пшениці. *Вісник аграрної науки. Спецвипуск: Стан і перспективи селекції*. 2000. № 12. С. 27–28.

139. Бабаянц О. В., Бабаянц Л. Т. Основы селекции и методология оценок устойчивости пшеницы к возбудителям болезней. Одесса: НААН, Селекционно-генетический институт – Национальный центр семеноведения и сортоизучения, 2014. 401 с.

140. Литвиненко М. А., Топал М. М. Ефекти транслокації 1AL/1RS на стійкість до бурої та стеблової іржі в умовах Півдня України. *ScienceRise*. 2015 № 1. С. 94-100.

141. Лісова, Г. М., & Собко, Т. О. Особливості прояву стійкості носіїв транслокацій 1AL/1RS до дії збудника бурої іржі пшениці в умовах Правобережного Лісостепу України. *Фактори експериментальної еволюції організмів*. 2017. Т. 21. С. 160-163.

142. Villareal R. L., del Toro E., Rajaram S., Mujeeb-Kazi A. The effect of chromosome 1AL/1RS translocation on agronomic performance of 85 F₂-derived F₆ lines from three *Triticum aestivum* L. crosses. *Euphytica*. 1996. Vol. 89. P. 363–369. <https://doi.org/10.1007/BF00022294>

143. Топал М. М., Голуб Є. А., Соломонов Р. В. Адаптивні властивості пшенично-житньої транслокації 1AL/1RS у ліній F₅ пшениці м'якої озимої в

екстремальних умовах 2012 року. *Гончарівські читання*: Зб. тез Міжнар. наук.-практ. конф., присвяченої 84-річчю з дня народження доктора сільськогосподарських наук, професора Гончарова Миколи Дем'яновича. Сумський нац. аграр. ун-т. Суми, 2013. С. 102—104.

144. Rabinovich S. V. Importance of wheat-rye translocations for breeding modern cultivars of *Triticum aestivum* L. *Euphytica*. 1998. Vol. 100. P. 323–340.

145. Литвиненко М. А., Алексеєнко Є. В. Перспективи селекційного використання зразків пшениці західноєвропейського сорто типу–носіїв транслокації 1BL/1RS та локусу Lr34. *Збірник наукових праць Селекційно-генетичного інституту-Національного центру насіннєзнавства та сортовивчення*. 2015. № 26. С. 21-32.

146. Ren T. H., Yang Z. J., Yan, B. J. Zhang H. Q., Fu S. L., Ren Z. L. Development and characterization of a new 1BL.1RS translocation line with resistance to stripe rust and powdery mildew of wheat. *Euphytica*. 2009. Vol. 169 P. 207–213. <https://doi.org/10.1007/s10681-009-9924-5>

147. Villareal R. L., del Toro E., Mujeeb-Kazi A., Rajaram S. The 1BL/1RS chromosome translocation effect on yield characteristics in a *Triticum aestivum* L. cross. *Plant Breeding*. 1995. Vol 114, Iss. 6. P. 497-500. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0523.1995.tb00843.x>

148. Dhaliwal A. S., MacRitchie F. Contributions of protein fractions to dough handling properties of wheat-rye translocation cultivars. *Journal of Cereal Science*. 1990. Vol. 12, Iss. 2. P. 113-122. [https://doi.org/10.1016/S0733-5210\(09\)80093-3](https://doi.org/10.1016/S0733-5210(09)80093-3).

149. Каталог сортів СГІ–НЦНС (1 ч.). / за ред. _ Одеса, 2014. 55 с.

150. Голуб Є. А. Особливості селекції екстрасильних за якістю зерна генотипів озимої м'якої пшениці: автореф. дис. ... канд. с. – г. наук : 06.01.05. Одеса, 2012. – 20 с.

151. McIntosh R. A., Yamazaki Y., Devos K. M., et al. Catalogue of gene symbols for wheat. In: Pogna N. E., Romano M., Pogna A., Galterio G., editors. Proceedings of the 10th International Wheat Genetics Symposium; Sep 1-6 2003p./ Istituto Sperimentale per la Cerealicoltura; Paestum, Italy.

152. Nelson J. C., Singh R. P., Autrique J. E., Sorrells M. E. Mapping genes conferring and suppressing leaf rust resistance in wheat. *Crop science*. 1997. Vol. 37, Iss. 6. P. 1928–1935. <https://doi.org/10.2135/cropsci1997.0011183X003700060043x>

153. Lagudah E. S., McFadden H., Singh R. P., Huerta-Espino J., Bariana H. S., Spielmeier W. Molecular characterization of the Lr34/Yr18 slow rusting gene region in wheat. *Theoretical and Applied Genetics*. 2006. Vol. 114. P. 21–30.

154. Singh R. P. Genetic association of gene Bdv1 for tolerance to barley yellow dwarf virus with genes Lr34 and Yr18 for adult plant resistance to rusts in bread wheat *Plant Disease*. 1993. Vol. 77, no. 11. P. 1103 –1106.

155. German S. E., Kolmer J. A. Effect of gene Lr34 in the enhancement of resistance to leaf rust of wheat. *Theoretical and Applied Genetics*. 1992 Vol. 84. P. 97–105. <https://doi.org/10.1007/BF00223987>

156. Rubiales D., R.E Niks. Characterization of Lr34, a major gene conferring nonhypersensitive resistance to wheat leaf rust. *Plant disease*. 1995. Vol. 79, no. 12. P. 1208-1212. doi: 10.1094/PD-79-1208

157. Singh R. P. Association between Gene Lr34 for Leaf Rust Resistance and Leaf Tip Necrosis in Wheat. *Crop Science*. 1992. Vol. 32, Iss. 4. P. 874–878. <https://doi.org/10.2135/cropsci1992.0011183X003200040008x>

158. Галаєв, О. В. Ефективність різних генів стійкості до бурої іржі та їхніх комбінацій у міжлінійних гібридів пшениці ярої (*Triticum aestivum* L.) в умовах Півдня України. *Збірник наукових праць Селекційно-генетичного інституту-Національного центру насіннезнавства та сортовивчення*. 2016. № 28. С. 109–122.

159 Карелов А. В., Пирко Я. В., Козуб Н. А., Созинов И. А., Пирко Н. Н., Литвиненко Н. А., Лыфенко С. Ф., Колючий В. Т., Блюм Я. Б., Созинов А. А. Идентификация аллельного состояния гена устойчивости к бурой ржавчине Lr34 у сортов озимой мягкой пшеницы украинской селекции. *Цитология и генетика*. 2011. Т. 45, № 5. С. 3–10.

160. Dholakia, B.B., Rajwade, A.V., Hosmani, P., Khan R. R., Chavan S., Reddy D. M. R., Lagu M. D., Bansal U. K., Saini R. G., Gupta V. S. Molecular mapping of leaf

rust resistance gene Lr15 in hexaploid wheat. *Molecular Breeding*. 2013. Vol. 31. P. 743–747. <https://doi.org/10.1007/s11032-012-9813-9>

161. Kumar, S., Bhardwaj, S.C., Gangwar, O.P., Sharma A., Qureshi N., Kumaran V. V., Khan H., Prasad P., Miah H., Singh G. P., Sharma K., Verma H., Forrest K. L., Trethowan R. M., Bariana H. S., Bansal U. K. Lr80: A new and widely effective source of leaf rust resistance of wheat for enhancing diversity of resistance among modern cultivars. *Theoretical and Applied Genetics*. 2021. Vol. 134. P. 849–858. <https://doi.org/10.1007/s00122-020-03735-5>

162. Моргун В. В., Топчій Т. В. Значення стійких сортів озимої пшениці, вивчення джерел і донорів стійкості до шкідників та основних збудників хвороб. *Физиология растений и генетика*. 2018. Т. 50, № 3. С. 218-240.

163. Селекція, насінництво і технології вирощування зернових колосових культур у Лісостепу України /За ред. В.Т. Колючого, В.А. Власенка, Г.Ю. Борсука. – К.: Аграрна наука, 2007. 800 с.

164. Лісовий М., Лісова Г. Сполучена еволюція рослини-господаря і патогена—дослідження і практичне втілення. *Захист і карантин рослин*. 2017. Вип. 63. С. 104–118.

165. Ковалишина, Г. М., & Дмитренко, Ю. М. Джерела стійкості проти збудника бурої іржі та їх використання у процесі створення сортів пшениці м'якої. *Plant varieties studying and protection*. 2017. Вип. 13, № 4. С. 379–386.

166. Козуб Н. О., Созінов І. О., Колючий В. Т., Власенко В. А., Собко Т. О., Созінов О. О. Ідентифікація 1AL/1RS транслокації у сортів м'якої пшениці української селекції. *Цитология и генетика*. 2005. Т. 39, № 4. С. 20–24.

167. Chaves M. S., Silva G. B. P. D., Caierão E., Federizzi L. C., Martinelli J. A. A century of wheat breeding in Brazil: the origin and inheritance of the Lr34 locus in wheat varieties released from 1922 to 2016. *Crop Breeding and Applied Biotechnology*. 2020. Vol. 20. P. 1–11. <https://doi.org/10.1590/1984-70332020v20n2a23>

168. Raj K. J., Sanghamitra N. Gene pyramiding-A broad spectrum technique for developing durable stress resistance in crops. *Biotechnology and Molecular Biology Reviews*. 2010. Vol. 5, Iss. 3. P. 51–60.

169. Krattinger S. G., Lagudah E. S., Spielmeier W., Singh R. P., Huerta-Espino J., McFadden H., Bossolini E., Selter L. L., Keller B. A putative ABC transporter confers durable resistance to multiple fungal pathogens in wheat. *Science*. 2009. Vol. 323, Iss. 5919. P. 1360–1363. <https://doi.org/10.1126/science.1166453>

170. Rinaldo A., Gilbert B., Boni R., Krattinger S. G., Singh D., Park R. F., Lagudah E., Ayliffe M. The Lr34 adult plant rust resistance gene provides seedling resistance in durum wheat without senescence. *Plant biotechnology journal*. 2017. Vol. 15, Iss. 7. P. 894–905. <https://doi.org/10.1111/pbi.12684>

171. Schnippenkoetter W., Lo C., Liu G., Dibley K., Chan W. L., White J., Milne R., Zwart A., Kwong E., Keller B., Godwin I., Krattinger S. G., Lagudah E. The wheat Lr34 multipathogen resistance gene confers resistance to anthracnose and rust in sorghum. *Plant Biotechnology Journal*. 2017. Vol. 15, Iss. 11. P. 1387–1396.

<https://doi.org/10.1111/pbi.12723>

172. Boni R., Chauhan H., Hensel G., Roulin A., Sucher J., Kumlehn J., Brunner S., Krattinger S. G., Keller B. Pathogen-inducible Ta-Lr34res expression in heterologous barley confers disease resistance without negative pleiotropic effects. *Plant Biotechnology Journal*. 2018. Vol. 16, Iss. 1. P. 245–253. <https://doi.org/10.1111/pbi.12765>

173. Krattinger S. G., Sucher J., Selter L. L., Chauhan H., Zhou B., Tang M., Upadhyaya N. M., Mieulet D., Guiderdoni E., Weidenbach D., Schaffrath U., Lagudah E. S., Keller B. The wheat durable, multipathogen resistance gene Lr34 confers partial blast resistance in rice. *Plant Biotechnology Journal*. 2016. Vol. 14, Iss. 5. P. 1261–1268. <https://doi.org/10.1111/pbi.12491>

174. McCallum B. D., Humphreys D. G., Somers D. J., Dakouri A., Cloutier S. Allelic variation for the rust resistance gene Lr34/Yr18 in Canadian wheat cultivars. *Euphytica*. 2012. Vol. 183 P. 261–274. <https://doi.org/10.1007/s10681-011-0519-6>

175. Rajaram S., Singh R. P., Torres E. Current CIMMYT approaches in breeding wheat for rust resistance. *Breeding Strategies for Resistance to the Rusts of Wheat*. 1988. P. 101–108.

