

І. І. Моцний¹ к.б.н., провідний науковий співробітник,
О. О. Молодченкова¹ д.б.н., зав. лабораторією,
А. П. Смертенко² Dr., Assistant Professor,
М. А. Литвиненко¹ д.с.-х.н., ак. НААНУ, зав. відділом,
Є. А. Голуб¹ к.с.-х.н., провідний науковий співробітник,
Л. Т. Міщенко³ д.б.н., професор.

¹ Селекційно-генетичний інститут – Національний центр насіннезнавства та сортовивчення НААН України, Овідіопольська дорога, 3, м. Одеса, 65036, Україна, e-mail: motsnyyii@gmail.com,

² Institute of Biological Chemistry, Washington State University, PO Box 646340, Pullman, WA 99164, USA, e-mail: andrei.smertenko@wsu.edu,

³ Київський національний університет імені Тараса Шевченка, ННЦ «Інститут біології та медицини», вул. Володимирська, 64/13, м. Київ, 01601, Україна, e-mail: lmishchenko@ukr.net.

СТВОРЕННЯ ІНТРОГРЕСИВНИХ ЛІНІЙ ПШЕНИЦІ М'ЯКОЇ ОЗИМОЇ З ОЗНАКАМИ СТІЙКОСТІ ДО ФІТОПАТОГЕНІВ

Досліджена стійкість до поширених захворювань та дана селекційна оцінка удосконаленим інтрогресивним лініям, створеним шляхом багаторазового схрещування амфіплоїдів, примітивних ліній або колекційних зразків з сучасними сортами пшениці м'якої озимої. Відмічено низьку частоту об'єднання групової стійкості з високою врожайністю та якістю зерна. Виявлено, що генетичне середовище окремих інтрогресивних ліній сприятливе для реалізації позитивного впливу пшенично-житньої транслокації 1BL.1RS як на господарсько цінні, так і на адаптивні ознаки на півдні України та можливість її комбінування з іншими генами стійкості. Установлена відсутність кореляції стійкості до борошнистої роси, листової та стеблової іржі з урожайністю як за відсутності, так і наявності природного інфекційного фону та слабкий позитивний зв'язок ($R_{sp} = 0,26^{**}$) урожайності зі стійкістю до септоріозу і жовтої іржі лише в одному варіанті досліджу. У більшості випадків спостерігається слабка достовірна позитивна кореляція стійкості з вмістом білка і маси 1000 зерен (МТЗ), а також між показниками стійкості ліній до різних хвороб, що очевидно є наслідком штучного добору на групову стійкість. Виділені селекційні лінії (E2792/14, AIL1161/16, E218/09, E212/09, AIL1073/16) з чужинними полігенними комплексами стійкості до іржастих хвороб, високих значень МТЗ, вмісту білка, а також морфологічних ознак, які характеризуються високою продуктивністю, адаптивністю, толерантністю до низьких агрофонів, хлібопекарською якістю. Лінії позбавлені багатьох негативних якостей, притаманних дикорослим видам, можуть бути перспективним джерелом стійкості до означених хвороб та становити інтерес для подальшої селекційної роботи на півдні України, за умови збереження чужинних генних комплексів.

Ключові слова: *Triticum aestivum* L.; інтрогресивні лінії; стійкість; продуктивність.

Одним із чинників, що обмежують одержання високих урожаїв пшениці м'якої озимої *Triticum aestivum* L. є хвороби, втрати від яких можуть сягати 15-30 % і більше [31], тому проводиться масштабний пошук нових джерел стійкості та створення вихідного матеріалу, зокрема методом віддаленої гібридизації [9]. Найбільш поширеними і шкідливими вважаються грибні хвороби, зокрема листостеблові (e.g., борошниста роса, види іржі, септоріоз листя) [15; 18; 20]. Шкодочинність їх полягає не лише у зменшенні продуктивності, а й у погіршенні товарних та посівних характеристик зерна [11; 31].

Борошниста роса (*Blumeria graminis* (DC) Speer f. sp. *tritici* March.) поширена в Україні повсюдно, уражує листки, листові піхви, стебла, іноді колоскові луски і остюки. Оптимальними умовами для розвитку гриба є прохолодна температура та висока вологість повітря. За сильного розвитку хвороби зменшується продуктивна кущистість рослини, передчасно засихають листки. Затримується колосіння і виникає пустоколосість, погіршується налив зерна, в якому зменшується вміст білка, крохмалю і сирій клейковини [11]. Особливо небезпечна борошниста роса за поширення на верхні яруси рослини. Протягом 2007–2008 с.-г. року на півдні України відбулася різка зміна расового складу у збудника хвороби в сторону його більшої агресивності і вірулентності [15].

Іржа пшениці має три види – листову (*Puccinia triticina* Erikss. & Henn.), стеблову (*Puccinia graminis* sp. *tritici* Erikss. & Henn.) та жовту (*Puccinia striiformis* West.), які вважаються найбільш шкодочинними хворобами культури. В цілому, шкідливість іржастих хвороб зумовлена порушенням обміну речовин в ураженій рослині. Відбувається зниження асиміляції CO₂ та вмісту хлорофілу; посилення дихання рослин та зміна шляхів розпаду речовин при диханні; погіршується інтенсивність транспірації внаслідок численних розривів епідермісу, на зарубцювання яких рослина витрачає значний запас енергетичних і пластичних речовин [17].

Найпоширенішою є листову іржу, яка уражує пшеницю майже повсюдно [1; 18; 20]. При цьому озимина може уражатися ще восени у фазі сходів та кушення, але найбільшої шкоди хвороба завдає у фазі молочної стиглості. За період вегетації пшениці збудник утворює декілька генерацій урединій з урединіоспорами, чим пояснюється інтенсивне нарощування хвороби до початку цвітіння рослин. Патоген гетерогенний за расовим складом, його вірулентністю й агресивністю в залежності від умов року. Стеблева і жовта іржа менш поширені на півдні України, але вважаються набагато шкідливішими [31; 32]. Їх расовий склад визначений і характеризується відносною стабільністю по роках [1]. Жовта іржа набуває значення в окремі роки зі сприятливими для хвороби умовами (м'які зими, прохолодні і вологі весна і літо). Характерний прояв ураження – лимонно-жовті довгасті смуги у вигляді пунктирних ліній, що складаються з урединій. Пізніше у місцях ураження утворюються темно-бурі або майже чорні телії, що не проривають епідермісу. Наразі жовта іржа адаптувалась до підвищення температури і значно збільшила ареал поширен-

ня. При чому, епіфітотії, спричинені толерантними до високих температур расами, більш агресивні, тому стійкість сортів долається протягом короткого періоду.

Стеблова іржа, хоча й спостерігається всюди, де вирощується пшениця, але шкідлива тільки в районах з теплим та вологим кліматом, де вважається самою деструктивною хворобою пшениці. З виникненням вкрай небезпечної раси Ug99, до 90 % сортів пшениці в світі, в тому числі і захищені геном *Sr31*, набули сприйнятливості до патогена, і, таким чином, хвороба може завдавати великої шкоди в широкому ряді географічних регіонів світу [31]. В Одесі стеблова іржа зустрічається, поки що, лише при штучному зараженні. У 2019 році її виявили в польових умовах в Київській обл. Хвороба проявляється після цвітіння на стеблах, рідше – на стрижнях колоса та колосових лусочках у вигляді іржасто-бурих довгастих урединій, які зливаються у вигляді бурих смуг, що розривають епідерміс. Потік поживних речовин у стеблах рослини переривається, вражається колос, що викликає зморшкуватість зерна. Крім того, інфіковані стебла ослаблені, і, отже, схильні до вилягання, що призводить до подальших втрат зерна. Загалом, щорічні втрати врожаю від цих хвороб становлять від 15 до 25 %, а при епіфітотійному розвитку до 40–50 %, і показники з кожним роком збільшуються [31; 32].

Істотну небезпеку для посівів наразі становить і септоріоз листя (*Septoria tritici* Rob. ex Desm.). Інфекція поширюється від нижніх листків до верхніх ярусів рослини за відносної вологості повітря 90–100 % та температури 12–25° С; посуха в період вегетації суттєво гальмує або повністю припиняє розвиток гриба. Максимальний прояв хвороби спостерігається у фазі молочно-воскової стиглості, хоча значної шкоди вона завдає уже у фазах трубкування-цвітіння. Шкодочинність проявляється у зменшенні асиміляційної поверхні листя, недорозвиненості колоса, в якому формується щупле зерно. За масового розвитку хвороби втрати врожаю сягають 30–40 % [29].

Підвищення стійкості пшениці до хвороб може бути досягнуто за рахунок генетичних ресурсів близькоспоріднених дикорослих і культурних видів і родів та штучно створених на їх основі амфіплоїдів різної геномної структури [9; 28]. Методом віддаленої гібридизації у пшеницю м'яку вдалось передати корисні гени стійкості до хвороб [2; 6] і шкідників [16; 28], посухо-, морозо- і солестійкості [12; 14; 30]. Численність результатів з успішним використанням одержаних гібридів свідчить про перспективність залучення інтрогресивної рекомбінантної мінливості в селекцію пшениці м'якої озимої [7]. Це підвищує ймовірність виведення селекційних форм з вищою, ніж у стандарту, реальною (господарською) продуктивністю. Найбільшу цінність для селекції мають лінії, які виділились за комплексом ознак у роки із сильним розвитком хвороб.

В результаті віддаленої гібридизації у відділі загальної та молекулярної генетики СГІ–НЦНС (м. Одеса) були створені оригінальні первинні інтрогресивні лінії, що відрізняються високою стійкістю до хвороб. Серед недоліків ліній

– пізньостиглість, низькі показники продуктивності, морозостійкості та якості. В результаті 3–8 насичувальних схрещувань адаптивного сорту пшениці м'якої озимої Одеська 267 з кращими з цих ліній, а також колекційними зразками, штучними видами пшениці та амфіплоїдами за участю *Aegilops tauschii* Coss., схрещування сорту Селянка з елітними синтетиками і подальших ступінчастих схрещувань одержаних гібридів з сучасними сортами СГІ–НЦНС та 6–8 самозапиленень одержано 736 удосконалених інтрогресивних ліній пшениці м'якої.

Мета досліджень – визначити успадкування стійкості до поширених хвороб та дати селекційну оцінку удосконаленим інтрогресивним лініям, визначити зв'язки між окремими агрономічними та господарсько-цінними ознаками і виділити лінії-донори, що поєднують високу продуктивність з максимальним проявом цінних ознак чужинного походження та адаптованих до умов вирощування на півдні України.

