

Омирбекова Н.Ж.,
Асканбаева Б.Н.,
Егизтаева Б.Н.,
Кенжебаева С.С.,
Жусупова А.И.,
Жунусбаева Ж.К.,
Сафонов Д.П.

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

**Сравнительное изучение
влияния *Puccinia recondita*
на элементы продуктивности
и содержание белка в зерне
мягкой пшеницы *Triticum*
aestivum и дикого злака
*Brachypodium distachyon***

Omirebekova N.Zh.,
Askanbayeva B.N.,
Yegiztayeva B.T.,
Kenzhebayeva S.S.,
Zhussupova A.I.,
Zhunusbayeva Zh.K.,
Safonov D.P.

Al-Farabi Kazakh National
University, Almaty, Kazakhstan

**Comparative study of *Puccinia*
recondita influence on elements
of productivity and protein
contents in grain of soft wheat
Triticum aestivum and its
wild relative *Brachypodium*
*distachyon***

Өмірбекова Н.Ж.,
Асканбаева Б.Н.,
Егізтаева Б.Т.,
Кенжебаева С.С.,
Жүсіпова А.И.,
Жүнісбаева Ж.Қ.,
Сафонов Д.П.

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

**Жұмсақ бидайдың *Triticum*
aestivum және жабайы
астық дақыл *Brachypodium*
distachyon өсімдігінің өнімділік
элементтеріне және дәндегі
белок мөлшеріне *Puccinia*
recondita әсерін салыстырмалы
зерттеу**

Современные теории прогнозов болезней растений основываются на результатах изучения закономерностей патогенеза и влияния на него факторов внешней среды. Исследование генетических основ устойчивости растений мягкой пшеницы, поиск генов устойчивости, создание устойчивых сортов и их введение в селекционную практику расширяет возможности предотвращения распространения бурой листовой ржавчины, одного из опасных заболеваний пшеницы. Цель данной работы – оценить влияние бурой листовой ржавчины на элементы продуктивности и содержание белка в зерне мягкой яровой пшеницы казахстанской селекции сорта Казахстанская 19, Казахстанская раннеспелая и нового модельного объекта *Brachypodium distachyon*, и их связи. Результаты сравнительного анализа влияния биотического стресса на элементы продуктивности показали, что *Puccinia recondita* статистически достоверно снижает все показатели продуктивности у сортов пшеницы Казахстанская 19, Казахстанская раннеспелая и модельного объекта *Brachypodium distachyon*. Содержание белка в зерне мягкой пшеницы местной селекции Казахстанская 19, Казахстанская раннеспелая и дикого злака *B.distachyon* при инфицировании бурой листовой ржавчиной не изменяется.

Ключевые слова: *Brachypodium distachyon*, мягкая пшеница, бурая листовая ржавчина, устойчивость, элементы продуктивности.

Modern theories of plant diseases prediction are based on results of investigations on laws of pathogenesis and influence of environmental factors on it. Study of genetic basis of plant resistance of soft wheat, search for resistance genes, creation of resistant varieties and their introduction into the breeding practice expands the possibility of preventing the spread of brown leaf rust, one of the most dangerous wheat diseases. The aim of this work is to estimate the influence of brown leaf rust on the elements of productivity and protein content in grain of local varieties of soft wheat Kazakhstanskaya 19, Kazakhstanskaya early and new model object *Brachypodium distachyon* along with their correlation. The results of the comparative study of the impact of biotic stress on the elements of productivity have shown that *Puccinia recondita* statistically significantly reduces the productivity of all parameters in wheat varieties Kazakhstanskaya 19, Kazakhstanskaya early and model object *Brachypodium distachyon*. The protein content in the grain of wheat of local breeding varieties Kazakhstanskaya 19, Kazakhstanskaya early and wild cereal *B. distachyon* is not changed when infected with brown leaf rust.

Key words: *Brachypodium distachyon*, soft wheat, brown leaf rust, resistance, elements of productivity.