176. Kolmer J. A. Genetics of resistance to wheat leaf rust. *Annual Review of Phytopathology*. 1996. Vol. 34 P. 435–455. <https://doi.org/10.1146/annurev.phyto.34.1.435>

177. McCallum B. D., Hiebert C. W., Cloutier S., Bakkeren G., Rosa S. B., Humphreys D. G., Marais G. F., Curt McCartney C. A., Panwar V., Rampitsch C., Saville B. J., Wang X. A review of wheat leaf rust research and the development of resistant cultivars in Canada. *Canadian Journal of Plant Pathology*. 2016. Vol. 38, Iss. 1 P. 1–18. <https://doi.org/10.1080/07060661.2016.1145598>

178. Herrera-Foessel S. A., Singh R. P., Huerta-Espino J., Rosewarne G. M., Sambasivam K. P., Viccars L., Calvo-Salazar V., Lan C., Lagudah E. S. Lr68: A new gene conferring slow rusting resistance to leaf rust in wheat. *Theoretical and Applied Genetics*. 2012. Vol. 124 P. 1475–1486. <https://doi.org/10.1007/s00122-012-1802-1>

179. Christopher C. M. Pyramiding for Resistance Durability: Theory and Practice. *Phytopathology*. 2018. Vol. 108, no 7. P. 792–802. <https://doi.org/10.1094/PHYTO-12-17-0426-RVW>

180. Chhuneja P., Vikal Y., Kaur S., Singh R., Juneja S., Bains N. S., Berry O., Sharma A., Gupta S. K., Charpe A., Prabhu K. V., Dhaliwal H. S. Marker-assisted pyramiding of leaf rust resistance genes Lr24 and Lr28 in wheat (*Triticum aestivum*). *Indian Journal of Agricultural Sciences*. 2011. Vol. 81, no. 3. P. 214–218.

181 Sharma A., Srivastava P., Mavi G.S., Kaur, S., Kaur J., Bala R., Singh, T. P., Sohu V. S., Chhuneja P., Bains N. S., Singh G. P. Resurrection of Wheat Cultivar PBW343 Using Marker-Assisted Gene Pyramiding for Rust Resistance. *Frontiers in Plant Science*. 2021. Vol. 12. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.570408>

182. Singh M., Mallick N., Chand S. Kumari P., Sharma J. B., Sivasamy M., Jayaprakash P., Prabhu K. V., Jha S. K., Vinod K. Marker-assisted pyramiding of Thinopyrum-derived leaf rust resistance genes Lr19 and Lr24 in bread wheat variety HD2733. *Journal of Genetics*. 2017. Vol. 96. P. 951–957. <https://doi.org/10.1007/s12041-017-0859-7>

183. Bhawar K. B., Vinod, Sharma J. B., Singh A. K., Sivasamy M., Singh M., Prabhu K. V., Tomar S. M. S., Sharma T. R., Singh, B. Molecular marker assisted

pyramiding of leaf rust resistance genes Lr19 and Lr28 in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) variety HD2687. *Indian Journal of Genetics and Plant Breeding*. 2011. Vol. 71, no. 04. P. 304–311.

184. Zhang B., Chi D., Hiebert C., Fetch T., McCallum B., Xue A., Cao We., Depauw R., Fedak G. Pyramiding stem rust resistance genes to race TTKSK (Ug99) in wheat. *Canadian Journal of Plant Pathology*. 2019. Vol. 41, Iss. 3. P. 443–449. <https://doi.org/10.1080/07060661.2019.1596983>

185. Kaur S., Kaur J., Mavi G. S., Dhillon G. S., Sharma A., Singh R., Devi U., Chhuneja P. Pyramiding of High Grain Weight with Stripe Rust and Leaf Rust Resistance in Elite Indian Wheat Cultivar Using a Combination of Marker Assisted and Phenotypic Selection. *Frontiers in genetics*. 2020. Vol. 11. <https://doi.org/10.3389/fgene.2020.593426>

186. Revathi P., Tomar S. M. S., Singh N. K. Marker assisted gene pyramiding of leaf rust resistance genes Lr24, Lr28 along with stripe rust resistance gene Yr15 in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Indian Journal of Genetics and Plant Breeding*. 2010. Vol. 70, no. 04. P. 349–354.

187. Pietrusińska A., Czembor J. H., Czembor P. C. Pyramiding two Genes for Leaf Rust and Powdery Mildew Resistance in Common Wheat. *Cereal Research Communications*. 2011. Vol. 39, Iss. 4. P. 577–588. <https://doi.org/10.1556/CRC.39.2011.4.13>

188. Каталог сортів та гібридів Селекційно-генетичного інституту Національного центру насіннезнавства та сортовивчення / друк. за ріш. Вченої ради інституту, протокол №4 від 09.04.2021 р. Одеса, 2021. 181 с.

189. Літун П.П., Кириченко В.В., Петренко В.П., Коломацька В.П. Системний аналіз в селекції польових культур: навчальний посібник. Харків, 2009. 354 с.

190. Бабаянц О.В., Бабаянц Л.Т. Основы селекции и метеорология оценок устойчивости пшеницы к возбудителям болезней. Селекционно-генетический институт – Национальный центр семеноведения и сортоизучения. Одесса ВМВ, 2014. с. 114–118.

191. Бабаянц О. В. Імунологічна характеристика рослинних ресурсів пшениці та обґрунтування генетичного захисту від збудників хвороб грибної етіології у Степу України : дис. ... д-ра біол. наук : 06.01.11. Одеса, 2011. 328 с.
192. Бабаянц Л. Т., Мештергази А., Вехтер Ф., Неклеса Н., Дубинина Л. Методы селекции и оценки устойчивости пшеницы и ячменя к болезням в странах-членах СЭВ. Прага, 1988. 321 с.
193. Кірчук Є. І., Алексєєнко Є. В. Генетичні джерела стійкості пшениці м'якої озимої до бурої іржі та їх цінність в ювенільний період розвитку. *Зернові культури*. 2022. Т. 6. № 2. С. 30–34. DOI: 10.31867/2523-4544/0228.
194. Peterson R. F., Campbell A. B., Hannah A. E. A diagrammatic scale for estimating rust intensity of leaves and stems of cereals. *Canadian Journal of Research*. 1948. Vol. 26, no 5. P. 496–500. <https://doi.org/10.1139/cjr48c-033>
195. Griffing B. Analysis of quantitative gene action by constant parent regression and related techniques. *Genetics*, 1950. Vol. 35. P. 303–321.
196. Насіння сільськогосподарських культур. Методи визначення якості: ДСТУ 4138:2002. - К.: Держспоживстандарт України, 2003.
197. Дудяк І. Д. Технологія зберігання і переробки продукції рослинництва. Миколаївський національний аграрний університет. 2015. Т 38. С. 18–20.
198. Пшениця. Технічні умови: ДСТУ 3768:2019 - (чинний від 14 травня 2019 року). - К.: Держспоживстандарт України, 2019.
199. Лісовий М.П. Історичні етапи розвитку досліджень генетики стійкості рослин щодо збудників хвороб. Міжвідомчий тематичний науковий збірник. Київ, 2001. Вип. 47.С.3–25.
200. Бабаянц Л.Т. Устойчивость сортов пшеницы к бурой листовой ржавчине и мучнистой росе в условиях юго-запада Украины и Молдавии. Научно-технический бюллетень ВСГИ. Одесса, 1976. Вып.29. С.53-57.
201. Jackson, H. S., Mains, J, E. B. Aecial stage of the orange leaf rust of wheat *Puccinia triticina* Erikss. *Agric. Res.*1921. № 22. P. 151.
202. Марков, І. Л. Волога проти пшениці: хвороби в умовах зрошення. Агросектор. 2008. № 2 (27). С. 24–25.

203. Моцний І. І. Успадкування стійкості до хвороб та морфологічних ознак у гібридів м'якої пшениці з інтрогресивними лініями. І. І. Моцний, О. М. Благодарова. Збірник наукових праць СГІ–НЦНС, Одеса, 2004. – Вип. 6 (46). С. 179–193.

204. Ковалишина Г. М. Результати досліджень у селекції озимої пшениці на імунітет до хвороб. Г. М. Ковалишина. Збірник наукових праць СГІ–НЦНС, Одеса, 2003. – Вип. 4 (44). С. 68–76.

205. Созінов О.О. Лісова Г. М. Маркери ознаки стійкості проти збудника бурої іржі і шляхи використання їх у селекції. *Захист і карантин рослин*. 1999. № 45. С. 124–127.

206. Бурденюк-Тарасевич Л.А., Лозінський М.В. Зернова продуктивність ліній пшениці м'якої озимої отриманих від схрещування батьківських форм різного еколого-географічного походження. *Агробіологія. Збірник наукових праць*. 2014. № 1 С. 11–16.

207. Моргун В. В., Гаврилюк М. М., Оксьом В. П., Моргун Б. В., Починок В. М. Впровадження у виробництво нових, стійких до стресових факторів, високопродуктивних сортів озимої пшениці, створених на основі використання хромосомної інженерії та маркер-допоміжної селекції. *Наука та інновація*. 2014. Т. 10. № 5. С. 40–48.

208. Моргун В.В., Топчий Т.В. Пошук нових джерел стійкості пшениці озимої до основних збудників грибних хвороб. *Физиология растений и генетика*. 2016. Т. 48, № 5. С. 393–400.

209. Karelov A. V., Pirko Ya. V., Kozub N. A., Sozinov I. A., Pirko N. N., Litvinenko N. A., Lyfenko S. F., Koliuchii V. T., Blume Ya. B., Sozinov A. A. Identification of the allelic state of the Lr34 leaf rust resistance gene in soft winter wheat cultivars developed in Ukraine. *Cytology and Genetics*. 2011. Vol. 45, no. 5. P. 271–276. DOI: 10.3103/S0095452711050069

210. 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

Valensiaa'. *Plant Varieties Studying and Protection*. 2018. Vol. 14, no. 1. P. 5–13. DOI: <https://doi.org/10.21498/2518-1017.14.1.2018.126483>

211. Хоменко Л. О., Сандецька Н. В. Джерела комплексної стійкості пшениці озимої (*Triticum aestivum* L.) у селекції на адаптивність. *Plant Varieties Studying and Protection*. 2018. Vol. 14, no. 3. P. 270–276. DOI: <https://doi.org/10.21498/2518-1017.14.3.2018.145289>

212. Орлюк А. П., Базалій Г. Г., Біляєва І. М. Особливості успадкування до фітопатогенів гібридами озимої пшениці при зрошені. Зрошуване землеробство: міжвід. темат. науковий збірник. Херсон: Айлант, 2007. С. 134–139.

213. Базалій Г., Усик Л., Жупина А., Лавриненко Ю. Успадкування стійкості до фітопатогенів гібридами пшениці м'якої озимої в умовах зрошення півдня України. *Аграрні інновації*. 2020. № 2. С. 5–11.

214. Жупина А. Ю., Базалій Г. Г., Усик Л. О., Марченко Т. Ю., Сучкова В. М., Міщенко С. В., Лавриненко Ю. О., Inheritance of ear grain mass by winter wheat hybrids of different ecological and genetic origin under irrigation conditions. *Аграрні інновації*. 2022. № 14. С. 152–160. DOI: 10.32848/agrar.innov.2022.14.22

215. Lozinskyi M., Samoilyk M. Features of inheritance of grains number of the main ear of soft winter wheat during hybridization of forest-steppe, steppe and western European ecotypes. *Agrobiology*. 2023. №2 78–87. DOI: 10.33245/2310-9270-2023-183-2-78-87

216. Афанасьєва О., Голосна Л., Лісова Г., Кривенко А., Соломонов Р. Використання в селекції на імунітет ефективних джерел стійкості пшениці озимої. *Вісник аграрної науки Причорномор'я*. 2023. Т. 27, № 4. С. 52–59.

217. Лісова Г. Ефективність відомих генів стійкості пшениці *Triticum aestivum* L. до збудника бурої іржі пшениці *Puccinia triticina* Eriks. у 2019-2020 рр. *Наукові записки НаУКМА*. 2023. Т. 6. С. 17 – 26. DOI: 10.18523/2617-4529.2023.6.17-26.

218. Babayants O., Babayants L., Gorash A., Vasilev A., Traskovetskaya V., Galaev A. Physiologic specialization of *Puccinia triticina* Erikss. and effectiveness of Lr-

genes in the south of Ukraine during 2013–2014. *Chilean journal of agricultural research*. 2015. Vol 75, no. 4. P 443–450.