Матеріали і методи дослідження

У 2016–2019 рр. в селекційному (СР) та контрольному (КР) розсадниках вивчалися інтрогресивні лінії пшениці м'якої озимої різних генерацій, ступенів насичування та походження в обсязі 736 шт. В основному це похідні від схрещування низки сортів пшениці м'якої з 3 рекомбінантними первинними та 1 покращеною інтрогресивними лініями, 1 сортом, 1 колекційним зразком та 1 транслокантною лінією, 2 оригінальними амфіплоїдами за участю *Elymus sibiricus* L. та 6 амфіплоїдами за участю *Ae. tauschii*. Більшість з них створені на базі яро-озимих гібридів. Весь експериментальний матеріал одержано методом Pedigree внаслідок численних багаторічних індивідуальних доборів на природному та штучному інфекційному фоні досліджених хвороб як при бекросуванні, так і після самозапилення. При цьому добір елітних рослин для створення ліній розпочинали з першої генерації, що розщеплюється, і проводили без будь-якого хімічного захисту рослин від хвороб та шкідників. При доборі ліній особливу увагу звертали на їхню константність як за окремими, в тому числі чужинними, ознаками, так і за їх комплексом.

Для одержання удосконалених інтрогресивних ліній пшениці використовували проміжні форми – 42-хромосомні синтетичні амфіплоїди тетраплоїдних видів пшениці (*T. durum* Desf., *T. dicoccum* Schuebl. та *T. militinae* Zhuk. et Migusch.) з *Ae. tauschii*. Також, застосовували насичувальні схрещування з оригінальними первинними інтрогресивними лініями Erythrospermum 200/97-2 (E200/97-2), Hostianum 242/97-1 (H242/97-1), і Erythrospermum 125/03 (E125/03), колекційним зразком H74/90-245 та оригінальними амфіплоїдами ЧЕ1342/98 і ЧЕ1345/98. Лінії E200/97-2, H242/97-1 та E125/03 створені від схрещування октоплоїдного тритикале АД825 (Гостіанум 237 / жито Воронежське СГІ) з сортом озимої твердої пшениці Чорномор і перезапилення гібридів F₃

пилком колекційного зразка Н74/90-245. Крім того, кілька удосконалених ліній одержані за участі сорту Віген, похідного від гібридизації з октоплоїдним НПЕА *Elytricum fertile* [8], інтрогресивної лінії E214/09-1 (H242/97-1 / Од.267*³ //Куяльник F_∞) або після заключного схрещування бекросованих гібридів з лінією МА1, яка має модифіковану транслокацію 1BL.1RS_m в генетичному фоні ярого сорту Paven 76 [25].

Колекційні зразки та амфіплоїди були отримані з робочих колекцій дикорослих видів і амфіплоїдів відділів загальної та молекулярної генетики і генетичних основ селекції СГІ–НЦНС, зібраних за роки їх існування. Так, зразок Н74/90-245 був створений в сільськогосподарському інституті «Добруджа» (колишньому Інституті пшениці та соняшнику, ППС), Генерал-Тошево (Болгарія) від схрещування (*T. aestivum* Tom Pouce Blanc / АД(*T. timopheevii* Zhuk. / *Ae. tauschii* ssp. *strangulata*) // *T. aestivum* Аврора /3/ *T. aestivum* Русалка). В Національному центрі генетичних ресурсів рослин України Інституту рослинництва (НЦГРРУ ІР) ім. В.Я. Юр'єва (м. Харків) він інтродукований під номером ІU029995. Ярий синтетичний амфіплоїд ПЕАГ (*T. dicoccum* u-244569 / *Ae. tauschii* k-110, A^uBD) створено М.С. Летифовою на Дербентській дослідній станції Всесоюзного інституту рослинництва і отримано від к.б.н. Р.Л. Богуславського (НЦГРРУ ІР ім. В.Я. Юр'єва) (каталожний № UA0500010). Амфіплоїд Жирова (*T. militinae* / *Ae. tauschii*, A^uGD) створено Є.Г. Жировим в Краснодарському науково-дослідному інституті сільського господарства (Росія) і отримано також із НЦГРРУ ІР ім. В.Я. Юр'єва (каталожний № UA0500016). Амфіплоїди (геномно-заміщені форми, 2n=42, ABS^t) ЧЕ1342/98 та ЧЕ1345/98 отримано нами від схрещування сорту пшениці твердої озимої Чорномор з ярим октоплоїдним НПЕА *Elytricum fertile* і подальшим заміщенням геному D м'якої пшениці S^t геномом тетраплоїдного виду *E. sibiricus*. Ярі елітні синтетики (*T. durum* Altar 84 / зразки *Ae. tauschii*, ABD) створені в СІММУТ (Мексика) [28] і отримані нами від чл.-кор. НАН України О.І. Рибалки. Згідно з літературними та нашими попередніми даними всі вихідні лінії, зразки та амфіплоїди мають високу стійкість до борошнистої роси, листкової, жовтої і стеблової іржі [8; 25; 27; 28].

Різноманіття батьківських форм, залучених у схрещування з сортами СГІ–НЦНС, було класифіковано в залежності від джерела стійкості (табл. 1). Це розділення досить умовне, оскільки в родовід зразка Н74/90-245, як і амфіплоїдів ПЕАГ і АД Жирова, входить *Ae. tauschii*. Однак лише похідні зразка Н74/90-245 мають пшенично-житню транслокацію (ПЖТ) 1BL.1RS та *T. timopheevii* в родоводі, а синтетики, що віднесені до джерела «*Ae. tauschii*», не мають в родоводі інших чужинних джерел стійкості, крім різних зразків егілопса. В клас «Інші» об'єднані батьківські форми, які не мають спільного походження, через малочисельність та статистичну незначущість їх похідних.

Таблиця 1.

Класифікація батьківських форм, залучених в схрещування, в залежності від джерел стійкості

Джерело стійкості	Батьківські форми, залучені в схрещування для одержання інтрогресивних ліній
H74/90-245	H74/90-245; E200/97-2; H242/97-1; E125/03; E214/09-1
Амфіплоїди	ПЕАГ; АД Жирова
<i>Ae. Tauschii</i>	ES4 (CIGM87.2775, WX193 ¹⁾); ES17 (CIGM87.2760, WX220); ES20 (CIGM87.2761, WX221); ES25 (CIGM86.942, WX224);
Інші	ЧЕ1342/98; ЧЕ1345/98; Віген; МА1

¹⁾ Пропис комбінації схрещування та № зразка *Ae. tauschii* по каталогу СУММІТ [28].

Польові досліді були закладені у сівозміні відділу селекції та насінництва пшениці СГІ–НЦНС згідно загальноприйнятої схеми селекційного процесу самозапильних культур. Попередник – чорний пар. В СР (2016 р.) матеріал був висіяний 1-рядковими ділянками: довжина рядка 1,15 м, площа живлення окремої рослини 30 × 5 см². Для визначення стійкості до листової та стеблової іржі матеріал додатково сіяли в інфекційному розсаднику відділу фітопатології та ентомології СГІ–НЦНС на штучному фоні цих хвороб з обсівом накопичувача (суміш високосприйнятливих сортів, інтенсивність ураження яких усіма дослідженими хворобами була 1–2 бали). Інокуляцію проводили сумішню рас листової та стеблової іржі [1; 20].

Для визначення продуктивності та окремих показників якості зерна відібрані лінії були висіяні в КР (2017–2019 рр.) без повторності. Посів провадився селекційною тракторною сівалкою ССФК-7 з порційним апаратом, облікова площа ділянки 5 м² з розрахунку по 450–500 схожих зерен на 1 м² (норма висіву 4,5 млн зерен/га). Сорти-стандарти (Антонівка, Куяльник, Ліра, Мудрість, Традиція, Наснага та ін.) та рекурентну форму (Одеська 267) сіяли через кожні 10 номерів в три-чотирикратній повторності. Внесення добрив здійснювали згідно з технологічною картою інституту: 1) під передпосівну культивуацію вносили 150 кг/га нітроамфоски; 2) ранньовесняне підживлення по таломерзлому ґрунту проводили аміачною селітрою в дозі 200 кг/га за допомогою сівалки СЗ-3,6; 3) підживлення по листу здійснювали обприскуванням баковою сумішшю із використанням карбаміду з розрахунку 10–12 кг/га. Урожай, вирощений суцільним способом, збирали селекційним комбайном «Сідмаїстер-125».

Матеріал оцінювався за рядом показників: дата колосіння, висота рослин, урожайність, якість зерна. Стійкість до більшості хвороб оцінювали три рази за сезон: на стадіях виходу колоса в трубку, цвітіння і молочної стиглості зерна, до стеблової іржі – на стадіях цвітіння, молочної і повної стиглості зерна. При цьому останній облік припадав на період максимального розвитку хворо-

би. Ступінь ураження рослин визначали за 9-бальною інтегрованою шкалою, розробленою на основі модифікованої шкали Саарі і Прескотта [1]. За цими обліками розраховували площу під кривою розвитку стійкості до хвороби (S), яка служила інтегральним показником стійкості ліній для кореляційного аналізу [1]:

$$S = S(Y_i + Y_{i+1}) * (t_{i+1} - t_i) / 2,$$

де: Y – оцінка стійкості (бал); t – дата обліку; i – номер обліку.

Вміст білка визначали у цілнормаленому борошні за методом К'ельдаля на приладі Kjeltec-Auto 1030 ("FOSS", Швеція), а масу тисячі зерен (МТЗ) за загальноприйнятою методикою (ДСТУ 4138-2002) [5].

Відмінності досліджених показників від значень стандартів легітимізували за допомогою стандартного відхилення ($\pm SD$). Емпіричні та розраховані показники врожайності, МТЗ, вмісту білка були скомбіновані методом суми рангів, як це запропоновано [23]. Генотипи, що мали найвищу суму скоригованих рангів за агрономічними ознаками, показниками якості та стійкості, вважались ефективними для добору за комплексом ознак.

Кореляційний аналіз виконували розраховуючи непараметричний коефіцієнт кореляції Спірмена (R_{sp}), який не вимагає нормальності розподілу даних. У разі необхідності визначали ліміти варіації (LV), критерій Фішера (F) та ступені вірогідності того чи іншого показника, критерію або коефіцієнта (p). Для спрощення подачі матеріалу в таблицях і тексті статті наводяться уніфіковані загальноприйняті позначення ступеню достовірності визначених нами або взятих з літератури показників, критеріїв і коефіцієнтів: * – вірогідно при $p < 0,05$; ** – вірогідно при $p < 0,01$; *** – вірогідно при $p < 0,001$. Позначення хвороб в таблицях і тексті наведені у відповідності з міжнародним каталогом генних символів [26].