Қазіргі заманғы өсімдіктердің ауруларын бағдарлау патогенездің заңдылықтары оның сыртқы орта факторларына әсерін зерттеу нәтижелеріне негізделген. Жұмсақ бидай өсімдіктерінің төзімділігінің генетикалық негізін зерттеу, төзімділік генін табу, төзімді сорттарды алу және оларды селекциялық тәжірибеге енгізу бидайдағы қауіпті аурулардың бірі қоңыр жапырақ татының таралуын алдын алуға болатын мүмкіндіктер арта түседі. Жұмыстың мақсаты – қоңыр жапырақ татының қазақстандық селекциясының жаздық жұмсақ Казахстанская 19, Казахстанская раннеспелая сорттары мен жаңа модельдік объект *Brachypodium distachyon* дәнінің белок мөлшері мен өнімділік элементтеріне әсерін және олардың байланысын бағалау. Биотикалық стрестің өнімділік элементтеріне салыстырмалы талдау нәтижелері *Puccinia recondita*ның жаңа модельдік объект *Brachypodium distachyon* және Казахстанская 19, Казахстанская раннеспелая сорттарының статистикалық сенімділікте барлық өнімділік элементтерін төмендететінін көрсетті. Жергілікті селекцияның Казахстанская 19, Казахстанская раннеспелая жұмсақ бидай сорттары мен *B. distachyon* жабайы дақылдың қоңыр жапырақ татымен зақымдану кезінде дәндеріндегі белок мөлшері өзгермеген.

Түйін сөздер: *Brachypodium distachyon*, жұмсақ бидай, қоңыр жапырақ таты, төзімділік, өнімділік элементтері.

***Омирбекова Н.Ж., Асканбаева Б.Н., Егизтаева Б.Н.,
Кенжебаева С.С., Жусупова А.И., Жунусбаева Ж.К.,
Сафонов Д.П.**

Казахский национальный университет имени аль-Фараби,
Республика Казахстан, г. Алматы
*E-mail: nariko21@mail.ru

**СРАВНИТЕЛЬНОЕ
ИЗУЧЕНИЕ ВЛИЯНИЯ
PUSCINIA RECONDITA
НА ЭЛЕМЕНТЫ
ПРОДУКТИВНОСТИ
И СОДЕРЖАНИЕ БЕЛКА
В ЗЕРНЕ
МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ
TRITICUM AESTIVUM
И ДИКОГО ЗЛАКА
*BRACHYPODIUM-
DISTACHYON***

Введение

Сельское хозяйство Казахстана относится к зоне критического земледелия, с характерной периодической засухой. В природных условиях адаптация зерновых культур к биотическим (различные виды болезней, вызываемых патогенами) и абиотическим факторами среды (засуха, засоление) сопровождается снижением их продуктивностью. Согласно данным Организации по продовольствию и сельскому хозяйству (ФАО) ООН, мировые потери урожая сельскохозяйственных растений от болезней ежегодно оцениваются на сумму около 25 млрд. долларов [1].

Мягкая пшеница – приоритетная колосовая злаковая культура Казахстана, одного из признанных мировых экспортеров зерна, подвергается значительным колебаниям продуктивности, которые опосредованы действием абиотических и биотических стрессов. Зерновые культуры, и в частности, пшеница, являются основным продуктом питания населения, повышению урожайности и качеству зерна придается наиважнейшее значение. Одной из приоритетных задач практической селекции является создание устойчивых к болезням и пластичных сортов пшеницы.

Буряя листовая ржавчина, вызываемая спорами *Puccinia arecondita*, является одним из наиболее распространенных и вредоносных заболеваний злаковых культур. Создание устойчивых к патогенам сортов культурных растений методами традиционной селекции продолжительно по времени, а эволюция патогенов опережает возможности практической селекции, в результате чего получение устойчивых сортов к патогенам растений опаздывает с их внедрением в производство. В связи с этим одной из первоочередных задач сельского хозяйства и современной селекции является выявление и разработка мобильных методов и путей формирования устойчивости растений к патогенам [2, 3].

Модельный объект *Arabidopsis* предоставляет уникальные возможности для изучения ключевых физиолого-биохимических особенностей биологии растений, в том числе устойчивости к болезням. Однако грибы родов *Puccinia*, *Septoria* и

Fusarium, вызывающие заболевания ржавчиной, септориозом, фузариозом не способны заражать *Arabidopsis*. Эти биологические особенности *Arabidopsis* не позволили использовать его в исследовании этих наиболее вредоносных и распространенных заболеваний злаковых культур.