219. Herrera-Foessel S. A., Singh R. P., Huerta-Espino J., Rosewarne G. M., Sambasivam K. P., Viccars L., Calvo-Salazar V., Lan C., Lagudah E. S. Lr68: A new gene conferring slow rusting resistance to leaf rust in wheat. *Theoretical and Applied Genetics*. 2012. Vol. 124. P. 1475–1486.

220. Singh R. P., Mujeeb-Kazi A., Huerta-Espino J. Lr46: a gene conferring slow-rusting resistance to leaf rust in wheat. *Phytopathology*. 1998. Vol. 88, no. 9. P. 890–894.

221. Kolmer J. A. Genetics of resistance to wheat leaf rust. *Annual Review of Phytopathology*. 1996. Vol. 34 P. 435–455.

222. Kloppers F. J., Pretorius Z. A. Effects of combinations amongst genes Lr13, Lr34 and Lr37 on components of resistance in wheat to leaf rust. *Plant Pathology*. 1997. Vol. 46, no 5. P. 737–750.

223. Bokore F. E., Knox R. E., Hiebert C. W., Cuthbert R. D., DePauw R. M., Meyer B., N'Diaye A., Pozniak C. J., McCallum B. D. A combination of leaf rust resistance genes, including Lr34 and Lr46, is the key to the durable resistance of the Canadian wheat cultivar, Carberry. *Frontiers in Plant Science*. 2022. Vol. 12. P. 1–20.

ДОДАТКИ

Додаток А

СПИСОК ОПУБЛІКОВАНИХ ПРАЦЬ ЗА ТЕМОЮ ДИСЕРТАЦІЇ

Статті у наукових фахових виданнях України

1. **Кірчук Є.І.**, Алексеєнко Є.В. Генетичні джерела стійкості пшениці м'якої озимої до бурої іржі, та їх цінність в ювенільний період розвитку. Зернові культури. 2022. Т. 6. № 2. С. 30–34. DOI: <https://doi.org/10.31867/2523-4544/0228>

2. **Кірчук Є.І.**, Алексеєнко Є.В. Селекційна цінність донорів стійкості пшениці м'якої озимої до бурої іржі в умовах півдня України. Аграрні інновації. 2022, № 15. С. 78–82. DOI: <https://doi.org/10.32848/agrар.innov.2022.15.12>

3. **Кірчук Є.І.**, Алексеєнко Є.В. Дослідження ефективності генетичних систем стійкості, різного походження до бурої іржі в процесі селекції пшениці м'якої озимої. Аграрні інновації. 2023, № 18. С. 178–182. DOI: <https://doi.org/10.32848/agrар.innov.2023.18.24>

4. **Kirchuk Ye. I.**, Aliksieienko Ye. V., Holub Ye. A., Honcharuk N. O. Inheritance of resistance to leaf rust by combining different genetic control systems for the trait. *Ukrainian Journal of Natural Sciences*. 2024, № 7. P. 113–120. DOI: <https://doi.org/10.32782/naturaljournal.7.2024.12>

Наукові праці, які засвідчують апробацію матеріалів дисертації

5. Алексеєнко Є. В., **Кірчук Є. І.** Цінність деяких донорів стійкості до бурої іржі для селекції пшениці м'якої озимої в умовах півдня України. *Новітні агротехнології* : матеріали міжнародної науково-практичної конференції Київ, 31 серпня, 2022. С. 14–15.

6. **Кірчук Є. І.**, Алексеєнко Є. В., Васильєв А. А., Бабаянц О. В., Гончарук Н.О. Порівняльна характеристика селекційного матеріалу від різних генетичних систем стійкості до бурої іржі в умова степової зони України. *Селекція агрокультур*

в умовах змін клімату: напрями та пріоритети : міжнародна науково-практична online-конференція. Київ, 30 вересня. 2022. С. 72–75.

7. **Кірчук Є. І.**, Алексеєнко Є. В., Гончарук Н. О. Ефективність різних еколого-географічних систем стійкості пшениці м'якої озимої до бурої іржі в процесі їх об'єднання в умовах півдня України. *Селекція, генетика, та біотехнологія сільськогосподарських рослин: досягнення інновації та перспективи* : міжнародна наукова інтернет-конференція, м. Одеса , СГП – НЦНС, 26 жовтня 2022. С. 123–125.

8. **Kirchuk Ye. I.**, Aliksieienko Ye. V. Efficiency of different genetic systems of resistance to leaf rust in the steppe zone of Ukraine. *Cereal Breeding – Challenges and Opportunities for Global Improvement* : Eucarpia Cereals Section Conference, Szeged, Hungary, 15–20.05.2023. P. 80.

9. **Кірчук Є. І.**, Алексеєнко Є. В., Голуб Є. А. Генетичний аналіз стійкості до бурої іржі у популяціях F2 озимої м'якої пшениці залежності від комбінування різних генетичних систем контролю ознаки. *The impact of the war on the development of Ukraine's agricultural sector* : International scientific conference, Częstochowa, the Republic of Poland, December 6–7, 2023. С. 19–22.

10. **Kirchuk Ye. I.**, Aliksieienko Ye. V., Holub Ye. A., Honcharuk N. A. Analysis of resistance to leaf rust and main economically valuable traits in winter bread wheat lines depending on combinations of genes of different origin. *Стан, проблеми та напрями селекції і насінництва пшениці в умовах сучасних викликів* : матеріали міжнародної наукової конференції присвяченої 120-річчю від дня народження академіка Федора Григоровича Кириченка (1904 – 1988), м. Одеса, Україна, 28 березня, 2024. С. 125–126.

11. **Kirchuk Ye. I.**, Aliksieienko Ye. V., Holub Ye. A., Honcharuk N. A. Characterisation of bread winter wheat lines selected in the process of breeding by combining leaf rust resistance genes of different origin. *Стан, проблеми та напрями селекції і насінництва пшениці в умовах сучасних викликів* : матеріали міжнародної наукової конференції присвяченої 120-річчю від дня народження академіка Федора

Григоровича Кириченка (1904 – 1988), м. Одеса, Україна, 28 березня, 2024. С. 127–128.

12. Галаєв О. В., Галаєва М. В., **Кірчук Є. І.**, Rahmatov M. Ідентифікація генів стійкості до бурої листкової іржі в лініях м'якої пшениці селекції СГІ-НЦНС. *Стан, проблеми та напрями селекції і насінництва пшениці в умовах сучасних викликів* : матеріали міжнародної наукової конференції присвяченої 120-річчю від дня народження академіка Федора Григоровича Кириченка (1904 – 1988), м. Одеса, Україна, 28 березня, 2024. С. 117–119.

Додаток Б.1

НАЦІОНАЛЬНА АКАДЕМІЯ
АГРАРНИХ НАУК УКРАЇНИ
МИРОНІВСЬКИЙ ІНСТИТУТ
ПШЕНИЦІ ІМЕНІ В.М. РЕМЕСЛА
08853, с. Центральне
Обухівського району Київської області
Тел.: (04574)-74135



NATIONAL ACADEMY OF
AGRARIAN SCIENCES OF UKRAINE
THE V.M. REMESLO MYRONIVKA
INSTITUTE OF WHEAT
Tsentrал'ne village, Obukhiv district,
Kyiv region, 08853 UKRAINE
Tel.: +38-(04574)-74135

E-mail: mwheats@ukr.net

02.04.2024 № 02/143

ДОВІДКА

про впровадження наукових розробок

Селекційний матеріал пшениці м'якої озимої з генетичним потенціалом стійкості до бурої іржі (лінії E13122 (Мелодія × Les3114) × Годувальниця, L21422 (Заграва × T153) × Заграва, E13222 (Armada × Наснага) × Житниця, L21322 (Заграва × T153) × Заграва, L21622 (Аксиома × LCS News) × Аксиома, E13022 (Мелодія × Les3114) × Годувальниця, E13522 (Щедрість одеська × Жайвір) × 135/16, E14422 (Л34805 × Перепілка) × Істина), створений здобувачем ступеня доктора філософії відділу селекції та насінництва пшениці Селекційно-генетичного інституту – Національного центру насінництва та сортовивчення КІРЧУКОМ Євгенієм Іллічем в результаті виконання досліджень за тематикою дисертаційної роботи «Селекційне покращення пшениці м'якої озимої шляхом комбінування різних генетичних систем стійкості до бурої іржі для умов Степової зони України», передано до лабораторії селекції озимої пшениці Миронівського інституту пшениці імені В.М. Ремесла НААН України для використання у подальшій селекційній роботі.

Директор
Миронівського інституту пшениці
імені В.М. Ремесла НААН України,
доктор сільськогосподарських наук,
професор, академік НААН

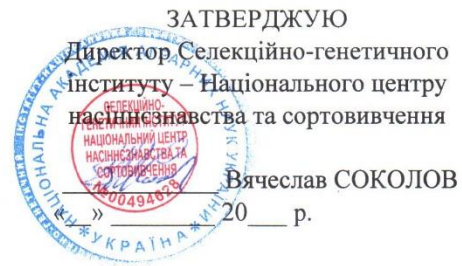


Завідувач лабораторії селекції озимої пшениці
Миронівського інституту пшениці
імені В.М. Ремесла НААН України,
кандидат сільськогосподарських наук

Олександр ДЕМИДОВ

Олександр ГУМЕНЮК

Додаток Б.2



АКТ
 передачі селекційного матеріалу

Відділ селекції та насінництва пшениці Селекційно-генетичного інституту – Національного центру насінництва та сортовивчення передає до групи генетичних ресурсів відділу стійкості до абіотичних факторів інституту селекційний матеріал пшениці м'якої озимої у кількості 5 ліній, які характеризуються високою стійкістю до бурої іржі, врожайності, елементами продуктивності, для включення в селекційні програми інституту.

Матеріал отриманий в ході виконання дисертаційних досліджень аспіранта відділу Кірчука Євгенія Ілліча за темою «Селекційне покращення пшениці м'якої озимої шляхом комбінування різних генетичних систем стійкості до бурої іржі для умов Степової зони України» на здобуття ступеня доктора філософії зі спеціальності 201 Агрономія.

№ з/п	Походження	Стійкість до бурої іржі, бал	Маса 1000 насінин, г	Врожайність, т/га
1	Л21422 (Заграва×Т153(lim))Заграва	9	39,8	43,4
2	Е13222 (Armada(lim)×Наснага)×Житниця	8	40,5	43,7
3	Л21322 (Заграва×Т153(lim))Заграва	8	38,7	43,3
4	Л21622 (Аксиома×LCS News(lim))Аксиома	8	38,7	44,2
5	Е13522 (Щедр.×Жайв.)135/16(ф)	8	41,4	38,8

Передав:
 Завідувач відділу селекції та насінництва пшениці

 Микола ЛИТВИНЕНКО

Прийняв:
 Провідний науковий співробітник групи генетичних ресурсів відділу стійкості до абіотичних факторів

 Віра СЕЧНЯК

Аспірант відділу селекції та насінництва пшениці

 Євгеній КІРЧУК

Додаток Б.3

ІНСТИТУТ РОСЛИННИЦТВА
ім. В.Я. Юр'єва

НАЦІОНАЛЬНОЇ АКАДЕМІЇ АГРАРНИХ НАУК
УКРАЇНИ

просп. Героїв Харкова, 142, м. Харків, 61060
тел.: +380 (57) 392-11-87
+380 (98) 949-45-24
E-mail: yuriev1908@gmail.com
Код СДРПОУ 00497176



YURIEV PLANT PRODUCTION
INSTITUTE
OF THE NATIONAL ACADEMY OF AGRARIAN
SCIENCES OF UKRAINE

Heroiv Kharkova Ave., 142, Kharkiv, 61060
phone: +380 (57) 392-11-87
+380 (98) 949-45-24
E-mail: yuriev1908@gmail.com
USREOU code 00497176

Довідка № 402

від 09 квітня 2024 р.