Результати

У 2016 р. в СР було вивчено 736 новостворених інтрогресивних ліній різного рівня стійкості до однієї або групи хвороб. Переважна більшість з них уже були відібрані як константні на дослідній ділянці відділу загальної та молекулярної генетики або в інфекційному розсаднику відділу фітопатології та ентомології і являли собою потомство кількох рослин. Частина ліній були потомством окремих, стійких до тієї чи іншої хвороби рослин, відібраних безпосередньо перед передачею їх у СР. Фітопатологічна оцінка ліній почасти підтвердила їх рівень стійкості до зазначених хвороб, проте зіставлення бальних оцінок виявило досить широку варіабельність ступеня враження ліній борошнистою россою, листковою іржею і септоріозом за роками. Кореляція між бальними оцінками стійкості до однієї і тієї ж хвороби, одержаними на одних і тих же лініях в різні роки їх вирощування, варіювала в залежності від вибірки ліній від $R_{sp} = 0,40^{***}$ до $R_{sp} = 0,45^*$ для борошнистої роси, в межах $R_{sp} = 0,49^{***} - 0,82^{***}$ для листкової іржі і складала $R_{sp} = 0,33^{***}$ для септоріозу. Можливо, це зумовлено змінами

расового складу популяцій патогенів, що підтверджується свідченнями фітопатологів [1; 15] і наявністю в матеріалі неідентифікованих малоефективних расоспецифічних генів стійкості.

Дещо інше пояснення стосується схожої реакції матеріалу на жовту іржу ($R_{sp}=0,17-0,25^*$), де різні за роками бали у тих самих ліній можуть зумовлюватися, крім зазначеної вище причини, вогнищним нерівномірним характером прояву хвороби. Проте, за реакцією до стеблової іржі, інтрогресивні лінії більшою мірою різнилися залежно від походження матеріалу, ніж від умов року, а їх бальна оцінка була найбільш постійною за роками ($R_{sp}=0,73^{***}-0,84^{***}$). Виключенням є лише кореляція між даними, одержаними на природному фоні в 2017 р., та оцінками інших років, коли обліки проводились в інфекційному розсаднику ($R_{sp}=0,37-0,38$). Це очевидно зумовлено наявністю штучного суцільного інфекційного фону хвороби з однаковим інфекційним навантаженням і расовим складом у різні роки.

Досить часто, лінії, стійкі до стеблової іржі, проявляли стійкість і до листкової, але уражувались жовтою іржею. Проте, виділені окремі лінії, що мають стійкість до всіх видів іржі (E218/09, AIL1073/16, PIL956/16, PIL578PH16, PIL692/18 та ін.). У цьому відношенні найефективнішими виявилися похідні від схрещування АД825 / Чорномор F₃ // Н74/90-245 (опосередковані похідні зразка Н74/90-245), а також безпосередні похідні самого Н74/90-245 (табл. 2). В СР добір ліній проводили за зовнішнім виглядом (загальна селекційна оцінка ≥ 3 бали) та константністю за ознаками інтересу (стійкість до хвороб та морфології рослини). Із 736 досліджених ліній в контрольний розсадник 2017 року (КР-2017) було відібрано 120, в у КР-2018 – 24 лінії.

Інші лінії не виглядали селекційно привабливими (загальна оцінка 2 бали), розщеплювались або не мали ознак інтересу. Тому, протягом 2016–2017 рр. як в СР, так і в КР серед матеріалу, що розщеплювався але привертав увагу, для одержання гомозиготних ліній було додатково проведено індивідуальний добір кращих рослин (по 3–5 колосів з лінії) з ознаками стійкості до поширених хвороб. В 2018 р. потомство цих рослин було розмножене повторно в СР, перевірене на стійкість до відповідних хвороб, і восени стійкі гомозиготні лінії (всього – 142 лінії) висіяні в КР 2019 року (табл. 2). Варто підкреслити, що в усі роки досліджень крім 2017 відзначалося поширення бурої іржі, в 2015 р. – жовтої, а в 2016 році були зафіксовані епіфітотії обох цих хвороб. В 2017 р. спостерігався природний прояв стеблової іржі. Крім того, в 2016, 2017 і 2019 рр. відзначалося поширення борошнистої роси і септоріозу.

Слід зазначити, що серед переданих до КР ліній високосприйнятливих до дії хвороб (на рівні накопичувачів) майже не спостерігалось; найуразливіші лінії за реакцією до хвороб знаходились на рівні стандартів. Це зумовлено відносно слабким природним фоном досліджених хвороб, досить значним числом схрещувань з сучасними сортами, а також проведеним в СР доббором. В цілому, найбільше виділено ліній, стійких до листкової або жовтої іржі, що відобража-

Таблиця 2

Стійкість інтрогресивних ліній, переданих в контрольний розсадник,
до поширених хвороб, 2015–2019 рр. (Фаза максимального розвитку хвороби)

Джерело стійкості	Хвороба ¹⁾	N ²⁾	% ліній з реакцією (бали)					Статистичні показники ³⁾		
			Сприйнятливих			Стійких		M	SD	LV
			1-2	3-4	5	6-7	8-9			
H74/90-245	Pm	77	-	45,5	23,4	31,2	-	4,8	1,32	3-7
	Lr		2,6	50,6	2,6	40,3	3,9	4,8	1,68	2-8
	Yr		-	33,8	6,5	59,7	-	5,7	1,42	3-7
	Sr		1,3	13,0	13,0	58,4	14,3	6,0	1,45	2-8
	Stb		1,3	88,3	9,1	1,3	-	3,8	0,63	2-7
Амфіплоїди	Pm	57	-	52,6	24,6	22,8	-	4,5	1,15	3-7
	Lr		-	22,8	3,5	38,6	35,1	6,4	1,75	3-8
	Yr		-	61,4	8,8	28,1	1,7	4,7	1,17	3-8
	Sr		1,8	84,2	8,8	5,3	-	3,8	0,82	2-6
	Stb		3,5	91,2	5,3	-	-	3,9	0,48	2-5
<i>Ae. tauschii</i>	Pm	113	3,5	45,1	28,3	21,2	1,8	4,5	1,36	2-8
	Lr		4,4	25,7	8,0	54,9	7,1	5,8	1,71	2-8
	Yr		8,0	32,7	5,3	48,7	5,3	5,3	1,78	2-8
	Sr		18,6	42,5	16,8	18,6	3,5	4,2	1,75	1-8
	Stb		3,5	90,3	4,4	1,8	-	3,6	0,78	2-7
Інші	Pm	39	7,7	61,5	20,5	10,3	-	4,0	1,18	1-6
	Lr		10,3	66,7	2,6	20,5	-	4,2	1,29	2-7
	Yr		2,6	56,4	7,7	33,3	-	4,7	1,21	2-7
	Sr		7,7	69,2	10,3	12,8	-	4,0	1,14	2-7
	Stb		7,7	89,7	2,6	-	-	3,7	0,66	2-5

¹⁾ Pm, Lr, Yr, Sr, Stb – стійкість, відповідно, до борошнистої роси, листової, жовтої і стеблової іржі та септоріозу. ²⁾ N – Кількість інтрогресивних ліній. ³⁾ M – середнє значення ознаки по лініям; SD – стандартне відхилення; LV – ліміти варіації (min-max).

ють дещо вищі середні значення бальних оцінок стійкості (табл. 2). Це пов'язано з успішною інтрогресією чужинних Lr і Yr генів з усіх джерел, залучених до гібридизації. Висока тривала стійкість до стеблової іржі спостерігається лише серед похідних колекційного зразка H74/90-245. Серед похідних амфіплоїдів за участю *Ae. tauschii* такі лінії зустрічаються дуже рідко; переважна більшість ліній, які проявляють стійкість до стеблової іржі (7–8 балів) при першому обліку (фаза цвітіння), поступово втрачають її протягом дозрівання і мали оцінку 2–4 бали під час передзбиральних обліків.

Аналогічна закономірність спостерігалась і стосовно мексиканських синтетиків, які послужили вихідними формами. Стійких до борошнистої роси ліній

було виділено мало, і їх бальна оцінка залежала від умов року, а до септоріозу – стійкості практично не спостерігалось; кращі лінії проявляли помірну сприйнятливість (4–5 балів) на рівні стандартів. Всього 3 лінії (PIL686R17, PIL688R17 та PIL578PH16) з усіх досліджених в КР (1 %) перевищували бальні оцінки стандартів, при чому така реакція на септоріоз принаймні двох із них скоріш за все має не генетичну, а фізіологічну причину (пізньостиглість) і проявляється не кожного року. Означене відобразилося в нижчих значеннях статистичних показників M і SD (табл. 2 і 4).

Дані кореляційного аналізу показали наявність слабого позитивного зв'язку ($R_{sp}=0,26^{**}$) урожайності лише зі стійкістю до септоріозу (у 2017 р.) і жовтої іржі (у 2019 р.). Відсутність кореляції урожайності зі стійкістю до видів іржі очевидно пов'язана з відносно слабким природним фоном досліджених хвороб. Припускаємо також можливість різноспрямованої дії генетичних детермінант стійкості. Тобто присутність в геномі ліній чужинного генетичного матеріалу іноді може викликати щуплість зерна. Цим можна пояснити тенденцію негативного зв'язку стійкості до іржі з МТЗ в окремих випадках (табл. 3). Зауважимо, що на штучному інфекційному фоні при дуже сильному інфекційному навантаженні стеблової іржі ця кореляція, як правило, позитивна (рис. 1).

Позитивний зв'язок стійкості з вмістом білка, що спостерігається у більшості варіантів досліду (табл. 3) і відповідає літературним даним [4], пояснюється погіршенням умов наливу зерна внаслідок ураження патогенами [11]. Натомість негативна кореляція ($R_{sp}=-0,48^*$) між стійкістю до септоріозу і вмістом білка у 2018 р. можливо викликана щуплістю зерна у сильно уражених ліній, на користь чого свідчить позитивна кореляція ($R_{sp}=0,30$) між стійкістю до септоріозу і МТЗ. Достовірна позитивна кореляція між показниками стійкості ліній до різних хвороб, яка спостерігається у більшості варіантів досліду (табл. 3), очевидно, є наслідком штучного добору на групову стійкість, а також генетичного зчеплення між окремими Lr і Sr генами у батьківських ліній.