Brachypodium distachyon (коротконожка пурпурная), относится к подсемейству *Pooideae*, была рекомендована в качестве новой модельной системы для умеренных злаков. *Brachypodium distachyon* имеет ряд преимуществ для понимания клеточной, генетической и молекулярной биологии умеренных злаков, в том числе и потому, что это единственный однолетний дикий злак, филогенетически самый близкий к значимым культурным злакам – пшеница, ячмень, рис [4, 5].

Дикий злак, помимо различных форм ржавчины заражается фузариозом и септориозом. Инфекционные агенты микотоксинов вызывают у злаковых увядание колоса. Перальди с соавторами провели исследования по оценке взаимодействия представителей рода фузариум и *Brachypodium distachyon* для применения ее в качестве модельного объекта изучения различных видов данного патогена. Впервые была показана способность *F. graminearum* и *F. culmorum* заражать все ткани инфицируемого растения. Была проведена оценка восприимчивости к патогенам и микотоксину у двух экотипов *B. distachyon*, свидетельствующая о различной степени устойчивости между ними, показана значимая роль клеток волосков колоса как инфекционных сайтов [6].

Необходимость привлечения модельных организмов в исследовании механизмов устойчивости при поражении пшеницы септориозом показана рядом авторов при оценке взаимодействия между *Zymoseptoria tritici* (штамм IPO323) и *B. distachyon*. Полученные данные позволяют предположить, что *B. distachyon* является несовместимым реципиентом для инфекции *Z. tritici*, и может служить в качестве подходящей модели патосистемы для исследования механизмов, лежащих в основе несовместимой реакции организма реципиента на *Z. tritici* [7, 8].

В настоящее время проводятся исследования по изучению влияния стрессовых факторов среды на устойчивость и восприимчивость к стеблевой ржавчине у *Brachypodium*, способствующие расшифровке генетической основы механизмов ответных реакций с применением рекомбинантных инбредных популяций от родительских форм с разным уровнем восприим-

чивости. В частности, были получены индуцированные мутанты с нарушенной устойчивостью к стеблевой ржавчине, которые позволят познать молекулярную биологию устойчивости и восприимчивости растений к ржавчине [9]. Также выявлены геномные регионы *Brachypodium*, связанные с количественной устойчивостью к ржавчине. *Puccinia brachypodii*. Инбредные линии Bd3-1 и Bd1-1, отличающиеся по уровню устойчивости к *P. brachypodii*, были скрещены для получения поколения F₂. Три локуса количественных признаков, ответственных за устойчивость к ржавчине выявлены на хромосомах 2, 3 и 4. Устойчивость к ржавчине контролируется несколькими локусами [10]. Было проведено первичное определение районов генома, ассоциированных с устойчивостью к ржавчине в двух инбредных линиях Bd3-1 (устойчивая) и Bd1-1 (чувствительная), смоделированием генов, участвующих в различных метаболизмах: гликолиз, обмен аминокислот и азота [11]. Генетические основы устойчивости *B. distachyon* к стеблевой ржавчине пшеницы были изучены методом картирования при скрещивании устойчивой и неустойчивой форм в поколениях F₄₋₅. Выявлено влияние одного доминантного и одного рецессивного генов, один из которых локализован в хромосоме 3 [12].

В Казахстане *B. distachyon*, в качестве модельного объекта, используется впервые для изучения влияния вызванного патогеном бурой ржавчины.

Известно, что инфекционные болезни растений пшеницы являются не только причиной снижения урожайности, но и ухудшения качества зерна. Исследование генетических основ устойчивости растений мягкой пшеницы, поиск генов устойчивости, создание устойчивых сортов и их введение в селекционную практику расширяет возможности предотвращения распространения бурой листовой ржавчины, одной из опасных ее заболеваний.

Цель данной работы – оценить влияние бурой листовой ржавчины на элементы продуктивности и содержание белка в зерне мягкой яровой пшеницы казахстанской селекции сорта Казахстанская 19, Казахстанская раннеспелая и нового модельного объекта *Brachypodium distachyon*, и их связи.