Видана здобувачу ступеня доктора філософії зі спеціальності 201 Агронімія
відділу селекції та насінництва пшениці

Селекційно-генетичного інституту –
Національного центру насінництва та сортовивчення НААН

Кірчуку Євгенію Іллічу

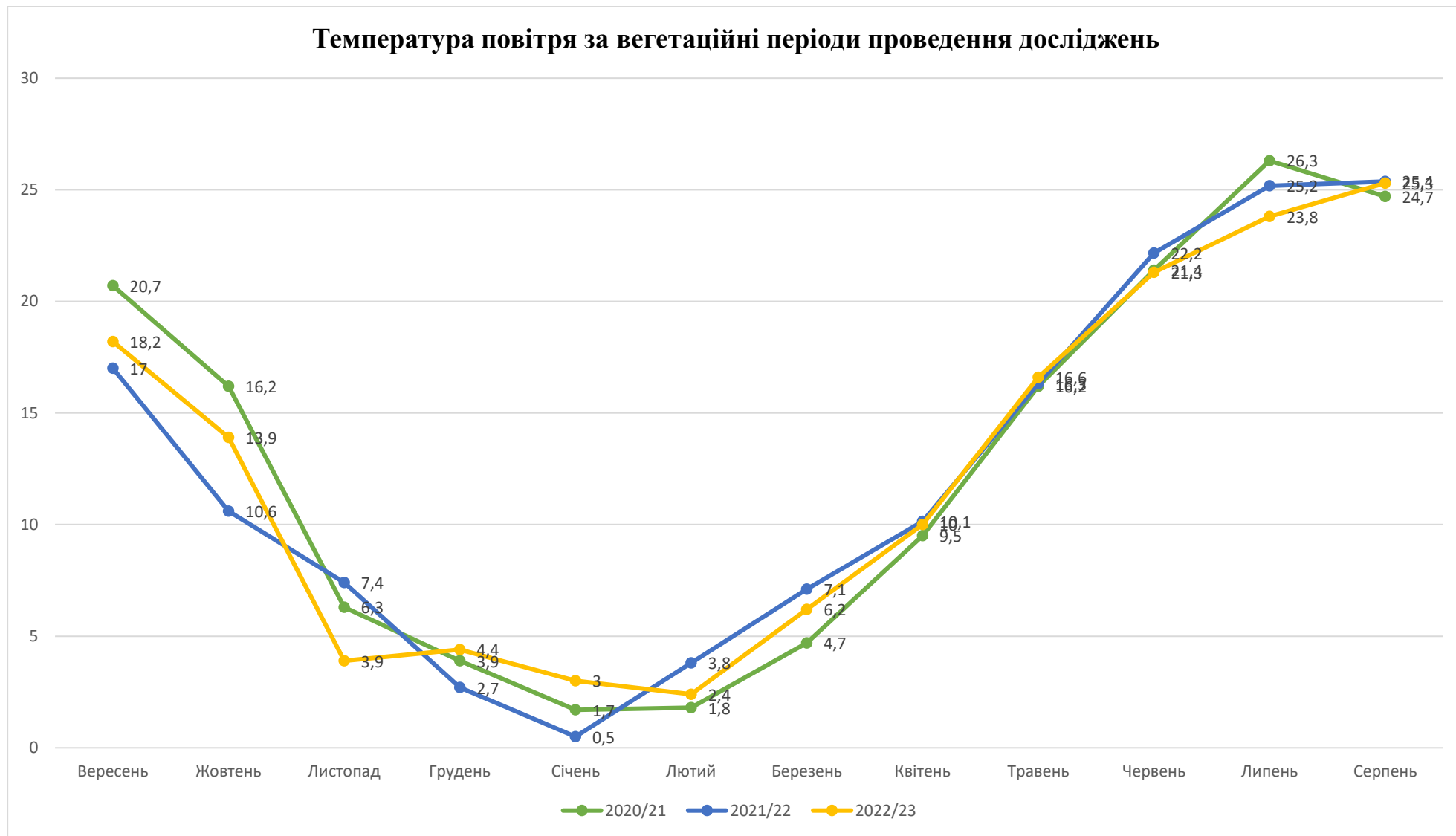
про те, що створені ним лінії озимої м'якої пшениці Е 13122 (IU078409),
Е 13222 (IU078411), Е 13022 (IU078414), Е 13522 (IU078415), Е 14422 (078416),
Л 21422 (IU078410), Л 21322 (IU078412), Л 21622 (IU078413), передані до
Національного генбанку рослин України, як джерела стійкості до бурої іржі для
умов Степової зони України».

Керівник Національного центру
генетичних ресурсів рослин України

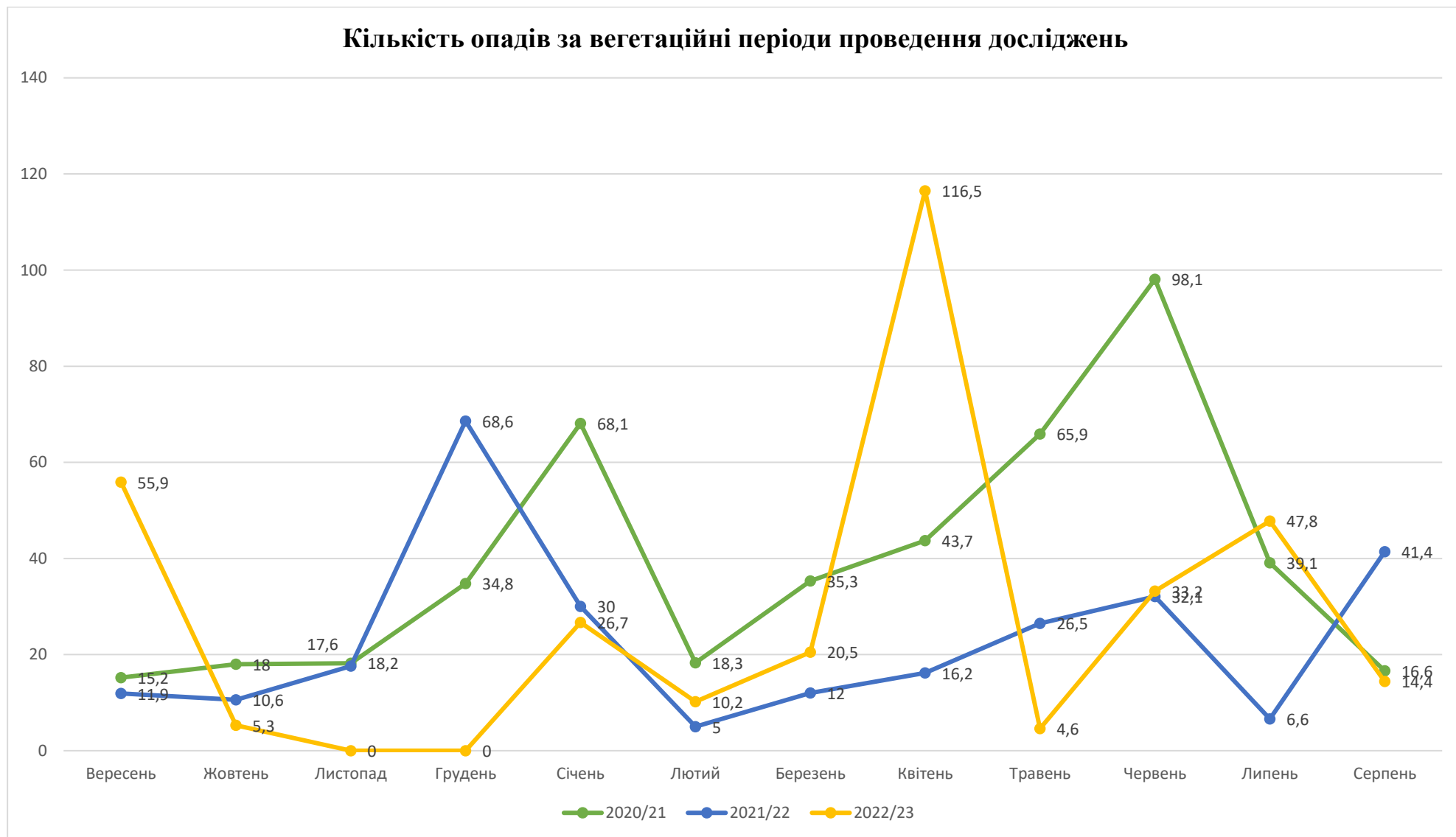


Віктор РЯБЧУН

Додаток В.1



Додаток В.2



Додаток Г

Кореляційні зв'язки між показниками стійкості в різні фази розвитку пшениці м'якої озимої та врожайності ліній I – II КСВ (2021 – 2023 рр.)

Кореляція	II КСВ			I КСВ		
	2021	2022	2023	2021	2022	2023
Доросла рослина/паростки	0,09	0,41	0,31	0,11	0,27	0,52
Доросла рослина/врожайність	-0,01	0,22	-0,24	0,04	0,27	0,25
Паростки/врожайність	0,17	0,14	-0,20	-0,09	0,08	-0,01

Кореляційні зв'язки між показниками стійкості в різні фази розвитку пшениці м'якої озимої та основними господарсько-цінними ознаками у селекційному матеріалі кінцевого етапу селекції (2023 рр.)

Показники	бура іржа (доросла рослина)	бура іржа (ювенільний період)	Маса 1000 насінин	врожай ц/га	седиментація мл	натурна маса, г	енергія проростання, %	схожість, %
бура іржа (доросла рослина)	1,00	0,52	-0,01	0,25	-0,11	0,17	-0,20	-0,22
бура іржа (ювенільний період)	0,52	1,00	-0,13	-0,01	-0,03	0,13	-0,30	-0,33
Маса 1000 насінин	-0,01	-0,13	1,00	0,03	0,21	0,17	-0,10	-0,07
врожай ц/га	0,25	-0,01	0,03	1,00	-0,01	0,18	0,21	0,20
Седиментація мл	-0,11	-0,03	0,21	-0,01	1,00	0,41	-0,06	-0,06
натурна маса, г	0,17	0,13	0,17	0,18	0,41	1,00	-0,28	-0,16
енергія проростання, %	-0,20	-0,30	-0,10	0,21	-0,06	-0,28	1,00	0,84
схожість, %	-0,22	-0,33	-0,07	0,20	-0,06	-0,16	0,84	1,00

Додаток Г.1

Показники стійкості ліній II КСВ щодо бурі за роки досліджень (2021 – 2023рр.)

№ за/п.	Генетична система	Рік	Кількість номерів	Ювенільний період, бал				Доросла рослина, бал			
				Xmin	Xmax	\bar{X}	V, %	Xmin	Xmax	\bar{X}	V, %
1	Сербія-Одеса	2021	19	3	9	4,42	35,60	3	8	5,42	21,60
		2022	21	3	4	3,66	13,20	3	5	4,28	19,70
		2023	22	3	6	4,41	18,06	5	9	6,50	21,10
		\bar{X}		3,00	6,33	4,16	22,29	3,67	7,33	5,40	20,80
2	Lr34	2021	21	3	6	3,76	18,60	4	7	5,24	11,90
		2022	31	3	6	4,03	11,90	5	9	6,03	21,20
		2023	12	4	6	4,42	15,14	5	9	7,50	16,58
		\bar{X}		3,33	6,00	4,07	15,21	4,67	8,33	6,26	16,56
3	Західна Європа	2021	35	3	8	4,03	30,90	4	7	5,31	14,90
		2022	34	3	9	4,26	26,00	5	9	6,76	24,70
		2023	38	3	8	4,26	20,17	5	9	6,58	23,07
		\bar{X}		3,00	8,33	4,18	25,69	4,67	8,33	6,22	20,89
4	CIMMYT-ICARDA- Turkey	2021	3	3	3	3,00	0,00	4	5	4,66	12,40
		2022	16	3	5	3,81	14,30	5	9	6,33	20,40
		2023	13	4	4	4,00	0,00	5	9	7,08	21,94
		\bar{X}		3,33	4,00	3,60	4,77	4,67	7,67	6,02	18,25
5	Фіто	2021	10	4	6	4,20	15,10	4	7	5,30	17,90
		2022	1	3	3	3,00	0,00	5	5	5,00	0,00
		2023	15	4	5	4,13	8,51	5	8	6,60	23,47
		\bar{X}		3,67	4,67	3,78	11,81	4,67	6,67	5,63	13,79
6	Транслокація (1BL/1RS) + Lr34+Західна Європа	2021	2	4	4	4,00	0,00	5	5	5,00	0,00
		2022	9	3	5	4,11	14,60	5	9	6,66	28,10
		2023	5	4	5	4,20	10,65	4	7	5,60	23,96
		\bar{X}		3,67	4,67	4,10	8,42	4,67	7,00	5,75	17,35
7	Дикі родичі (Aeg. Cylindrica)	2021	3	4	4	4,00	0,00	5	5	5,00	0,00
		2022	0	0	0	0,00	0,00	0	0	0,00	0,00
		2023	0	0	0	0,00	0	0	0	0,00	0,00
		\bar{X}		1,33	1,33	1,33	0,00	1,67	1,67	1,67	0,00

Додаток Г.2

Врожайність ліній II КСВ за роки досліджень (2021 – 2023рр.)