Так склалося, що умови проведення досліду в контрольному розсаднику в 2017–2019 роках були несхожими за впливом на розвиток рослин і несприятливими для пшениці, зокрема через надто пізній посів, а також сукупність агротехнічних і метеорологічних чинників. Це проявилось у відносно низькій урожайності стандартів ($M=62,7$ ц/га; $LV=40,8-83,5$ ц/га), порівняно з показниками минулих років [27], та у наявності вірогідного впливу умов року на їхню урожайність ($F=29,0^{***}$). В КР селекційна оцінка показала, що в переважній більшості, лінії з високою стійкістю до кількох хвороб характеризувались низькою врожайністю, вмістом білка або дрібним зерном. Проте, кожного року з низькою частотою виділялись лінії, які в даних умовах перевершували стандарти за окремими ознаками або їх комплексом. Як правило, такі лінії відрізнялись помірною стійкістю до однієї-двох хвороб і помірною сприйнятливістю до інших. Так, за урожайністю, середні значення стандартів перевищували наступні лінії: AIL1161/16 – 75,4 ц/га (2017 р.); AIL334/17 – 71,0 ц/га (2018

Таблиця 3

Результати кореляційного аналізу ознак у інтрогресивних ліній

Рік урожаю	Пари ознак (R_{sp})							
	Стійкість до	Урожайність	Вміст білка	МТЗ	Стійкість до хвороб ¹⁾			
					Pm	Lr	Yr	Sr
2017 (120)	Pm	0,04	0,22*	-0,00				
	Lr	0,05	0,00	0,00	-0,10			
	Yr	-0,10	0,03	0,17	0,44***	0,25**		
	Sr	0,02	0,30**	-0,09	0,31***	0,21*	0,15	
	Stb	0,26**	-0,15	-0,09	-0,09	0,14	-0,29**	-0,08
2018 (24) ²⁾	Pm	-0,13	0,29	0,52**				
	Lr	-0,13	0,46*	-0,16	0,39*			
	Yr	-0,18	0,39	-0,17	0,46*	0,61***		
	Sr	-0,02	0,05	-0,30	0,37	0,48*	0,74***	
	Stb	-0,18	-0,48*	0,30	-0,06	-0,14	-0,26	-0,19
2019 (142)	Pm	-0,04	0,06	0,15				
	Lr	-0,12	-0,04	0,27*	0,06			
	Yr	0,26**	0,31***	0,20*	0,25**	0,00		
	Sr	-0,03	0,25**	-0,21*	-0,16	-0,07	-0,01	
	Stb	0,15	0,10	0,08	-0,15	0,17*	0,17*	0,08

* – вірогідно при $p < 0,05$; ** – вірогідно при $p < 0,01$; *** – вірогідно при $p < 0,001$.

¹⁾ Pm, Lr, Yr, Sr, Stb – стійкість, відповідно, до борошнистої роси, листової, жовтої і стеблової іржі та септоріозу. ²⁾ В дужках вказана кількість інтрогресивних ліній.

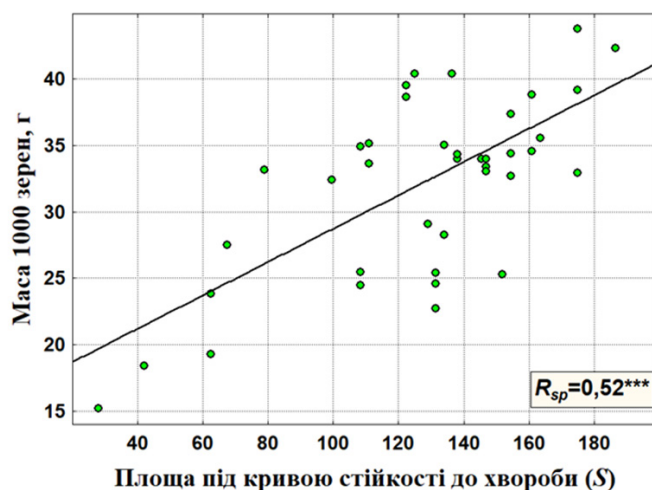


Рис. 1. Зв'язок маси тисячі зерен з показником стійкості (S) [1] інтрогресивних ліній пшениці на штучному фоні стеблової іржі в польовому інфекційному розсаднику (широкорадний посів)

Таблиця 4

Характеристика кращих ліній з груповою стійкістю до хвороб

Лінія ¹⁾	КР	Стійкість до (балл) ²⁾					Ур., ³⁾ ц/га	Б, ³⁾ %	МТЗ, ³⁾ г
		Pm	Lr	Yr	Sr	Stb			
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
PIL939/16	2017	7	7-8	8	4	4	57,1	12,6	38,2
E218/09		6	7	7	8	4	50,5	12,9	37,9
AIL1073/16		5-6	6-8	6-7	7	4	64,1	11,9	40,4
E2792/14		6	8;7	4-7	7	4	60,9	12,0	34,6
PIL686R17		7	6-7	7	3	7	34,4	9,1	43,8
AIL1049/16		5	6-7	4-7	5-6	4	58,1	12,2	40,9
AIL229/16		4	7	5	6	5	57,4	12,6	34,4
AIL1161/16		5	6-8	4	7-8(6)	4	75,4	12,6	35,7
AIL375/16		6	7-8	4	4	5	49,2	12,0	39,6
PIL956/16		2-3	7	6	5-7	2	40,5	12,6	43,2
PIL856/16		5	5-7	7	4	3	54,0	11,0	39,3
AIL213/16		5	6-7	5-7	4	4	51,4	12,3	40,7
AIL379/16		6	4-8	4-7	4	4	58,6	11,5	36,9
AIL299/16		6	7-8	4-5	3-4	4	60,5	12,8	36,4
St⁴⁾		3	3-4	3-5	3-4	3-4	56,1	11,0	38,7
<i>M⁴⁾</i>		4,6	5,4	5,2	4,2	3,7	48,2	11,5	39,0
<i>SD⁴⁾</i>		1,3	1,9	1,5	1,4	0,7	9,9	0,9	3,4
AIL381/18	2018	4-6	6;4-7	5-7	7-8	3	60,4	10,2	35,9
E196/09		6-7;6	3-5	7	6-7(5)	2	68,8	11,0	41,8
AIL1047/16		5-6	7	4-7	4-6	4	70,3	10,8	42,5
AIL1050/16		5-6	7	3-7	4-6	4	69,0	10,7	40,7
AIL334/17		3-5	5-7	4	4-7	4	71,0	10,5	38,8
St⁴⁾		3-6	3-4	4-6	2-3	3-4	66,3	10,4	40,8
<i>M⁴⁾</i>		4,7	4,5	5,6	4,1	3,7	64,6	10,5	37,1
<i>SD⁴⁾</i>		1,3	1,5	1,3	1,8	0,6	11,8	0,6	3,2
PIL768/16	2019	6-7	7-9	7-8	3	4-5	46,0	11,6	47,0
PIL578PH16		6-8	7-8	6-7	7	3-7	46,2	13,6	23,4
PIL692/18		4-5	7-8	7	7	4	71,0	10,8	39,0
PIL451PH18		5-8	5-8	5-8	3	4-5	78,4	12,3	35,0
PIL702/18		3-5	7-8	7	6	4	63,0	10,1	37,7
E212/09		7-8	5-7;6	6-7	6-7	3-4	70,6	10,6	44,5
AIL72PH18		3-5	7-8	5-6	6	4-5	66,6	10,3	35,5
PIL687/18		4-5	7-8	6-7	3	4-5	71,6	10,5	42,4

Закінчення таблиці 4

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
AIL76PH18		3-5	7-8	5-6	6	3-4	72,4	10,9	34,3
AIL341/18		4-6	6(4)-7	4-7	7	4-5	70,6	12,7	35,4
PII355PH18		4	6-7	7	3	5	73,0	12,0	40,1
St ⁴⁾		3-6	3-5	4-6	2-4	3-5	72,4	10,1	38,6
<i>M</i> ⁴⁾		4,3	6,0	5,1	4,8	4,4	63,9	10,6	37,1
<i>SD</i> ⁴⁾		1,3	1,7	1,7	2,0	0,8	9,2	0,8	3,2

¹⁾ Лінії ранжовані за сумою балів стійкості в межах кожного року. Враження накопичувачів інфекції та індикатора високої сприйнятливості до хвороб (Одеська напівкарликова) – 1-2 бали кожного року. ²⁾ Позначення 3-7 означає розмах варіації бальних оцінок по рокам дослідження, 7;3 – розщеплення, 7(3) – серед стійких в основному рослині зрідка зустрічались сприйнятливі. ³⁾ Ур. – урожайність; Б – загальний вміст білка; МТЗ – маса 1000 зерен. ⁴⁾ St – значення стандартів; M – середнє значення ознаки по досліді; SD – стандартне відхилення.

р.); PII451PH18 – 78,4 ц/га (2019 р.). За абсолютними значеннями комплексу ознак (урожайність, вміст білка, МТЗ), відповідно, виділились лінії різного походження (табл. 4, 5): AIL1073/16, AIL1049/16 (2017 р.); E196/09, AIL1047/16 (2018 р.); PII692/18, PII355PH18 (2019 р.).

Недоліками переважної більшості інтрогресивних ліній є їх пізньостиглість, інколи високорослість, ксероморфна структура рослини, важкий вимолот зерна та нестійкість до вилягання. Так, 21 % усіх досліджених ліній (переважно з джерела «*Ae. tauschii*») погано обмолочувались комбайном, хоча ступінь прояву цього недоліку був різним. А найпродуктивніша в 2017 р. лінія AIL1161/16 характеризувалась схильністю до вилягання, а також колосилась в умовах досліді на 3–4 дні пізніше стандартів, що при настанні характерної для півдня ранньої літньої посухи може призводити до запалу зерна, зниження його урожайності та якості. Для подолання пізньостиглості доцільно схрещувати окремі стійкі до хвороб лінії з найбільш скоростиглими сучасними сортами.

Деякі лінії розщеплювались при пересіві ділянками за ознакою стійкості, хоча в інфекційному розсаднику вони були дібрані як константні (табл. 4). Крім того, гетерогенність спостерігалась стосовно морфологічних ознак – опушення листа і колоса, кольору стебла, колоса і остюків, а також у відношенні окремих агрономічних ознак (наприклад, форми куща, висоти рослини, дати колосіння, габітусу колоса) або їх комплексу, навіть за умови константності ліній за стійкістю до визначеної хвороби. Проте, виділено лінії, що характеризувались константністю і поєднували в собі стійкість до трьох видів іржі та борошнистої роси (табл. 4).