Материалы и методы

В работе изучено два сорта яровой мягкой пшеницы *Triticumaestivum* L. местной селекции:

Казахстанская раннеспелая, Казахстанская 19 и *Brachypodium distachyon* 21 линия (Bd21). Семена Bd21 были предоставлены Центром биоресурсов RIKEN BRC (Япония). Основанием для выбора сортов пшеницы являлась степень устойчивости или чувствительности к листовой ржавчине. По результатам оценки лаборатории иммунитета и защиты растений КазНИИ земледелия и растениеводства (пос. Алмалыбак, Карасайский район, Казахстан) и НИИ проблем биологической безопасности (п.г.т. Гвардейский, Кордайский район Казахстан), показали, что сорт Казахстанская 19 проявляет комплексную устойчивость к бурой (15%) и желтой ржавчинам [13]. По данным лаборатории технологической оценки качества зерна Госкомиссии РК по сортоиспытанию, сорта Казахстанская раннеспелая и Казахстанская 19 отвечают требованиям для сильной пшеницы [14].

Посев семян мягкой пшеницы и дикого злака проводили вручную на делянках шириной 1 м, ширина междурядий 15 см. В каждый ряд высаживали по 20 семян пшеницы, *Brachypodium distachyon* высаживали по 10 семян. Агротехника выращивания растений в полевых условиях была общепринятой [15]. Посев проводили в апреле 2016 года на опытных полях КазНИИЗиР МСХ РК.

Анализ элементов продуктивности проводили по таким компонентам как высота растений, продуктивная кустистость, длина, число и масса зерен главного колоса, масса 1000 зерен [15] у растений яровой пшеницы и Bd21, выращенных в контрольных полевых условиях и в условиях искусственного заражения спорами гриба *Puccinia recondita*.

Инфекционным материалом для заражения служил инокулят спор гриба *Puccinia recondita* казахстанской популяции, предоставленный Научно-исследовательским институтом проблем биологической безопасности МОН РК (п.г.т. Гвардейский, Казахстан).

Заражение спорами растений опытного варианта проводили в фазе кушения, путем инокуляции урединиоспорами. Инокулом активировали 30 минут при температуре 37-40° С, и обводняли во влажной камере в течение 4 часов. Растения опрыскивали водной суспензией спор *Puccinia recondita*, которая содержала 0,001% Твин-80, инфекционная нагрузка спор патогена – 20 мг/м² [16]. Обработку растений проводили после предварительного увлажнения в вечернее время и создавали условия высокой влажности. Контролем служили необработанные

растения. Симптомы заражения у растений регистрировали на 7-9-е сутки. Они проявлялись на верхней стороне листьев, реже на листовых влагалищах в виде бурых пустул диаметром 0,5-2,0 мм. В полевых условиях проводили скрининг на устойчивость к бурой ржавчине растений пшеницы и *B. distachyon* [17].

Определение содержания белка в зерне яровой пшеницы и Bd21 проводили при помощи анализатора зерна по белку и влажности, основанного на методе ближней инфракрасной спектроскопии (NIR), GrainAZX-50 portable grain analyzer, фирмы Zeltex (США). Для калибровки ближнего инфракрасного спектрофотометра использовали стандартизированный аналитический метод определения белка по содержанию азота, как метод Къельдаля. Автоматическая калибровка прибора для зерна осуществлялась с помощью программного обеспечения. Измерения содержания белка в зерне пшеницы проводили на 25 зернах, Bd21 на 50 зернах. Содержание белка в зерне выражали в % к сухой массе (веса) зерна.

Статистическую обработку полученных результатов проводили с помощью программы EXCELL и согласно П.Ф. Рокицкому [18].

Результаты исследований

Определение элементов продуктивности пшеницы и Bd21.

Одним из основных элементов урожая у сортов пшеницы является продуктивность колоса, характеризующаяся по сравнению с урожайностью, менее сложной генотипической природой, и следовательно, меньшей генотип-средовой изменчивостью. Кроме того, продуктивность колоса является сложным признаком, который зависит от совокупного, прямого и опосредованного взаимодействия ряда признаков, таких как длина побега и колоса, число колосков в колосе, плотность колоса, число зерен в колосе, озерненность колоска, масса 1000 зерен [19].

В таблице 1 приведены данные влияния заражения растений пшеницы *Puccinia recondita* на элементы продуктивности мягкой пшеницы и Bd21.