№ за/п,	Генетична система	Рік	Кількість номерів	Врожайність середня т/га			
				Xmin	Xmax	$\bar{X} \pm$	V, %
1	Сербія-Одеса	2021	19	5,07	6,70	6,00±0,10	7,50
		2022	21	4,93	6,27	5,49±0,06	5,50
		2023	22	3,14	4,16	3,64±0,07	7,61
		\bar{X}		4,38	5,71	5,03	6,87
2	Lr34	2021	21	4,31	6,66	6,24±0,10	8,00
		2022	31	4,03	6,45	5,59±0,09	9,90
		2023	12	3,32	4,15	3,70±0,08	7,62
		\bar{X}		3,89	5,75	5,18	8,51
3	Західна Європа	2021	35	4,94	7,27	6,16±0,07	6,90
		2022	34	4,52	6,50	5,83±0,09	8,60
		2023	38	3,20	4,62	3,75±0,05	9,06
		\bar{X}		4,22	6,13	5,25	8,19
4	CIMMYT-ICARDA-Turkey	2021	3	5,76	6,51	6,11±0,22	6,20
		2022	16	4,35	6,70	5,54±0,17	12,00
		2023	13	3,36	4,49	3,84±0,08	7,94
		\bar{X}		4,49	5,90	5,16	8,71
5	Фіто	2021	10	5,71	6,72	6,38±0,10	5,10
		2022	1	5,83	5,83	5,83±0,00	0,00
		2023	15	3,43	4,48	3,95±0,08	7,93
		\bar{X}		4,99	5,68	5,39	4,34
6	Транслокація (1BL/1RS) + Lr34+Західна Європа	2021	2	6,49	6,59	6,54±0,05	1,10
		2022	9	5,30	6,75	5,90±0,05	1,50
		2023	5	3,73	4,13	3,97±0,07	4,04
		\bar{X}		5,17	5,82	5,47	2,21
7	Дикі родичі (Aeg. Cylindrica)	2021	3	6,19	6,30	6,25±0,03	0,90
		2022	0	0,00	0,00	0,00	0,00
		2023	0	0,00	0,00	0,00	0,00
		\bar{X}		2,06	2,10	2,08	0,30

Додаток Г.3

Показники стійкості ліній I КСВ щодо бурі за роки досліджень (2021 – 2023рр.)

№ за/п.	Генетична система	Рік	Кількість номерів	Ювенільний період				Доросла рослина			
				Xmin	Xmax	\bar{X}	V, %	Xmin	Xmax	\bar{X}	V, %
1	Сербія-Одеса	2021	16	3	8	4,40	26,20	3	7	4,90	15,60
		2022	6	3	7	4,80	27,50	5	9	6,70	24,50
		2023	12	4	6	4,33	15,03	2	8	5,17	27,16
		\bar{X}		3,33	7,00	4,51	22,91	3,33	8,00	5,59	22,42
2	Lr34	2021	17	3	5	3,94	25,70	3	7	4,80	19,70
		2022	19	3	5	3,97	12,90	5	8	6,70	17,30
		2023	13	3	5	3,83	15,90	3	6	4,92	13,01
		\bar{X}		3,00	5,00	3,91	13,42	3,67	7,00	5,39	17,27
3	Західна Європа	2021	40	4	6	4,40	18,40	2	5	4,00	27,70
		2022	16	3	8	4,20	29,20	3	9	6,50	25,10
		2023	20	3	6	4,45	18,55	5	9	6,95	22,62
		\bar{X}		3,33	6,67	4,35	22,05	3,33	7,67	5,82	25,14
4	SIMMYT-ICARDA- Turkey	2021	3	4	8	5,30	43,30	5	7	6,30	18,20
		2022	2	3	4	3,50	20,20	6	7	6,50	10,90
		2023	3	3	4	3,67	15,75	5	6	5,33	10,83
		\bar{X}		3,33	5,33	4,16	26,42	5,33	6,67	6,04	13,31
5	Фіто	2021	7	3	4	3,90	9,80	3	5	4,70	16,00
		2022	9	3	5	4,10	19,00	5	9	6,00	20,90
		2023	5	3	4	3,80	11,77	5	6	5,40	10,14
		\bar{X}		3,00	4,33	3,93	13,52	4,33	6,67	5,37	15,68
6	Транслокація (1BL/1RS) + Lr34+Західна Європа	2021	5	4	9	6,40	28,40	5	7	5,80	18,90
		2022	2	3	4	3,50	20,20	5	7	6,00	23,60
		2023	4	4	6	4,75	20,16	5	8	6,75	22,22
		\bar{X}		3,67	6,33	4,88	22,92	5,00	7,33	6,18	21,57
7	Дикі родичі (Aeg. Cylindrica)	2021	0	0	0	0,00	0,00	0	0	0,00	0,00
		2022	2	3	6	4,50	47,10	5	7	6,00	23,60
		2023	1	4	4	4,00	0,00	5	5	5,00	0,00
		\bar{X}		2,33	3,33	2,83	15,70	3,33	4,00	3,67	7,87

Додаток Г.4

Врожайність ліній I КСВ за роки досліджень (2021 – 2023рр.)

№ за/п.	Генетична система	Рік	Кількість номерів	Врожайність середня ц./га			
				Xmin	Xmax	$\bar{X} \pm$	V, %
1	Сербія-Одеса	2021	16	5,34	6,37	5,92±0,06	4,20
		2022	6	3,27	6,06	5,01±0,39	19,10
		2023	12	3,41	4,74	4,14±0,11	9,36
				4,01	5,72	5,02	10,89
2	Lr34	2021	17	5,39	6,69	5,91±0,09	6,30
		2022	19	4,64	6,38	5,91±0,09	6,90
		2023	13	3,69	4,70	4,25±0,08	6,45
				4,57	5,92	5,33	6,43
3	Західна Європа	2021	40	5,45	6,32	5,82±0,04	4,70
		2022	16	3,61	6,23	5,39±0,20	14,90
		2023	20	3,61	4,82	4,15±0,08	8,26
				4,22	5,79	5,12	9,29
4	SIMMYT-ICARDA- Turkey	2021	3	5,15	6,19	5,66±0,29	9,20
		2022	2	3,86	5,40	4,63±0,77	23,50
		2023	3	3,85	4,29	4,09±0,13	5,43
				4,29	5,29	4,79	12,71
5	Фіто	2021	7	4,92	6,01	5,72±0,15	6,90
		2022	9	3,51	6,42	5,49±0,29	15,80
		2023	5	3,87	4,66	4,27±0,16	8,60
				4,10	5,70	5,16	10,43
6	Транслокація (1BL/1RS) + Lr34+Західна Європа	2021	5	5,55	6,04	5,81±0,08	3,10
		2022	2	4,68	5,64	5,16±0,48	13,10
		2023	4	3,84	4,33	4,07±0,12	6,01
				4,69	5,34	5,01	7,40
7	Дикі родичі (Aeg. Cylindrica)	2021	0	0,00	0,00	0,00	0,00
		2022	2	4,59	6,09	5,34±0,75	19,90
		2023	1	4,47	4,47	4,47±0,00	0,00
				3,02	3,52	3,27	6,63

Додаток Д.1

Розподіл селекційних ліній II конкурсного сортовипробування за рівнем стійкості до бурї іржі в залежності від генетичної системи контролю даної ознаки у фазу дорослої рослини (2021 – 2023 рр.)

Генетична система	Рік	Загальна кількість		стійкі		середньо-стійкі		середньо-сприйнятливі		сприйнятливі	
		штук	%	штук	%	штук	%	штук	%	штук	%
Сербія-Одеса	2021	19	100	4	21,05	2	10,53	11	57,89	2	10,53
	2022	21	100	0	0,00	0	0,00	11	52,38	10	47,62
	2023	22	100	11	50,00	3	13,64	8	36,36	0	0,00
Lr34	2021	21	100	1	4,76	4	19,05	15	71,43	1	4,76
	2022	32	100	10	31,25	6	18,75	16	50,00	0	0,00
	2023	12	100	10	83,33	0	0,00	2	16,67	0	0,00
Західна Європа	2021	35	100	2	5,71	25	71,43	3	8,57	5	14,29
	2022	34	100	18	52,94	2	5,88	14	41,18	0	0,00
	2023	38	100	21	55,26	1	2,63	16	42,11	0	0,00
CIMMYT-ICARDA- Turkey	2021	3	100	0	0,00	0	0,00	2	66,67	1	33,33
	2022	16	100	8	50,00	2	12,50	6	37,50	0	0,00
	2023	13	100	9	69,23	0	0,00	4	30,77	0	0,00
Фіто	2021	10	100	2	20,00	0	0,00	7	70,00	1	10,00
	2022	1	100	0	0,00	0	0,00	1	100,00	0	0,00
	2023	15	100	8	53,33	0	0,00	7	46,67	0	0,00
Транслокація (1BL/1RS) + Lr34+Західна Європа	2021	2	100	0	0,00	0	0,00	2	100,00	0	0,00
	2022	9	100	4	44,44	1	11,11	4	44,44	0	0,00
	2023	5	100	2	40,00	0	0,00	2	40,00	1	20,00
Дикі родичі (Aeg. Cylindrica)	2021	3	100	0	0,00	0	0,00	3	100,00	0	0,00
	2022	0	100	0	0,00	0	0,00	0	0,00	0	0,00
	2023	0	100	0	0,00	0	0,00	0	0,00	0	0,00

Додаток Д.2

Розподіл селекційних ліній II конкурсного сортовипробування за рівнем стійкості до бурі іржі в залежності від генетичної системи контролю даної ознаки в ювенільний період розвитку (2021 – 2023 рр.)

Генетична система	Рік	Загальна кількість		стійкі		середньо-стійкі		середньо-сприйнятливі		сприйнятливі	
		штук	%	штук	%	штук	%	штук	%	штук	%
Сербія-Одеса	2021	19	100	2	10,53	1	5,26	0	0,00	16	84,21
	2022	21	100	0	0,00	0	0,00	0	0,00	21	100,00
	2023	22	100	0	0,00	3	13,64	4	18,18	15	68,18
Lr34	2021	21	100	0	0,00	1	4,76	0	0,00	20	95,24
	2022	32	100	0	0,00	1	3,13	1	3,13	30	93,75
	2023	12	100	0	0,00	1	8,33	3	25,00	8	66,67
Західна Європа	2021	35	100	3	8,57	0	0,00	1	2,86	31	88,57
	2022	34	100	1	2,94	2	5,88	5	14,71	26	76,47
	2023	38	100	1	2,63	2	5,26	3	7,89	31	81,58
CIMMYT-ICARDA- Turkey	2021	3	100	0	0,00	0	0,00	0	0,00	3	100,00
	2022	16	100	0	0,00	0	0,00	1	6,25	15	93,75
	2023	13	100	0	0,00	0	0,00	0	0,00	13	100,00
Фіто	2021	10	100	0	0,00	1	10,00	0	0,00	9	90,00
	2022	1	100	0	0,00	0	0,00	0	0,00	1	100,00
	2023	15	100	0	0,00	0	0,00	2	13,33	13	86,67
Транслокація (1BL/1RS) + Lr34+Західна Європа	2021	2	100	0	0,00	0	0,00	0	0,00	2	100,00
	2022	9	100	0	0,00	0	0,00	2	22,22	7	77,78
	2023	5	100	0	0,00	0	0,00	1	20,00	4	80,00
Дикі родичі (Aeg. Cylindrica)	2021	3	100	0	0,00	0	0,00	0	0,00	3	100,00
	2022	0	100	0	0,00	0	0,00	0	0,00	0	0,00
	2023	0	100	0	0,00	0	0,00	0	0,00	0	0,00

Додаток Е.1

Розподіл селекційних ліній I конкурсного сортовипробування за рівнем стійкості до бурої іржі в залежності від генетичної системи контролю даної ознаки у фазу дорослої рослини (2021 – 2023 рр.)