Таблиця 5

Походження кращих ліній з груповою стійкістю до хвороб

Назва лінії ¹⁾	Походження ²⁾
E196/09	Од.267/Е200/97-2//Од.267* ² /3/Панна F _∞
E212/09	Н242/97-1/Од.267* ³ //Куяльник F _∞
E218/09	Од.267/Н74/90-245 F ₂ //Од.267* ⁴ /3/Селянка F _∞
АІЛ229/16	Од.267/Н74/90-245 F ₂ //Од.267* ¹¹ /3/МА1 F ₄
АІЛ334/17	Од.267/АД Жирова//Од.267* ⁸ /3/ Ватажок F ₅
АІЛ375/16, АІЛ379/16	Од.267/АД Жирова//Од.267* ⁸ /3/Куяльник F ₄
АІЛ72РН18, АІЛ76РН18	Од.267/АД Жирова//Од.267* ⁸ /3/Зміна F ₅
АІЛ299/16	Зміна/3/Од.267/АД Жирова//Од.267* ⁸ F ₄
АІЛ1161/16, АІЛ341/18 АІЛ213/16, АІЛ381/18	Куяльник/4/(Од.267/Н74/90-245 F ₂ //Од.267* ⁴ /3/Селянка F ₄) F ₅
РІЛ768/16	Старшина//ПЕАГ/Селянка F ₆
РІЛ451РН18	Селянка/ES4 F ₂ //Од.267 F ₄ /3/Борвій F ₄
РІЛ856/16	Селянка/ES17 F ₂ //Селянка F ₄ /3/Куяльник F ₆
РІЛ939/16	Селянка/ES20 F ₂ //Селянка F ₇
РІЛ687/18	Селянка/ES20 F ₂ //Од.267 F ₄ /3/Ватажок F ₄
РІЛ692/18	Селянка/ES20 F ₂ //Од.267 F ₄ /3/Віген F ₄
РІЛ702/18, РІЛ355РН18	Селянка/ES20 F ₂ //Од.267 F ₅ /3/Гурт F ₄
РІЛ686R17	Селянка/ES25 F ₂ //Селянка F ₇
РІЛ956/16	Селянка/ES25 F ₂ //Од.267 F ₆
E2792/14, АІЛ1049/16, АІЛ1047/16, АІЛ1050/16	Е214/09-1/Гурт* ² F ₅
АІЛ1073/16	Е214/09-1/Гурт//Жайвір F ₆
РІЛ578РН16	CSph1b / E125/03 // CSph1b F _∞

¹⁾ Е – Еритроспермум, РІЛ – примітивна інтрогресивна лінія, АІЛ – удосконалена інтрогресивна лінія, РН – лінія з польового інфекційного розсадника відділу фітопатології та ентомології. ²⁾ Е200/97-2, Н242/97-1 та Е125/03 – тритикале АД825/*T. durum* Чорномор F₃//Н74/90-245; Н74/90-245 – Tom Pouce Blanc/АД(*T. timopheevii*/*Ae. tauschii* ssp. *strangulata*)//Аврора/3/Русалка; АД Жирова – АД(*T. militinae*/*Ae. tauschii*), ПЕАГ – АД(*T. dicoccum*/*Ae. tauschii*), ES4, ES17, ES20 та ES25 – *T. durum* Altar 84/зразки *Ae. tauschii*, Е214/09-1 (Н242/97-1/Од.267*³//Куяльник F_∞).

Обговорення

У нашому дослідженні найефективнішими з погляду одержання групової стійкості виявилися безпосередні та опосередковані похідні зразка Н74/90-245 із Болгарії. У первинних інтрогресивних ліній (Е200/97-2, Н242/97-1), виділених з цієї комбінації, з використанням електрофорезу запасних білків була виявлена пшенично-житня транслокація (ПЖТ) 1BL.1RS типу Кавказ/Аврора від зразка Н74/90-245, яка перейшла у спадок їхнім нащадкам – удосконаленим

лініям E214/09-1 (H242/97-1/Од.267*³//Куяльник F_∞), E218/09 (Од.267/H74/90-245 F₂ //Од.267*⁴/3/Селянка F_∞), E2792/14 (E214/09-1/Гурт*² F₅) [Козуб, 2019 неопубліковане]. Як відомо [26], 1RS плече цієї хромосоми несе малоефективний в сучасних умовах генний комплекс *Lr26/Sr31/Yr9/Pm8*. Хоча ефективність цих генів стійкості почасти втрачена через виникнення нових рас патогенів, зокрема вірулентної до *Sr31* високо агресивної раси стеблової іржі Ug99 [31], все ж позитивний ефект ПЖТ 1BL.1RS на прояв господарсько цінних і адаптивних ознак залишається і залежить від генетичного середовища, а також регіону вирощування пшениці [23]. За нашими даними лінії E218/09, E2792/14, як і вихідні форми (H74/90-245, E200/97-2, H242/97-1), характеризуються високою стабільною стійкістю до стеблової іржі протягом тривалого часу. Натомість, деякі інші лінії з ідентифікованою ПЖТ 1BL.1RS, які майже не мали ознак ураження іржею (7–8 балів) навіть у сприятливий для природного розвитку патогена 2017 рік, при підвищенні інфекційного навантаження на провокаційному штучному фоні збудника в польовому інфекційному розсаднику виявилися ураженими, хоча й помірно (4–5 балів). Аналогічна тенденція спостерігалась у роботі [24], коли окремі сорти з ПЖТ 1BL.1RS на природному фоні стеблової іржі в умовах півдня України проявляли високу стійкість (8–9 балів), а на штучному фоні вражались значно сильніше (2–4 бали). Тоді як інші сорти з 1BL.1RS мали різний рівень стійкості (6–8 балів). Тому необхідність введення інших ефективних *Sr* генів в генофонд ліній української селекції, в тому числі і тих, стійкість яких досі не подолана расами місцевої популяції патогена, не викликає сумніву.

Можливим механізмом досягнення високої групової стійкості означених ліній також може бути комбінування з іншими (в тому числі мінорними, малоефективними або подоланими) генами стійкості. Зокрема відомо, що в генотипі сортів (Ніконія, Селянка, Куяльник, Панна та ін.), які входять до родоводу удосконалених інтрогресивних ліній, присутній генний кластер *Pm38/Lr34/Yr18* [19]. Крім того, рекурентний генотип – Одеська 267 має низку подоланих неефективних самих по собі *Lr* і *Sr* генів, які у взаємодії з чужинними генами можуть підсилювати їх дію. Отже, взаємодія кластерів *Pm8/Lr26/Sr31/Yr9* і *Pm38/Lr34/Yr18*, за сприятливих умов та генетичних середовищ, може забезпечувати певний рівень стійкості. Зокрема, відомо про посилення стійкості до місцевої популяції рас листової іржі комбінації *Lr26+Lr34*, порівняно з відповідними моногенами [3]. Крім того, донори стійкості – вихідні інтрогресивні лінії (E200/97-2, H242/97-1) та зразок H74/90-245, від якого вони походять, мають у родоводі амфіплоїд AD (*T. timopheevii* / *Ae. tauschii*) із Болгарії. Тому ймовірно, що окремі ефективні гени стійкості походять від його складових. Так, наприклад моногени *Sr36* і *Sr37* від *T. timopheevii* забезпечують помірну сприйнятливність (4–5 балів) до стеблової іржі в умовах півдня України. В літературі є свідчення ефективності поєднання ПЖТ 1BL.1RS з іншими чужинними генами для досягнення високої групової стійкості [2; 19; 24].

Характер розподілу ліній за реакцією на ту чи іншу хворобу дозволяє припустити, що стійкість до видів іржі контролюється головними генами, оскільки вся сукупність ліній незалежно від джерела стійкості більш менш чітко розподіляється на дві основні групи (стійкі та сприйнятливі), з відносно невисокою часткою проміжних форм і характеризується високими значеннями *SD*. При цьому, аналогічно до [4], за виключенням комбінацій з мексиканськими елітними синтетиками (джерело «*Ae. tauschii*») реакція ліній на листову іржу була максимально варіабельною, порівняно з іншими хворобами, що свідчить про різний рівень генетичної детермінації ознаки у інтрогресивних ліній. Інша картина спостерігається стосовно борошністої роси і особливо септоріозу (табл. 2), де більшість ліній відносилася до сприйнятливих (3–4 бали), а розподіл характеризується високою часткою проміжних форм і низькими значеннями *SD*. Отже, несприйнятливості до цих хвороб найбільш стійких зразків може бути зумовлена позитивною трансгресією, має полігенну природу та походження з так званих мінорних незначних джерел стійкості і, на відміну від стійкості до видів іржі, не може бути легко передана нащадкам при схрещуванні.

Відсутність негативної кореляції урожайності зі стійкістю до листової (2017 р.) або стеблової (2018 р.) іржі, за відсутності інфекційного навантаження цих хвороб, уже само собою є позитивним фактом, оскільки свідчить про відсутність сильного негативного прояву чужинних генів. Відсутність аналогічної кореляції в інші роки, взагалі, відповідає даним літератури [4] і очевидно пов'язана з відносно слабким природним фоном досліджених хвороб, оскільки при сильному враженні рослин іржастими хворобами (понад 60 %) урожайність зерна різко знижується. В усякому разі, результати кореляційного аналізу вказують на можливість поєднання в одному генотипі високої стійкості до досліджених хвороб і врожайності на рівні стандартів зони.

При пересіві ліній ділянками часто спостерігалась їх гетерогенність за стійкістю та іншими ознаками. Можливо, наявність чужинного генетичного матеріалу у великій кількості негативно впливає на цитологічну стабільність і фертильність означених ліній. Тому вони позбуваються набутих ознак внаслідок анеуплоїдії чи перезапилення. Ймовірно видається також генетична нестабільність ліній на фоні їх цитологічної стабільності, що може бути зумовлено супресією чужинних генів [22], їх взаємодією між собою, розміщенням поблизу гетерохроматинових сегментів хромосом, внутрішньохромосомними перебудовами, рухом транспозонів або епігенетичною мінливістю [10; 13].

Взагалі, суттєвим недоліком високопродуктивних інтрогресивних ліній є відсутність стабільності урожайності в різних умовах [7]. Означене, як правило, притаманне похідним екологічно віддалених гібридів. Очевидно, ця закономірність розповсюджується і на міжвидову гібридизацію, яка, певною мірою, також є екологічно віддаленою. Варто зазначити, що в нашому дослідженні в КР кожного року, переважно, вивчалися інші лінії. Проте, у випадку повторного посіву деяких ліній наступного року або через рік, відзначена роз-

біжність результатів за дослідженими показниками, залежно від року врожаю насіння. Так, наприклад, лінія AIL1073/16 в 2017 р. перевершила, а в 2018 р. поступилася стандарту за урожайністю. Лінія AIL1161/16, що виділилась в КР 2017 р. за урожайністю і вмістом білка (табл. 4), була посередньою за цими ознаками в 2019 р. І навпаки, лінія AIL1047/16, яка в 2017 р. суттєво поступалася стандарту за урожайністю (47,3 ц/га), у 2018 р. перевищила його за абсолютними значеннями всіх досліджених ознак. Виділена в чинному дослідженні лінія E2792/14, ввійшла в кращі за комплексом ознак також і в нашому попередньому дослідженні [27], оскільки показала високу врожайність в посушливих умовах в 2016 р. Однак, лінія характеризується гетерогенністю за наявністю ПЖТ 1BL.1RS (Козуб, 2019 неопубліковане), і в 2019 р. вона поступилася стандарту за урожайністю та мала ознаки засмічення.