Анализ сорта пшеницы Казахстанская 19 показал, что признак «высота растений» снижается на 5 %, относительно контроля: высота растений в контрольном варианте составляла 124,61±0,40 см, в опытном – 119,23±0,49 см (таблица 1). Продуктивная кустистость у этого сорта статистически достоверно уменьшилась на 42% относительно контроля (5,50±0,51 шт в контроле,

и $3,18 \pm 0,38$ шт в опытном варианте). По признаку «длина колоса» в контрольном варианте – $10,48 \pm 0,43$ см, опытный вариант – $8,38 \pm 0,37$ см. Таким образом, при заражении выявлено снижение длины колоса на 20%.

Два основных показателя элементов продуктивности колоса, признаки «число зерен» и «масса зерна» главного колоса показали следующее:

числозерен уменьшается на 13,32% (контроль – $46,58 \pm 0,50$ шт, опыт – $40,28 \pm 0,45$ шт); масса зерна главного колоса этого сорта также изменяется под влиянием патогена (таблица 1). Отмечено значительное его снижение на 55% (контроль – $2,81 \pm 0,33$ г, опыт – $1,31 \pm 0,32$ г). Наблюдается также снижение элемента продуктивности масса 1000 зерен на 31% относительно контроля.

Таблица 1 – Влияние патогена *Puccinia recondita* на элементы продуктивности у мягкой пшеницы сорта Казахстанская 19, Казахстанская раннеспелая и Bd21

Вариант опыта	Высота растений, см	Продуктивная кустистость, шт	Главный колос			Масса 1000 зерен, г
			длина колоса, см	число зерен, шт	масса зерна, г	
<i>Казахстанская 19</i>						
контроль	$124,61 \pm 0,40$	$5,50 \pm 0,51$	$10,48 \pm 0,43$	$46,58 \pm 0,50$	$2,81 \pm 0,33$	$45,86 \pm 0,49$
опыт	$119,23 \pm 0,49^{**}$	$3,18 \pm 0,38^{**}$	$8,38 \pm 0,37^{**}$	$40,28 \pm 0,45^{**}$	$1,31 \pm 0,32^{***}$	$31,64 \pm 0,30^{***}$
<i>Казахстанская раннеспелая</i>						
контроль	$126,38 \pm 0,48$	$5,68 \pm 0,47$	$10,24 \pm 0,49$	$42,40 \pm 0,65$	$3,03 \pm 0,23$	$43,41 \pm 0,58$
опыт	$108,16 \pm 0,35^{***}$	$3,15 \pm 0,36^{***}$	$8,28 \pm 0,44^*$	$37,08 \pm 0,47^{***}$	$1,52 \pm 0,47^*$	$35,44 \pm 0,41^{***}$
<i>Brachypodium distachyon</i>						
контроль	$21,63 \pm 0,46$	$14,44 \pm 0,65$	$2,94 \pm 0,33$	$51,04 \pm 0,68$	$0,22 \pm 0,01$	$4,01 \pm 0,27$
опыт	$12,01 \pm 0,45^{***}$	$5,84 \pm 0,37^{***}$	$1,66 \pm 0,21^{**}$	$45,16 \pm 0,47^{***}$	$0,16 \pm 0,01^{***}$	$2,80 \pm 0,18^{**}$

Примечание: * при $P < 0,05$; ** при $P < 0,01$; *** при $P < 0,001$ относительно контроля

Рассмотрим структурный анализ сорта Казахстанская раннеспелая. Признак «высота растений» статистически достоверно снижается на 14,41 %, контрольный вариант – $126,38 \pm 0,48$ см, опытный – $108,16 \pm 0,35$ см. Продуктивная кустистость этого сорта статистически достоверно уменьшилась на 44,54 % ($5,68 \pm 0,47$ шт в контроле и $3,15 \pm 0,38$ шт в опытном варианте). По признаку «длина колоса» получены следующие результаты: контроль – $10,24 \pm 0,49$ см, опытный вариант – $8,28 \pm 0,44$ см, отмечено уменьшение длины колоса на 19,14 %. Признак «число зерен» главного колоса снижается на 12,54 % (контроль – $42,40 \pm 0,65$ шт., опыт – $37,08 \pm 0,47$ шт). Значительное влияние бурая листовая ржавчина оказывает на признак «масса зерна» главного колоса сорта Казахстанская раннеспелая, который снизился на 49,83 % относительно контрольного варианта (контроль – $3,03 \pm 0,23$ г, опыт – $1,52 \pm 0,47$ г). Основным показателем элементов продуктивности, признак «масса 1000 зерен» достоверно уменьшается на 18,35% (контроль – $43,41 \pm 0,58$ шт, опыт $35,44 \pm 0,41$ шт – $35,44 \pm 0,41$ шт).