Генетична система	Рік	Загальна кількість		стійкі		середньо-стійкі		середньо-сприйнятливі		сприйнятливі	
		штук	%	штук	%	штук	%	штук	%	штук	%
Сербія-Одеса	2021	16	100	1	6,25	0	0,00	13	81,25	2,00	12,50
	2022	6	100	3	50,00	1	16,67	2	33,33	0,00	0,00
	2023	12	100	2	16,67	0	0,00	9	75,00	1,00	8,33
Lr34	2021	16	100	1	6,25	1	6,25	10	62,50	4,00	25,00
	2022	34	100	16	47,06	8	23,53	10	29,41	0,00	0,00
	2023	12	100	0	0,00	1	8,33	10	83,33	1,00	8,33
Західна Європа	2021	40	100	0	0,00	0	0,00	20	50,00	20,00	50,00
	2022	16	100	9	56,25	3	18,75	2	12,50	2,00	12,50
	2023	20	100	12	60,00	1	5,00	7	35,00	0,00	0,00
СІММУТ-ICARDA- Turkey	2021	3	100	2	66,67	0	0,00	1	33,33	0,00	0,00
	2022	2	100	1	50,00	1	50,00	0	0,00	0,00	0,00
	2023	3	100	0	0,00	1	33,33	2	66,67	0,00	0,00
Фіто	2021	7	100	0	0,00	0	0,00	6	85,71	1,00	14,29
	2022	9	100	4	44,44	2	22,22	3	33,33	0,00	0,00
	2023	5	100	0	0,00	2	40,00	3	60,00	0,00	0,00
Транслокація (1BL/1RS) + Lr34+Західна Європа	2021	5	100	2	40,00	0	0,00	3	60,00	0,00	0,00
	2022	3	100	0	0,00	1	33,33	2	66,67	0,00	0,00
	2023	4	100	2	50,00	1	25,00	1	25,00	0,00	0,00
Дикі родичі (Aeg. Cylindrica)	2021	-	100	0	0,00	0	0,00	0	0,00	0,00	0,00
	2022	2	100	1	50,00	0	0,00	1	50,00	0,00	0,00
	2023	1	100	0	0,00	0	0,00	1	100,00	0,00	0,00

Додаток Е.2

Розподіл селекційних ліній I конкурсного сортовипробування за рівнем стійкості до бурої іржі в залежності від генетичної системи контролю даної ознаки в ювенільний період розвитку рослин(2021 – 2023 рр.)

Генетична система	Рік	Кількість номерів		стійкі		середньо-стійкі		середньо-сприйнятливі		сприйнятливі	
		штук	%	штук	%	штук	%	штук	%	штук	%
Сербія-Одеса	2021	16	100	1	6,25	1	6,25	1	6,25	13,00	81,25
	2022	6	100	1	16,67	0	0,00	3	50,00	2,00	33,33
	2023	12	100	0	0,00	1	8,33	1	8,33	9,00	75,00
Lr34	2021	16	100	0	0,00	0	0,00	1	6,25	15,00	93,75
	2022	34	100	0	0,00	0	0,00	4	11,76	30,00	88,24
	2023	12	100	0	0,00	0	0,00	1	8,33	11,00	91,67
Західна Європа	2021	40	100	0	0,00	8	20,00	0	0,00	32,00	80,00
	2022	16	100	1	6,25	0	0,00	3	18,75	12,00	75,00
	2023	20	100	0	0,00	2	10,00	7	35,00	11,00	55,00
CIMMYT-ICARDA- Turkey	2021	3	100	1	33,33	0	0,00	0	0,00	2,00	66,67
	2022	2	100	0	0,00	0	0,00	0	0,00	2,00	100,00
	2023	3	100	0	0,00	0	0,00	0	0,00	3,00	100,00
Фіто	2021	7	100	0	0,00	0	0,00	0	0,00	7,00	100,00
	2022	9	100	0	0,00	0	0,00	3	33,33	6,00	66,67
	2023	5	100	0	0,00	0	0,00	0	0,00	5,00	100,00
Транслокація (1BL/1RS) + Lr34+Західна Європа	2021	5	100	2	40,00	2	40,00	0	0,00	1,00	20,00
	2022	3	100	0	0,00	0	0,00	0	0,00	3,00	100,00
	2023	4	100	0	0,00	1	25,00	1	25,00	2,00	50,00
Дикі родичі (Aeg. Cylindrica)	2021	0	100	0	0,00	0	0,00	0	0,00	0,00	0,00
	2022	2	100	0	0,00	1	50,00	0	0,00	1,00	50,00
	2023	1	100	0	0,00	0	0,00	0	0,00	1,00	100,00

Додаток Є.1

Фото процесу проведення досліджень, щодо оцінки стійкості рослин пшениці
мякої озимої у ювенільний період розвитку (в лабораторних умовах, у вазонах)