За результатами випробувань в КР в 2017 і 2019 рр., середньорання короткостеблова інтрогресивна лінія E2792/14 була виділена як найбільш продуктивна і широко залучена в схрещування з сучасними сортами і перспективними лініями СГІ–НЦНС як донор стійкості. З неї проведені індивідуальні добори для використання в подальшому селекційному процесі. Середньостигла інтрогресивна лінія AIL1161/16 залучена в схрещування з скоростиглими сучасними сортами для подолання пізньостиглості і схильності до вилягання. Пізньостиглі лінії E218/09, E212/09 і AIL1073/16 обмежено залучені в селекційний процес як донори групової стійкості до іржастих хвороб та борошнистої роси.

З отриманих нами даних виходить, що генетичне тло окремих інтрогресивних ліній, прямих або опосередкованих похідних зразка H74/90-245 (табл. 5), сприятливе для реалізації позитивного впливу ПЖТ 1BL.1RS як на господарсько цінні, так і на адаптивні ознаки в Одеській області. Роль ПЖТ як донора стійкості пшениці до жовтої і стеблової іржі в українській селекції не повинна недооцінюватися. Однак наявність 1RS хромосоми у селекційних лініях не гарантує стійкості до зазначених хвороб. З огляду на те, що нові патотипи *P. graminis* здатні долати опір генів, локалізованих в ПЖТ [31], пошук додаткових джерел стійкості стає все більш нагальним. При цьому роль так званих другорядних джерел у створенні генетичного середовища набуває актуальності. Отже пошук нових ефективних генів у генофонді диких співродичів, а також детальне дослідження незначних джерел стійкості до іржастих хвороб пшениці та їх поєднання є важливою передумовою досягнення високої тривалої стійкості.

На відміну від похідних зразка H74/90-245, жодна з похідних ліній MA1 з модифікованою ПЖТ 1BL.1RS_m [25] досі не ввійшла в кращі ні за стійкістю до хвороб, ні за агрономічними ознаками (табл. 5). Це суперечить даним [2], де стверджується про створення такої лінії (Фіто43/14) в комбінації Куяльник / MA1. Означена лінія характеризується груповою стійкістю до шести хвороб, урожайністю і якістю на рівні стандарту зони (Куяльник), хоча на 10–15 см вища за нього [2]. Можливо, в нашому дослідженні для цієї транслокації поки

що не створено підходяще генетичне тло, на якому вона могла б проявити свої переваги, або в умовах півдня України ПЖТ 1BL.1RS_m поступається за позитивним впливом на господарсько цінні і адаптивні ознаки інтактній транслокації 1BL.1RS через відсутність проксимального сегмента житнього хроматину з потужним QTL на розвиток кореневої системи, посухостійкість і продуктивність [21].

Висновки

1. В результаті дослідження низки оригінальних інтрогресивних ліній, створених шляхом віддаленої гібридизації, встановлена відсутність негативної кореляції урожайності зі стійкістю до борошнистої роси, листової та стеблової іржі як за відсутності, так і наявності природного інфекційного фону цих хвороб, що свідчить про відсутність сильного негативного прояву чужинних генів та уможливорює поєднання в одному генотипі високої стійкості і врожайності на рівні стандартів. Спостерігається позитивна кореляція між показниками стійкості ліній до різних хвороб, що очевидно є наслідком штучного добору на групову стійкість та генетичного зчеплення між окремими *Lr* і *Sr* генами у батьківських ліній.

2. Виявлена слабка достовірна позитивна кореляція ($R_{sp}=0,26^{**}$) урожайності зі стійкістю до септоріозу і жовтої іржі та стійкості до хвороб з вмістом білка і маси 1000 зерен, а також кореляція середньої сили ($R_{sp}=0,52^{***}$) маси тисячі зерен зі стійкістю до стеблової іржі на штучному інфекційному фоні, що пояснюється погіршенням умов наливу зерна внаслідок ураження патогенами.

3. Стійкість до видів іржі контролюється головними генами, а до борошнистої роси і септоріозу зумовлена позитивною трансгресією, має полігенну природу та походження з мінорних джерел стійкості і, на відміну від стійкості до видів іржі, не може бути легко передана нащадкам при схрещуванні.

4. Показана ефективність використання похідних колекційного зразка Н74/90-245, для отримання удосконалених інтрогресивних ліній, що поєднують гени стійкості до грибних патогенів, локалізовані в ПЖТ 1BL.1RS, з комплексами ефективних генів стійкості з інших джерел. Виявлено збільшення продуктивності у ліній з транслокацією 1BL.1RS, порівняно з іншими інтрогресивними лініями.

5. Шляхом схрещування різних джерел чужинних генів з сучасними сортами пшениці одержані селекційні лінії з полігенними комплексами стійкості до хвороб, високих значень МТЗ, вмісту білка а також морфологічних ознак, які позбавлені негативних якостей, притаманних дикорослим видам, та характеризуються груповою стійкістю до борошнистої роси і видів іржі різного ступеню, високою адаптивністю до умов вирощування на півдні України, посухо- та зимостійкістю, толерантністю до низьких агрофонів, високою якістю. За продуктивністю лінії сягають стандарту зони або перевищують його в суворих умовах та за технологічних відхилень в окремі роки і відносяться вже до категорії донорів стійкості.

Робота виконана при частковому фінансуванні за грантом D. CRDF Global Agreement № FSA3-19-65504-0 “Reducing impact of pathogens on yield: development of diagnostics for early” та на кошти держбюджетного проекту 23.00.04.03.Ф. Національної Академії аграрних наук України № 0116U000677, 2016–2020.

The authors declare the absence of any conflicts of interests.

Стаття надійшла до редакції 27.10.2020

Список використаної літератури

1. Бабаянц О.В. Основы селекции и методология оценок устойчивости пшеницы к возбудителям болезней / О.В. Бабаянц, Л.Т. Бабаянц. – Одесса: ВМВ, 2014. – 401 с.
2. Бабаянц О.В. Новый исходный материал для селекции пшеницы (*Triticum aestivum* L.) на групповую устойчивость к фитопатогенам / О.В. Бабаянц, Н.И. Сауляк, Л.Т. Бабаянц, К.П. Терновой, А.В. Галаев // Сборник научных трудов СГИ–НЦСС. – 2016. – Вып. 28 (68). – С. 68–75.
3. Галаев О.В. Ефективність різних генів стійкості до бурої іржі та їхніх комбінацій у міжлінійних гібридів пшениці ярої (*Triticum aestivum* L.) в умовах Півдня України / О.В. Галаев // Збірник наукових праць СГИ–НЦНС. – 2016. – Вып. 28 (68). – С. 109–122.
4. Демидов О.А. Вихідний матеріал для селекції пшениці м'якої озимої на високу стійкість до хвороб в умовах Лісостепу України / О.А. Демидов, Г.Б. Вологдіна, С.І. Волощук, О.В. Гуменюк, В.В. Кириленко, С.О. Хоменко // Фактори експериментальної еволюції організмів. – Київ, 2019. – Т. 24. – С. 63–69. doi: 10.7124/FEEO.v24.1080.
5. ДСТУ 4138-2002 Насіння сільськогосподарських культур. Методи визначання якості / Кіндрюк М.О. та ін. Держспоживстандарт України. – К., 2003. – С. 17–18. <https://www.studmed.ru/dstu-4138-2002-nasnnya-slskogospodarskih-kultur-metodi-viznachennya-yakosti/e073265435f.html>.
6. Ковалишина Г.М. Джерела стійкості проти збудника бурої іржі та їх використання у процесі створення сортів пшениці м'якої / Г.М. Ковалишина, Ю.М. Дмитренко // Plant Varieties Studying and Protection. – 2017. – Т. 13, № 4. – С. 379–386. doi: 10.21498/2518-1017.13.4.2017.117742.
7. Лифенко С.П. Інтрогресії в геномі пшениці м'якої від різних донорів – проблемний, але перспективний напрям селекції / С.П. Лифенко, Т.П. Нарган, М.Ю. Наконечний // Селекція і насінництво. – 2014. – Вып. 105. – С. 39–50. doi: 10.30835/2413-7510.2014.42043.
8. Моцний І.І. Застосування похідних неповного пшенично-елімусного амфіплоїда (НПЕА) *Elytricum fertile* в селекції пшениці м'якої озимої / І.І. Моцний, Т.П. Нарган, М.І. Єрняк, С.П. Лифенко // Вісник аграрної науки. – 2017. – Вып. 8. – С. 45–50. doi: 10.31073/agrovisnyk201708-08.
9. Моргун В.В. Пошук нових джерел стійкості пшениці озимої до основних збудників грибних хвороб / В.В. Моргун, Т.В. Топчій // Физиология растений и генетика. – 2016. – Т. 48, № 5. – С. 393–400. doi: 10.15407/frg2016.05.393.
10. Шпильчин В.В. Активність транспозонів як фактор втрати функції гена *fw2(T)* у нащадків штучних амфідиплоїдів *Triticinae* / В.В. Шпильчин, С.Ю. Михайлик, Т.К. Терновська // Фактори експериментальної еволюції організмів. – 2016. – Т. 19. – С. 51–54.
11. Топчій Т.В. Формування продуктивності різних за стійкістю сортів пшениці озимої під впливом грибних хвороб / Т.В. Топчій, Н.В. Сандецька // Plant Varieties Studying and Protection. – 2017. – Т. 13, № 4. – С. 416–422. doi: 10.21498/2518-1017.13.4.2017.117751.
12. Ahmadi J. Wild relatives of wheat: *Aegilops-Triticum* accessions disclose differential antioxidative and physiological responses to water stress / J. Ahmadi, A. Pour-Aboughadareh, S.F. Ourang,