Показатель «высота растений» в контроле – $21,63 \pm 0,46$ см, заражение бурой листовой ржавчиной приводит к почти двукратному снижению этого элемента продуктивности у растений Bd21 и составило $12,01 \pm 0,45$ см. Продуктивная кустистость статистически достоверно уменьшилась на 40 % (контроль $14,44 \pm 0,65$ шт., опыт – $5,84 \pm 0,37$ шт).

Изучение влияния биотического стресса на элементы продуктивности Bd21 показало, что бурая ржавчина статистически достоверно снижает все показатели продуктивности (таблица 1).

Структурный анализ признаков главного колоса: «длина», «число зерен» и «масса зерен» показал: длина главного колоса Bd21 $2,94 \pm 0,33$ см в контроле, статистически достоверно уменьшается до $1,66 \pm 0,21$ см, что составляет 44% относительно контроля. Показатель «число зерен» также достоверно уменьшается на 12 % (контроль $51,04 \pm 0,68$ шт., опыт – $45,16 \pm 0,47$ шт). Масса зерна главного колоса Bd21 под влиянием патогена уменьшается на 28% (контроль $0,22 \pm 0,01$ г, опыт – $0,16 \pm 0,01$ г). Основным показателем элементов

продуктивности «масса 1000 зерен» достоверно уменьшается на 31% ($4,01 \pm 0,27$ г – контроль и $2,80 \pm 0,18$ г – опыт).

Определение содержания белка в зерне пшеницы и дикого злака Vd21

Сравнительное изучение влияния *Puccinia-recondita* на содержание белка в зерне мягкой пшеницы и дикого злака Vd21, определенное с использованием анализатора зерна по белку и влажности, основанного на методе ближней инфракрасной спектроскопии представлено в таблице 2.

Содержание белка в зерне сорта Казахстанская 19 в контрольном варианте составляет $15,28 \pm 0,04\%$, при заражении патогеном бурой листовой ржавчины $15,16 \pm 0,05\%$. Количество содержания белка в зерне обоих вариантов практически не изменялось. Влияние патогена на содержание белка в зерне у сорта Казахстанская раннеспелая также не отмечено (контроль – $15,22 \pm 0,11\%$, опыт – $15,12 \pm 0,08\%$).

Полученные данные показали, что содержание белка в зерне Vd21 при инфицировании бурой ржавчиной не изменяется (таблица 2), Содержание белка в контрольном варианте составляло $14,96 \pm 0,13\%$, в опытном – $14,66 \pm 0,11\%$.

Таблица 2 – Влияние патогена *Puccinia-recondita* на содержание белка в зерне пшеницы сортов мягкой пшеницы и *Brachypodium distachyon*

Вариант опыта	Содержание белка в зерне, %
Казахстанская 19	
контроль	$15,28 \pm 0,04$
опыт	$15,16 \pm 0,05$
Казахстанская раннеспелая	
контроль	$15,22 \pm 0,11$
опыт	$15,12 \pm 0,08$
<i>Brachypodium distachyon</i>	
контроль	$14,96 \pm 0,13$
опыт	$14,66 \pm 0,11$

Точечные графики данных определений параметров продуктивности, как число и масса зерен в главном колосе у сортов яровой пшеницы Казахстанская 19 и Казахстанская раннеспелая, а также Vd21 контрольного и опытного вариантов приведены на рисунках 1 и 2.