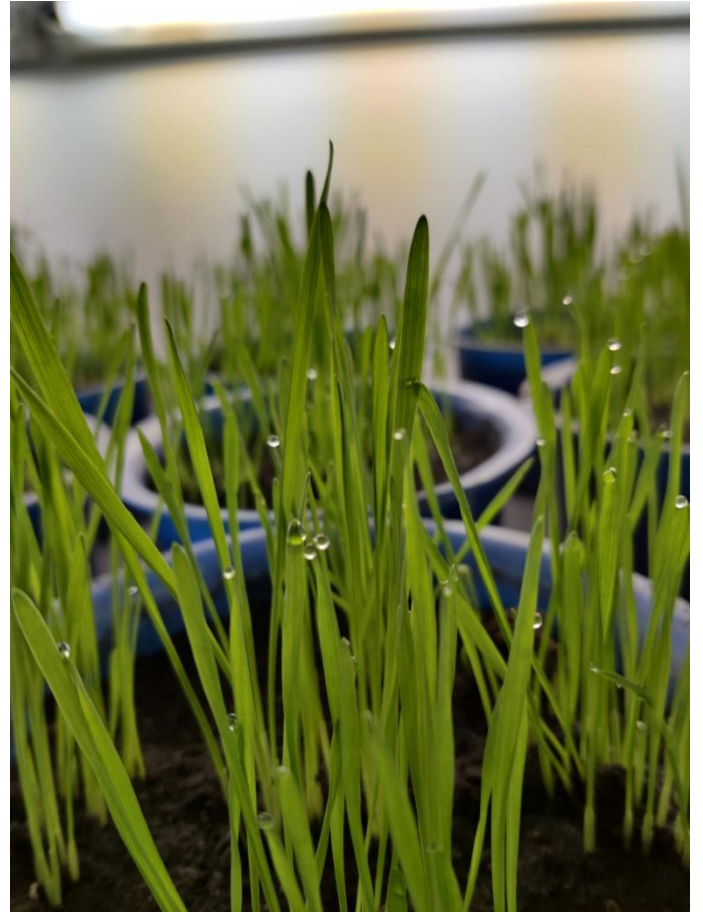
Додаток Є.2



Додаток Є.3



Додаток Є.4



Додаток Є.5



Додаток Є.6



Додаток Є.7

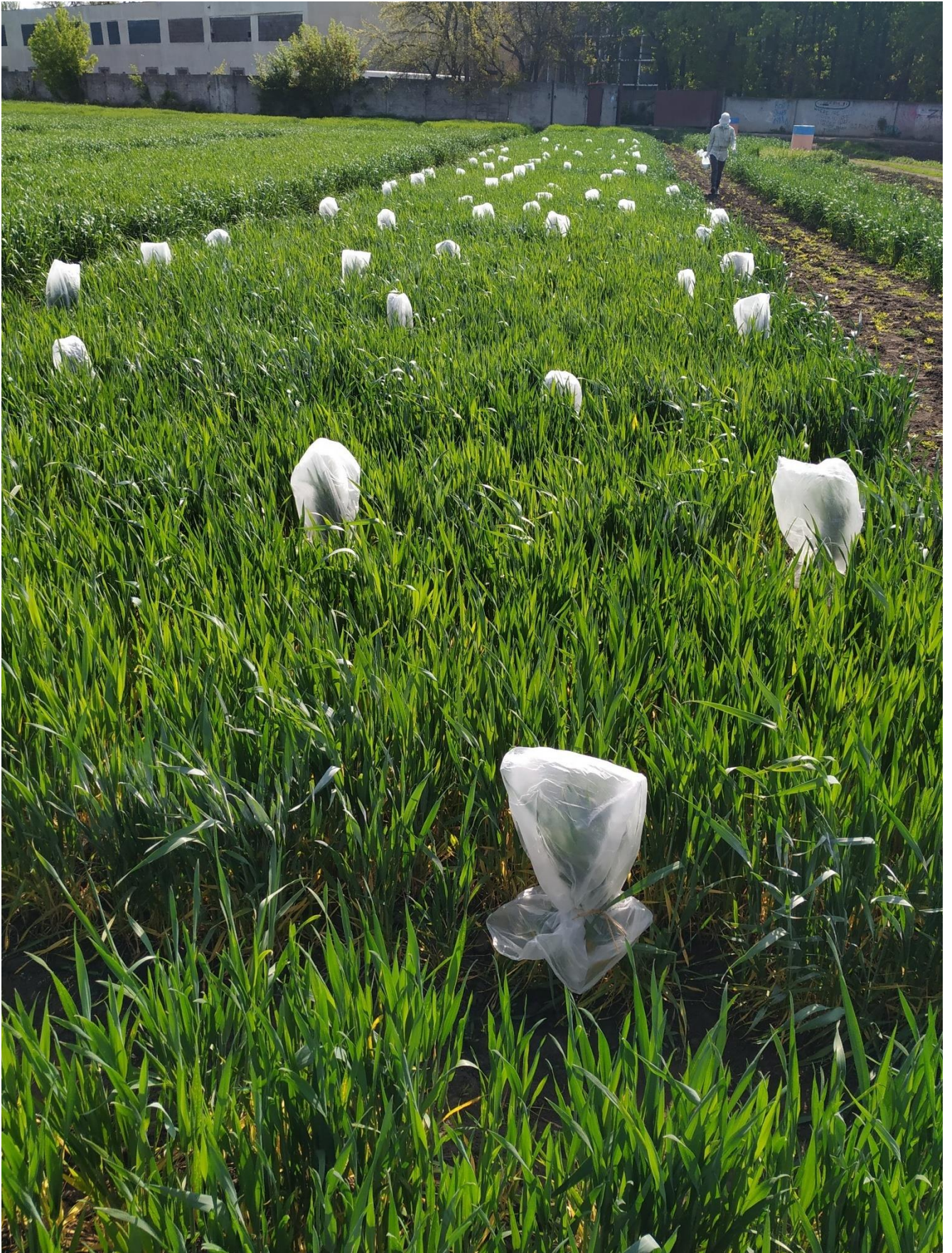


Додаток Є.8



Додаток Ж.1

Фото процесу створення штучного інфекційного фону в польових умовах



Додаток Ж.2



Додаток Ж.3



Додаток Ж.4



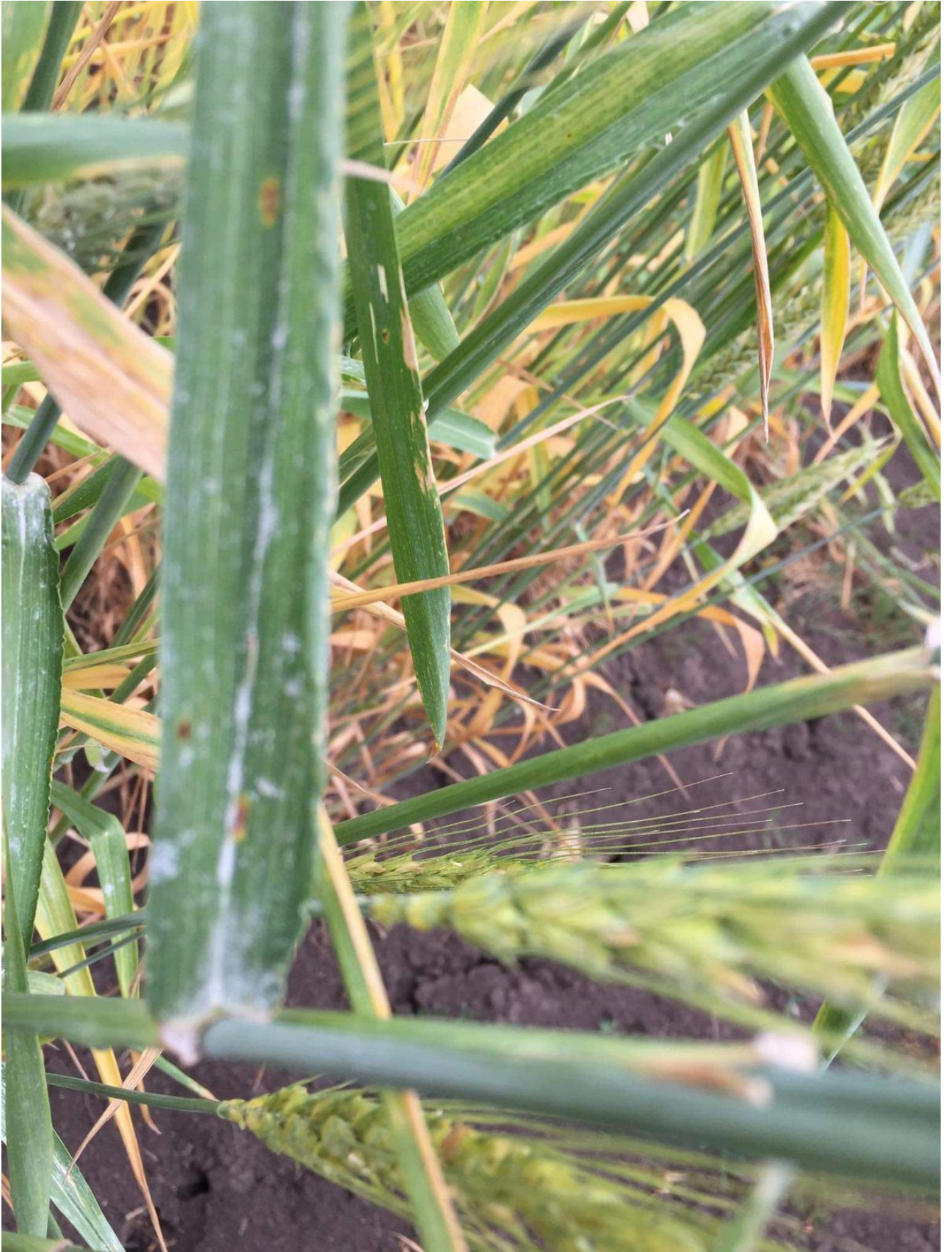
Додаток Ж.5



Додаток Ж.6

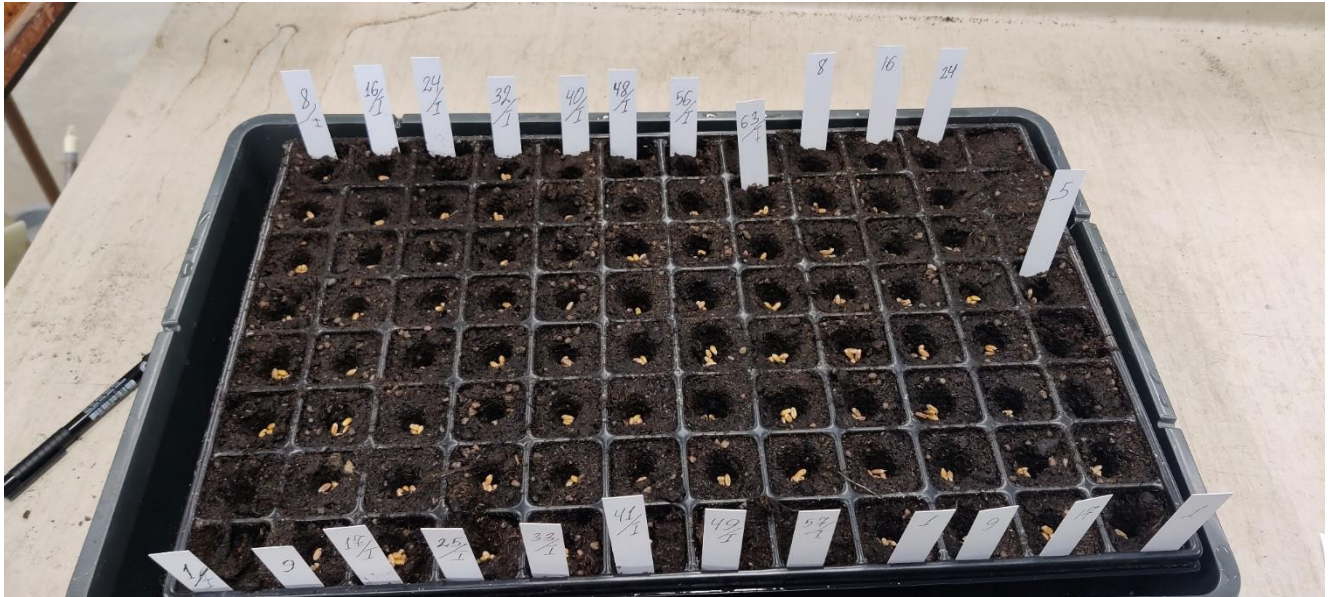


Додаток Ж.7



Додаток 3.1

Фото процесу виділення ДНК для ПЛР аналізу



Додаток 3.2



Додаток 3.3