- A.A. Mehrabi, K.H.M. Siddique // *Acta Physiol. Plant.* – 2018. – Vol. 40(5). – P. 90–104. doi: 10.1007/s11738-018-2673-0.
13. Antonyuk M.Z. Permanent genetic variability in the introgressive lines and amphidiploids of *Triticinae*. / M.Z. Antonyuk, V.V. Shpylchyn, T.K. Ternovska // *Cytol. Genet.* – 2013. – Vol. 47(4). – P. 242–251. doi: 10.3103/S0095452713040026.
 14. Arabbeigi M. Salinity tolerance of *Aegilops cylindrica* genotypes collected from hyper-saline shores of Uremia Salt Lake using physiological traits and SSR markers / M. Arabbeigi, A. Arzani, M.M. Majidi, R. Kiani, B.E.S. Tabatabaei, F. Habibi // *Acta Physiol. Plant.* – 2014. – Vol. 36(8). – P. 2243–2251. doi: 10.1007/s11738-014-1602-0.
 15. Babayants O.V. Race composition of *Blumeria graminis* (DC) Speer f. sp. *tritici* in the South of Ukraine and effectiveness of *Pm*-genes in 2004-2013 / O.V. Babayants, L.T. Babayants, V.A. Traskovetskaya, A. F. Gorash, N. I. Saulyak, A. V. Galaev // *Cereal Research Communications.* – 2015. – Vol. 43(3). – P. 449–458. doi: 10.1556/0806.43.2015.011.
 16. Bhatta M. Genome-wide association study reveals favorable alleles associated with common bunt resistance in synthetic hexaploid wheat / M. Bhatta, A. Morgounov, V. Belamkar, A. Yorgancilar, P. S. Baenziger // *Euphytica.* – 2018. – Vol. 214(11). – P. 200–209. doi: 10.1007/s10681-018-2282-4.
 17. Carretero R. Effect of leaf rust (*Puccinia triticina*) on photosynthesis and related processes of leaves in wheat crops grown at two contrasting sites and with different nitrogen levels / R. Carretero, M.O. Bancal, D.J. Miralles // *Europ. J. Agronomy.* – 2011. – Vol. 35(4). – P. 237–246. doi: 10.1016/j.eja.2011.06.007.
 18. Figueroa M. A review of wheat diseases – a field perspective / M. Figueroa, K.E. Hammond-Kosack, P.S. Solomon // *Molecular Plant Pathology.* – 2018. – Vol. 19(6). P. 1523–1536. doi: 10.1111/mpp.12618.
 19. Galaev A.V. Description of the soft wheat varieties of Ukrainian and Russian breeding by alleles of locus csLV34 closely connected with multipathogen resistance gene *Lr34/Yr18/Pm38* / A.V. Galaev, Yu.M. Sivolap // *Cytol. Genet.* – 2015. – Vol. 49(1). – P. 12–18. doi: 10.3103/S0095452715010041.
 20. Gorash A. Leaf rust resistance of bread wheat (*Triticum aestivum* L.) lines derived from interspecific crosses / A. Gorash, A. Galaev, O. Babayants, L. Babayants // *Zemdirbyste-Agriculture.* – 2014. – Vol. 101(3). – P. 295–302. doi: 10.13080/z-a.2014.101.038.
 21. Howell T. Mapping a region within the 1RS.1BL translocation in bread wheat affecting grain yield and canopy water status / T. Howell, I. Hale, L. Jankuloski, M. Bonafede, M. Gilbert, J. Dubcovsky // *Theor. Appl. Genet.* – 2014. – Vol. 127(12). – P. 2695–2709. doi: 10.1007/s00122-014-2408-6.
 22. Hurni S. The powdery mildew resistance gene *Pm8* derived from rye is suppressed by its wheat ortholog *Pm3* / S. Hurni, S. Brunner, D. Stirnweis, G. Herren, D. Peditto, R.A. McIntosh, B. Keller // *The Plant Journal.* – 2014. – Vol. 79(6). – P. 904–913. doi: 10.1111/tpj.12593.
 23. Lelley T. Influence of 1BL.1RS wheat-rye chromosome translocation on genotype by environment interaction / T. Lelley, C. Eder, H. Grausgruber // *J. Cer. Sci.* – 2004. – Vol. 39. – P. 313–320. doi: 10.1016/j.jcs.2003.11.003.
 24. Litvinenko M.A. The effects of wheat-rye translocations 1AL/1RS and 1BL/1RS on grain quality of winter bread wheat varieties / M.A. Litvinenko, M.M. Topal // *Scientific Journal “ScienceRise”.* – 2015. – Vol. 3(1 (8)). – P. 82–87. doi: 10.15587/2313-8416.2015.39150.
 25. Lukaszewski A. Manipulation of the 1BL.1RS translocation in wheat by induced homoologous recombination / A. Lukaszewski // *Crop Sci.* – 2000. – Vol. 40(1). – P. 216–225. doi: 10.2135/cropsci2000.401216x.
 26. McIntosh R.A. Catalogue of gene symbols for wheat: 2017 Supplement / R.A. McIntosh, J. Dubcovsky, W.J. Rogers, C.F. Morris, R. Appels, X.C. Xia // <https://shigen.nig.ac.jp/wheat/komugi/genes/macgene/supplement2017.pdf>.
 27. Motsnyi I.I. Development of winter wheat starting material using interspecific crossing for breeding for increased protein content / I.I. Motsnyi, M.A. Litvinenko, O.O. Molodchenkova,

- V.M. Sokolov, V.I. Fayt, V.Yu. Sechnyak // *Cytol. Genet.* – 2019. – Vol. 53(2). – P. 113–123. doi: 10.3103/S0095452719020075.
28. Morgounov A. High-yielding winter synthetic hexaploid wheats resistant to multiple diseases and pests / A. Morgounov, A. Abugalieva, K. Akan, B. Akın, S. Baenziger, M. Bhatta, Y. Zelenskiy // *Pl. Genet. Res.* – 2018. – Vol. 16(3). – P. 273–278. doi: 10.1017/S147926211700017X.
 29. O'Driscoll A.O. The wheat-*Septoria* conflict: a new front opening up? / A.O. O'Driscoll, S. Kildea, F. Doohan, J. Spink, E. Mullins // *Trends Plant Sci.* – 2014. – Vol. 19(9). – P. 602–610. doi: 10.1016/j.tplants.2014.04.011.
 30. Reynolds M. Drought adaptive traits derived from wheat wild relatives and landraces / M. Reynolds, F. Dreccer, R. Trethowan // *J. Exp. Bot.* – 2007 – Vol. 58(2). – P. 177–186. doi: 10.1093/jxb/erl25.
 31. Soko T. Yield loss associated with different levels of stem rust resistance in bread wheat / T. Soko, C.M. Bender, R. Prins, Z.A. Pretorius // *Plant Disease.* – 2018. – Vol. 102(12). – P. 2531–2538. doi: 10.1094/PDIS-02-18-0307-RE.
 32. Wellings C.R. Global status of stripe rust: a review of historical and current threats / C.R. Wellings // *Euphytica.* – 2011. – Vol. 179(1). – P. 129–141. doi: 10.1007/s10681-011-0360-y.

I. I. Motsnyi, O. O. Molodchenkova, A. P. Smertenko, M. A. Lytvynenko, Ye. A. Holub, L. T. Mishchenko

¹Plant Breeding & Genetics Institute – National Center of Seed and Cultivar Investigation

Ukraine, 65036, Odesa, Ovidiopol'ska road 3, e-mail: motsnyii@gmail.com

²Institute of Biological Chemistry, Washington State University, PO Box 646340, Pullman, WA 99164, USA, e-mail: andrei.smertenko@wsu.edu,

³Taras Shevchenko National University of Kyiv, NSC "Institute of Biology and Medicine",

st. Vladymyrska, 64/13, Kyiv, 01601, Ukraine, e-mail: lmishchenko@ukr.net.

DEVELOPMENT OF INTROGRESSION LINES OF WINTER BREAD WHEAT WITH TRAITS OF RESISTANCE TO PHYTOPATHOGENS

Abstract

Introduction. Wide hybridization is an important source of new genes for resistance to diseases for efficient breeding of wheat (*Triticum aestivum* L.) in particular due to the involvement of a wide range of an alien diversity and the ability to combine wheat and the alien resistance genes.

Aim. Investigate the resistance to widespread diseases and give the breeding evaluation of the advanced introgression lines developed by repeated crosses of amphiploids, primitive lines or collection samples with modern cultivars of winter bread wheat.

Methods. The field experiments were established in the crop rotation of the department of wheat breeding and seed production of PBGI–NCSCI according to the generally accepted scheme of the breeding process of self-pollinating crops. The degree of plant damage was determined on a 9-point integrated scale developed on the basis of a modified Saari and Precott scale. The protein content was determined by the Kjeldahl

method, the weight of thousand kernels (WTK) by the standard method (DSTU 4138-2002).

Results. A low frequency of combine of the group resistance with high yield and grain quality was registered. The genetic background of some introgression lines has been found to be favorable for realizing the positive effect of rye translocation 1BL.1RS on both economically valuable and adaptive traits in Southern Ukraine and the ability to combine with other resistance genes. A failure of a correlation of the resistance to powdery mildew, leaf and stem rusts with crop yield both in the absence and presence of a natural infectious pressure, as well as low positive connection ($R_{sp} = 0,26^{**}$) of the productivity with resistance to *Septoria* blight and yellow rust in only one variant of the experiment were established. A low significant positive correlation between the resistance and protein content and WTK, as well as between indexes of the line resistance to various diseases was observed in most cases, which is obviously a result of the artificial selection for group resistance. The breeding lines (E2792_14, AIL1161_16, E218_09, E212_09, AIL1073_16) with alien polygenic complexes for the resistance to rust diseases, high values of WTK, protein content and morphological traits; characterized by high productivity, adaptability, baking quality were isolated.

Conclusions. The lines are devoid of many of the negative qualities inherent to wild species, they can be a promising source for resistance to the diseases and may be of interest for further breeding work in Southern Ukraine.

Key words: *Triticum aestivum* L., introgression lines, resistance, productivity.