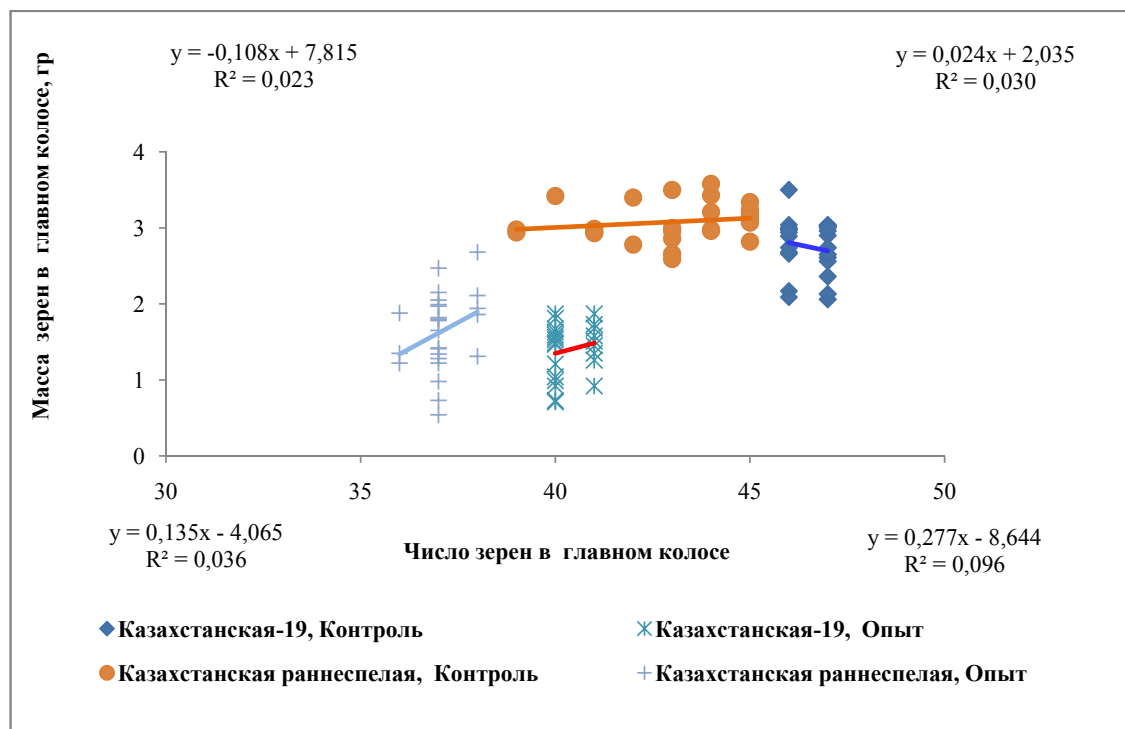


Рисунок 1 – Зависимость элемента продуктивности «число зерен в главном колосе» от продуктивности «масса зерна главного колоса» при инфицировании *Puccinia-recondita*

Эти графики, иллюстрирующие разброс полученных значений по параметрам продуктивности и установления корреляционной линии, были использованы для выявления доказательств зависимости между изученными элементами продуктивности в условиях контроля и опыта. Полученные данные показывают, что для контрольного варианта сорта Казахстанская раннеспелая, в отличие от сорта Казахстанская 19 существует большая зависимость между элементом продуктивности, как число зерен и масса зерен в главном колосе ($r=0.024$). Сравнивая распределение точек элементов продуктивности на рисунке 1 для опытных вариантов можно отметить, что для сорта Казахстанская раннеспелая в условиях заражения патогеном, также сохраняется большая зависимость между массой и числом зерен в главном колосе. У данного сорта инфекционное заражение приводит к более высокому уровню изменчивости числа зерен в

главном колосе по сравнению с сортом Казахстанская 19.

Результаты определения зависимости между элементами продуктивности у Bd21 свидетельствуют, что при заражении таковая связь снижается, компонент продуктивности как число зерен в главном колосе в большей степени уменьшается по сравнению с массой зерен в главном колосе.

Контроль за формированием урожая дает возможность не только оценивать потенциальную продуктивность растений на самых разных этапах, но определять, за счет каких элементов складывается потенциал продуктивности. Он позволяет выявить критические этапы в органогенезе растений, во время которых проходит процесс редукции элементов потенциальной продуктивности, а также определять, какие элементы продуктивности наиболее устойчивы при неблагоприятных условиях [20].