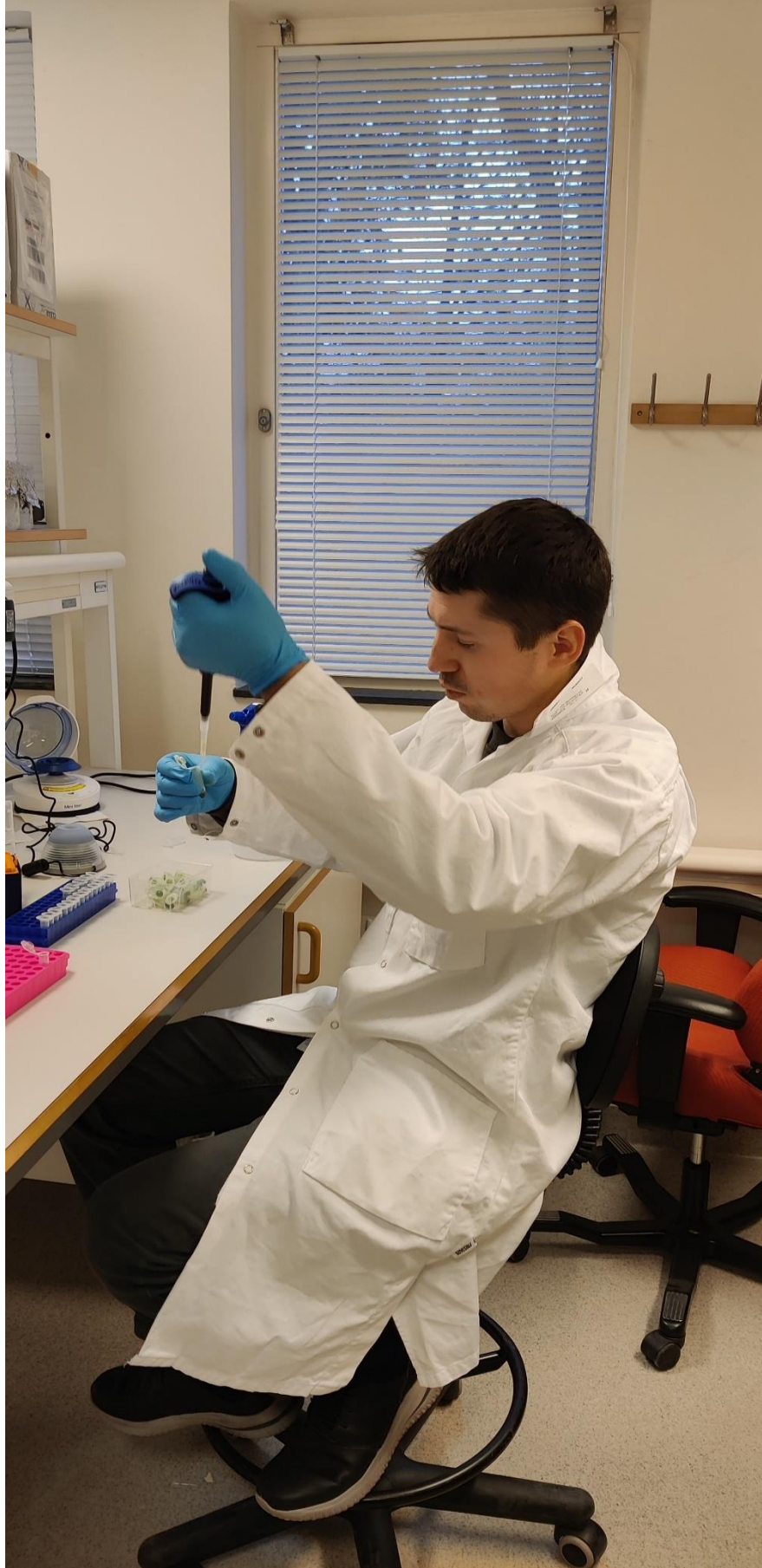
Додаток 3.4



Додаток 3.5

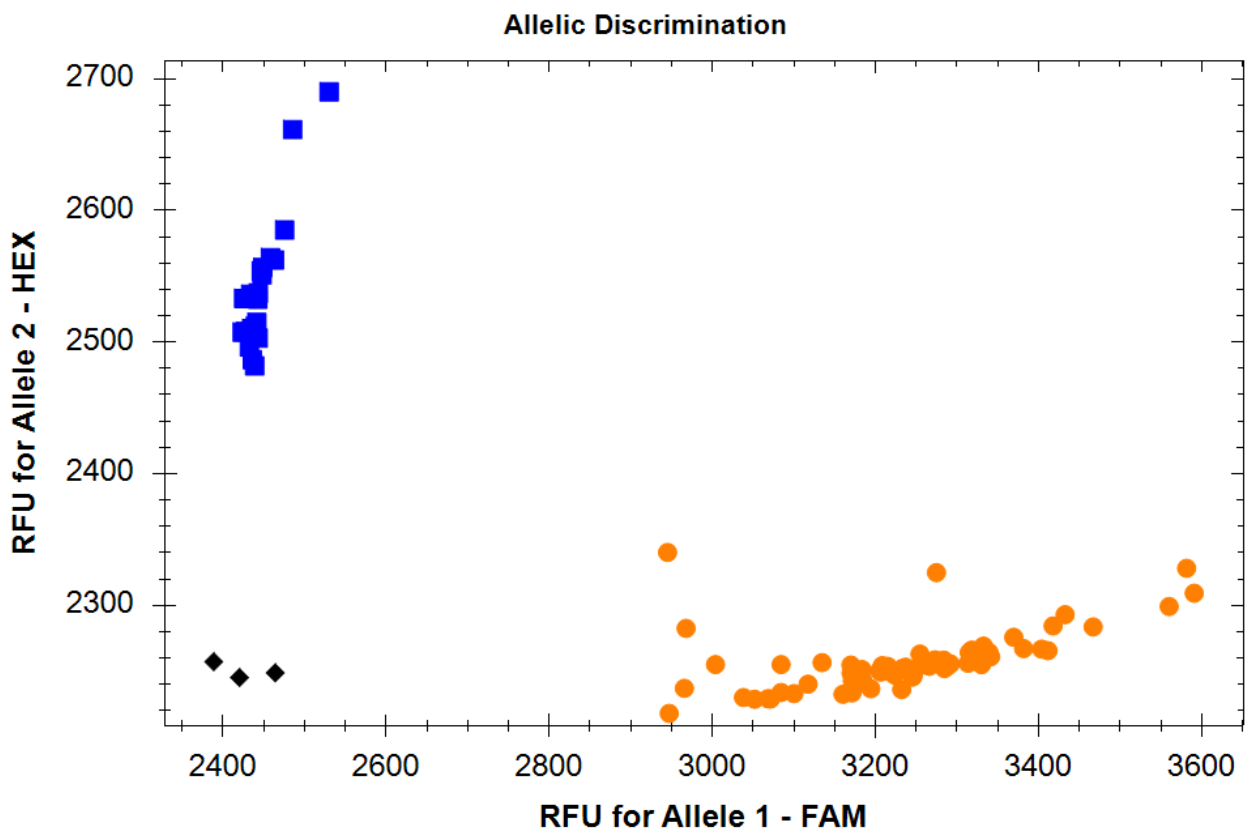
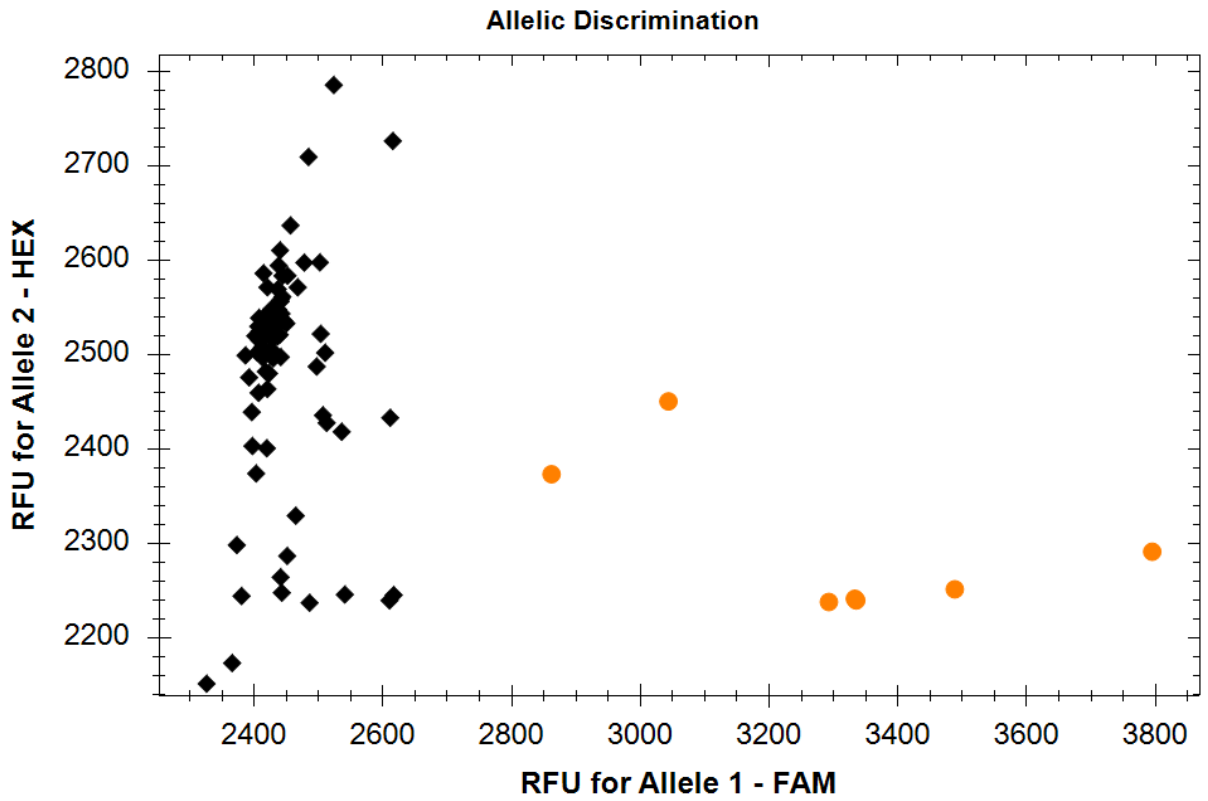


Додаток 3.6



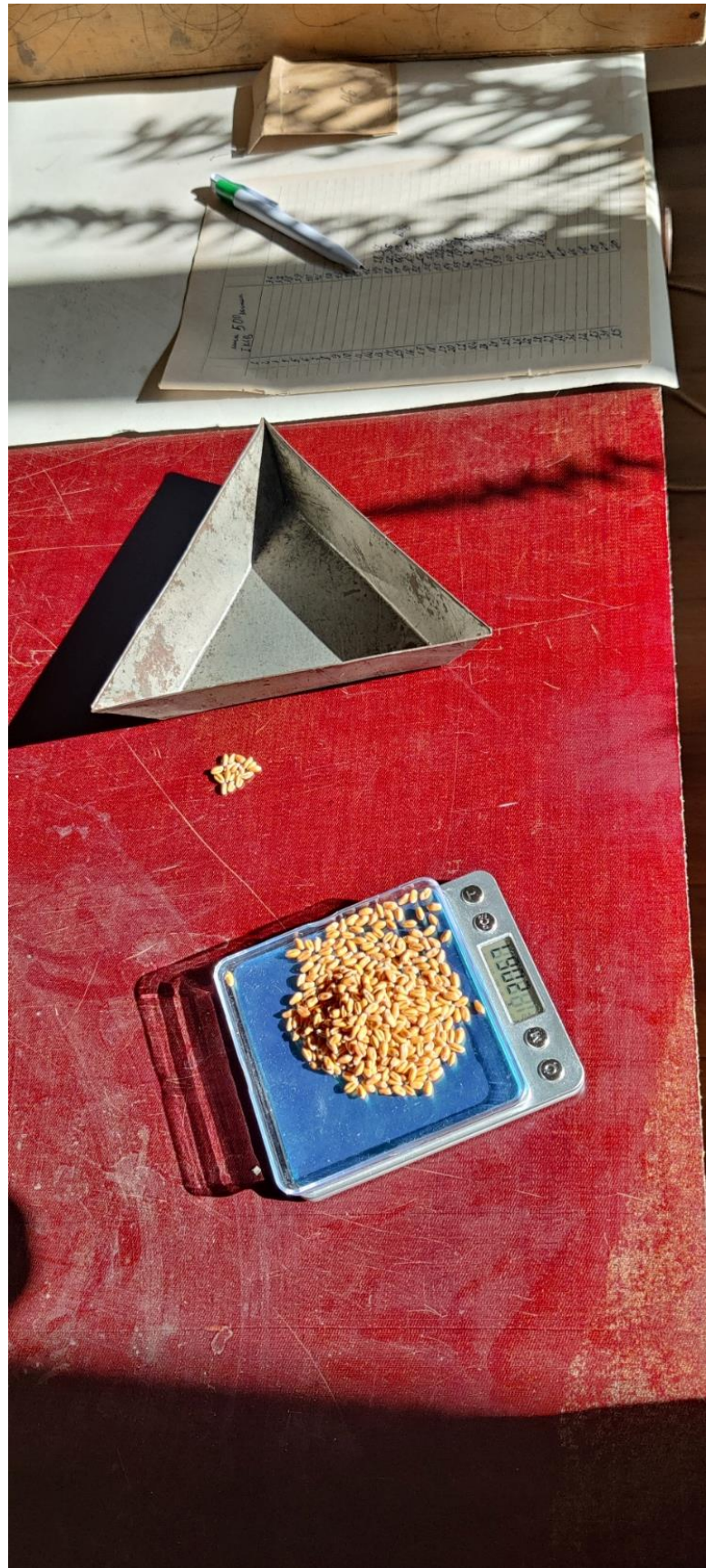
Додаток I

Ідентифікація Lr генів за допомогою ПЛР аналізатора в реальному часі



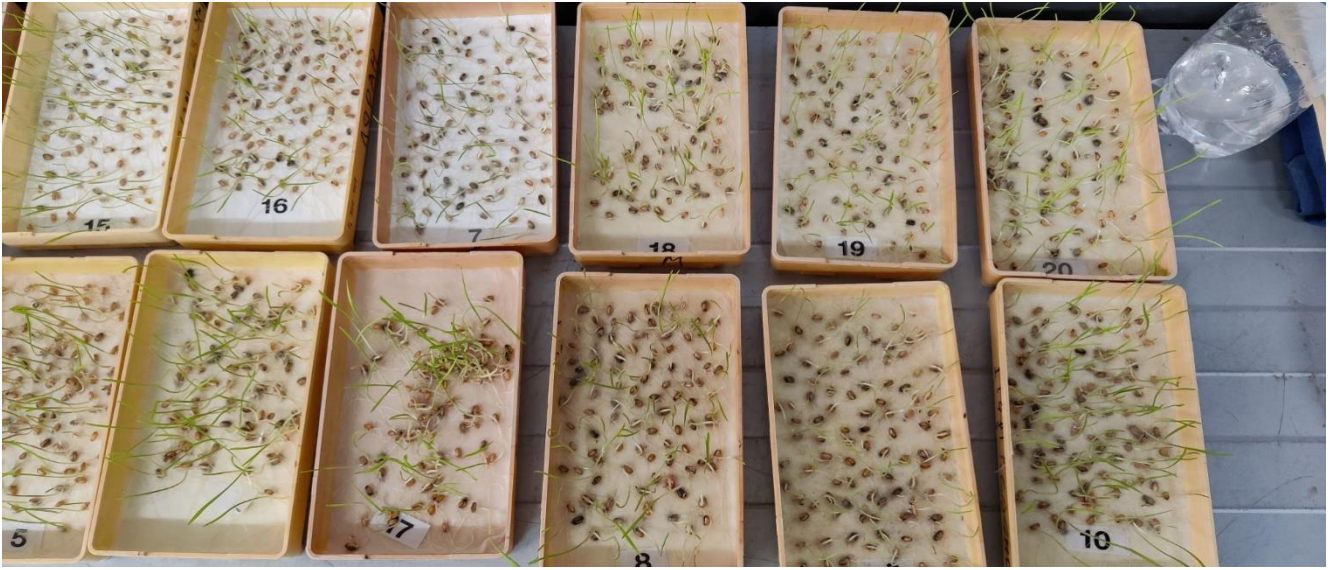
Додаток І

Фото процесу підрахунку маси 1000 насінин

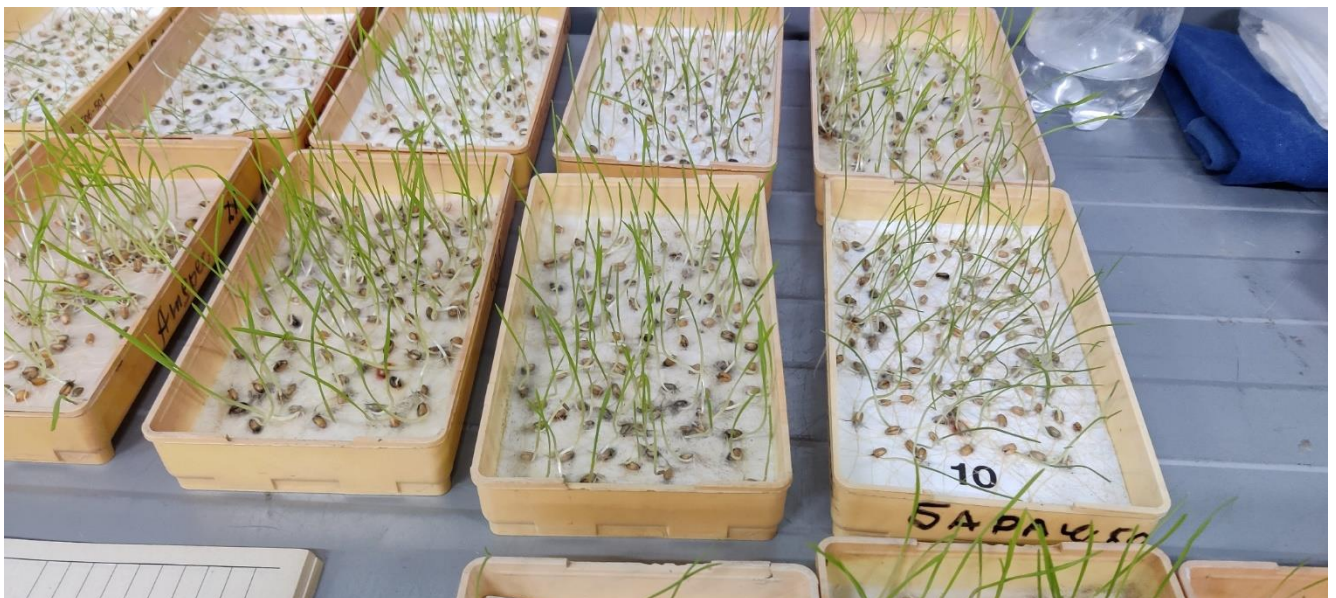


Додаток Й.1

Процес визначення енергії проростання та схожості насіння



Додаток Й.2



Додаток Й.3