References

1. Babayants O.V., Babayants L.T. (2014) *Bases of breeding and methodology of assessments of wheat resistance to pathogens* [Osnovy selektsii i metodologiya otsenok ustoychivosti pshenitsy k vzbuditelnyam bolezney], Odessa, VMV, 401 p.
2. Babayants O.V., Sauliak N.I., Babayants L.T., Ternovyi K.P., Galaev O.V. (2016) “The new initial breeding material of wheat (*Triticum aestivum* L.) for selection to complex resistance to phytopathogenes” [“Novyi iskhodnyi material dlya selektsii pshenitsy (*Triticum aestivum* L.) na grupovuyu ustoychivost' k fitopatogenam”], *Collection of PBGI–NCSCI*, Odessa, 68(28), pp. 68–75.
3. Galaev A.V. (2016) “Effectiveness of different resistance genes to leaf rust and their combinations in interline hybrids of spring bread (*Triticum aestivum* L.) in South Ukraine” [“Efektyvnist' riznykh geniv stiykosti do buroyi irzhi ta yikhnikh kombinatsiy u mizhliniynykh hibrydiv pshenitsi yaroyi (*Triticum aestivum* L.) v umovakh Pivdnya Ukrayiny”], *Collection of PBGI–NCSCI*, Odessa, 68(28), pp. 109–122.
4. Demydov O.A., Volohdina H.B., Voloshchuk S.I., Humeniuk O.V., Kyrylenko V.V., Khomenko S.O. (2019) “Parent material for breeding winter wheat with high disease resistance under environments of forest-steppe of Ukraine” [“Vykhidnyi material dlya selektsiyi pshenitsi m"yakoyi ozymoyi na vysoku stiykist' do khvorob v umovakh Lisostepu Ukrayiny”], *Factors in experimental evolution of organisms*, 24, pp. 63–69. doi: 10.7124/FEEO.v24.1080.
5. DSTU 4138-2002 (2003) *Crop seeds. Methods of quality determination* [Nasinnya sil's'kohospodars'kykh kul'tur. Metody vyznachannya yakosti], Kindruk M. O. et al; Derzhspozhyvstandart of Ukraine, Kyiv, pp. 17–18. <https://www.studmed.ru/dstu-4138-2002-nasnyia-slskogospodarskih-kultur-metodi-viznachennya-yakost/e073265435f.html>.
6. Kovalyshyna H. M., Dmytrenko Yu. M. (2017) “Sources of resistance to brown rust pathogen and their use in the development of soft wheat varieties” [“Dzherela stiykosti proty zbudnyka buroyi irzhi ta yikh vykorystannya u protsesi stvorennia sortiv pshenitsi m"yakoyi”], *Plant Varieties Studying and Protection*, 13(4), pp. 379–386. doi:10.21498/2518-1017.13.4.2017.117742.

7. Lyfenko S.Ph., Nargan T.P., Nakonechny N.Ju. (2014) “*Problematic but prospective direction of breeding: introgressions into genome of winter bread wheat different donors*” [“Introhesiyyi v genom pshenytsi m'yakoyi vid riznykh donoriv – problemnyi, ale perspektyvnyi napryam selektsiyi”], *Breeding and seed production*, 105, pp. 39–50. doi:10.30835/2413-7510.2014.42043.
8. Motsnyi I.I., Narhan T.P., Yeryniak M.I., Lyfenko S.Ph. (2017) “*Application of derivatives of incomplete wheat-wildrye amphiploid (WWRA) Elytricum fertile in selection of winter soft wheat*” [“Zastosuvannya pokhidnykh nepovnoho pshenychno-elimusnoho amfiployida (NPEA) *Elytricum fertile* v selektsiyi pshenytsi m'yakoyi ozymoyi”], *Bulletin of Agricultural Science, Ukraine*, 8, pp. 45–50. doi: 10.31073/agrovisnyk201708-08.
9. Morgun V. V., Topchiy T. V. (2016) “*The search for new sources of winter wheat resistance to the main pathogens of fungal diseases*” [“Poshuk novykh dzherel stiykosti pshenytsi ozymoyi do osnovnykh zbudnykiv hrybnykh khvorob”], *Plant Physiology and Genetics*, 48(5), pp. 393–400. doi: 10.15407/frg2016.05.393.
10. Shpylchyn V. V., Mykhailyk S. Yu., Ternovska T. K. (2016) “*Transposons activity as a factor of loss Iw2(T) gene function in the offsprings of artificial Triticinae amphidiploids*” [“Aktyvnist' transpozoniiv yak faktor vtraty funktsiyi hena Iw2(T) u nashchadkiv shtuchnykh amfidyploidyv *Triticinae*”], *Factors in experimental evolution of organisms* 19, pp. 51–54.
11. Topchiy T.V., Sandetska N.V. (2017) “*Formation of the productivity of winter wheat varieties with various degree of resistance under the influence of fungal diseases*” [“Formuvannya produktyvnosti riznykh za stiykistyv sortiv pshenytsi ozymoyi pid vplyvom hrybnykh khvorob”], *Plant Varieties Studying and Protection*, 13(4), pp. 416–422. doi: 10.21498/2518-1017.13.4.2017.117751.
12. Ahmadi J., Pour-Aboughadareh A., Ourang S.F., Mehrabi A.A., Siddique K.H.M. (2018) “*Wild relatives of wheat: Aegilops–Triticum accessions disclose differential antioxidative and physiological responses to water stress*”, *Acta Physiol. Plant*, 40(5), pp. 90–104. doi: 10.1007/s11738-018-2673-0.
13. Antonyuk M. Z., Shpylchyn V. V., Ternovska T. K. (2013) “*Permanent genetic variability in the introgressive lines and amphidiploids of Triticinae*”, *Cytol. Genet.*, 47(4), pp. 242–251. doi: 10.3103/S0095452713040026.
14. Arabbeigi M., Arzani A., Majidi M. M., Kiani R., Tabatabaei B. E. S., Habibi F. (2014) “*Salinity tolerance of Aegilops cylindrica genotypes collected from hyper-saline shores of Uremia Salt Lake using physiological traits and SSR markers*”, *Acta Physiol. Plant*, 36(8), pp. 2243–2251. doi: 10.1007/s11738-014-1602-0.
15. Babayants O. V., Babayants L. T., Traskovetskaya V. A., Gorash A. F., Saulyak N. I., Galaev A. V. (2015) “*Race composition of Blumeria graminis (DC) Speer f. sp. tritici in the South of Ukraine and effectiveness of Pm-genes in 2004-2013*”, *Cereal Research Communications*, 43(3), pp. 449–458. doi: 10.1556/0806.43.2015.011.
16. Bhatta M., Morgounov A., Belamkar V., Yorgancilar A., Baenziger P. S. (2018) “*Genome-wide association study reveals favorable alleles associated with common bunt resistance in synthetic hexaploid wheat*”, *Euphytica*, 214(11), pp. 200–209. doi: 10.1007/s10681-018-2282-4.
17. Carretero R., Bancal M. O., Miralles D. J. (2011) “*Effect of leaf rust (Puccinia tritina) on photosynthesis and related processes of leaves in wheat crops grown at two contrasting sites and with different nitrogen levels*”, *Europ. J. Agronomy*, 35(4), pp. 237–246. doi: 10.1016/j.eja.2011.06.007.
18. Figueroa M., Hammond-Kosack K. E., Solomon P. S. (2018) “*A review of wheat diseases – a field perspective*”, *Molecular Plant Pathology*, 19(6), pp. 1523–1536. doi: 10.1111/mpp.12618.
19. Galaev A. V., Sivolap Yu. M. (2015) “*Description of the soft wheat varieties of Ukrainian and Russian breeding by alleles of locus csLV34 closely connected with multipathogen resistance gene Lr34/Yr18/Pm38*”, *Cytol. Genet.*, 49(1), pp. 13–19. doi: 10.3103/S0095452715010041.
20. Gorash A., Galaev A., Babayants O., Babayants L. (2014) “*Leaf rust resistance of bread wheat (Triticum aestivum L.) lines derived from interspecific crosses*”, *Zemdirbyste-Agriculture*, 101(3), pp. 295–302. doi:10.13080/z-a.2014.101.038.
21. Howell T., Hale I., Jankuloski L., Bonafede M., Gilbert M., Dubcovsky J. (2014) “*Mapping a*

- region within the 1RS.1BL translocation in bread wheat affecting grain yield and canopy water status”, *Theor. Appl. Genet.*, 127(12), pp. 2695–2709. doi: 10.1007/s00122-014-2408-6.
22. Hurni S., Brunner S., Stirnweis D., Herren G., Peditto D., McIntosh R.A., Keller B. (2014) “The powdery mildew resistance gene *Pm8* derived from rye is suppressed by its wheat ortholog *Pm3*”, *The Plant Journal*, 79(6), pp. 904–913. doi: 10.1111/tpj.12593
 23. Lelley T., Eder C., Grausgruber H. (2004) “Influence of 1BL.1RS wheat-rye chromosome translocation on genotype by environment interaction”, *J. Cer. Sci.*, 39, pp. 313–320. doi: 10.1016/j.jcs.2003.11.003.
 24. Litvinenko M.A., Topal M.M. (2015) “The effects of wheat-rye translocations 1AL/1RS and 1BL/1RS on grain quality of winter bread wheat varieties”, *Scientific Journal “ScienceRise”*, 3(1(8)), pp. 82–87. doi: 10.15587/2313-8416.2015.39150.
 25. Lukaszewski A. (2000) “Manipulation of the 1BL.1RS translocation in wheat by induced homoellogous recombination”, *Crop Sci.*, 40(1), pp. 216–225. doi: 10.2135/cropsci2000.401216x.
 26. McIntosh R.A., Dubcovsky J., Rogers W.J., Morris C.F., Appels R., Xia X.C. (2017) “Catalogue of gene symbols for wheat: 2017 Supplement”, <https://shigen.nig.ac.jp/wheat/komugi/genes/mac-gene/supplement2017.pdf>.
 27. Motsnyi I. I., Litvinenko N. A., Molodchenkova O. O., Sokolov V. M., Fayt V. I., Sechnyak, V. Ye. (2019) “Development of winter wheat starting material using interspecific crossing for breeding for increased protein content”, *Cytol. Genet.*, 53(2), pp. 113–123. doi: 10.3103/S0095452719020075.
 28. Morgounov A., Abugalieva A., Akan K., Akin B., Baenziger S., Bhatta M., Zelenskiy Y. (2018) “High-yielding winter synthetic hexaploid wheats resistant to multiple diseases and pests”, *Pl. Genet. Res.*, 16(3), pp. 273–278. doi: 10.1017/S147926211700017X.
 29. O’Driscoll A. O., Kildea S., Doohan F., Spink J., Mullins E. (2014) “The wheat-*Septoria* conflict: a new front opening up?”, *Trends Plant Sci.*, 19(9), pp. 602–610. doi: 10.1016/j.tplants.2014.04.011.
 30. Reynolds M., Dreccer F., Trethowan R. (2007) “Drought adaptive traits derived from wheat wild relatives and landraces”, *J. Exp. Bot.*, 58(2), pp. 177–186. doi: 10.1093/jxb/erl25.
 31. Soko T., Bender C. M., Prins R., Pretorius Z. A. (2018) “Yield loss associated with different levels of stem rust resistance in bread wheat”, *Plant Disease*, 102(12), pp. 2531–2538. doi: 10.1094/PDIS-02-18-0307-RE.
 32. Wellings C.R. (2011) “Global status of stripe rust: a review of historical and current threats”, *Euphytica*, 179(1), pp. 129–141. doi: 10.1007/s10681-011-0360-y.