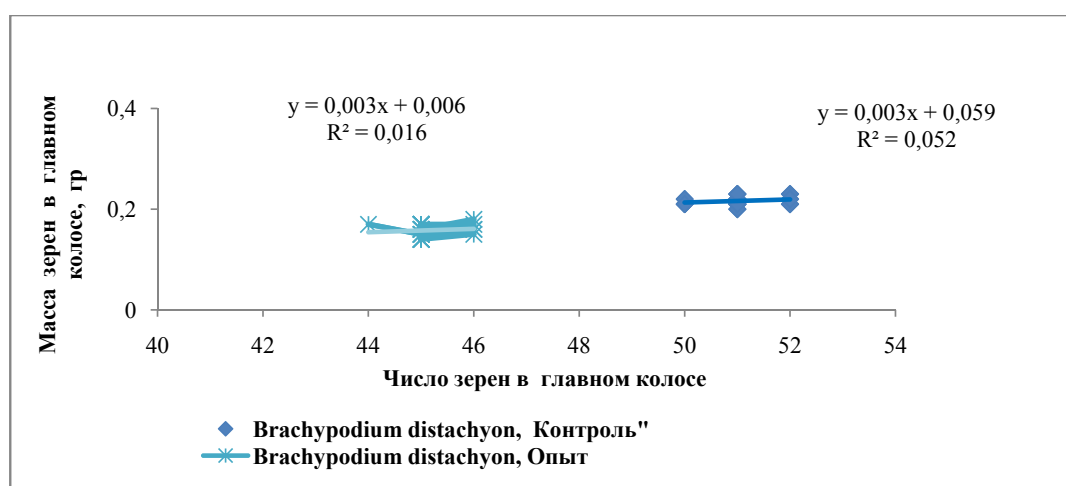


Рисунок 2 – Зависимость элемента продуктивности «число зерен в главном колосе» от продуктивности «масса зерна главного колоса» при инфицировании *Puccinia recondita*

Анализ вклада морфогенеза в продуктивность с помощью метода структурного анализа созревших растений по элементам продуктивности побега наиболее перспективен вследствие своей информативности [21].

Выводы

В результате проведенного сравнительного исследования влияния *Puccinia recondita* на сорта мягкой пшеницы и модельный объект *Brachypodium distachyon* установлено, что зара-

жение бурой листовой ржавчиной статистически достоверно снижает основные показатели элементов продуктивности.

Инфицирование патогеном бурой листовой ржавчины снижает все элементы продуктивности сорта пшеницы Казахстанская 19: продуктивная кустистость до 42%, длина колоса до 20%; число зерен и масса зерна главного колоса на 13% и 55 % соответственно. Масса 1000 зерен понижается на 31% относительно контроля. Анализ сорта Казахстанская раннеспелая также показал влияние патогена на элементы продук-

тивности. Кустистость сорта статистически достоверно уменьшается на 44 %, длина колоса на 19 %. Число зерен главного колоса снижается на 12 %. Значительное влияние бурая листовая ржавчина оказывает массу зерна главного колоса, этот показатель снизился на 49 % относительно контрольного варианта. Основной показателем элементов продуктивности – масса 1000 зерен уменьшается на 18%.

Изучение влияния биотического стресса на элементы продуктивности Vd21 показало, что бурая ржавчина статистически достоверно снижает все показатели продуктивности: длина главного колоса Vd21 уменьшается на 44% относительно контроля, число зерен также достоверно уменьшается на 12 %, масса зерна уменьшается на 28%. Основным показателем элементов продуктивности масса 1000 зерен уменьшается на 31%.

Выявлено, что содержание белка в зерне контрольного и опытного вариантов у сортов пшеницы и Vd21 при заражении патогеном практически не изменяется. Одной из причин выявленных незначительных различий по содержанию белка в зерне, вероятно, является высокий естественный фон заражения *Puccinia recondita* контрольного поля, вызванного дождливыми погодными условиями весны-лета 2016 года.

*Данное исследование выполнено при поддержке грантового финансирования научных исследований фонда науки Министерства образования и науки Республики Казахстан на 2015-2017 гг. «Внедрение нового модельного объекта *Brachypodium distachyon* L. в селекционную практику для повышения устойчивости злаковых культур к биотическим факторам среды», № 3643/ГФ4.*

Литература

- 1 Поисково-справочная система по экологии: ru-ecology.info.
- 2 Абиев С.А. Ржавчинные грибы злаковых растений Казахстана. – Алматы: НИЦ «Гылым». – 2002. – 296 с.
- 3 Boyd L.A., Ridout Ch., O'Sullivan D.M., Leach J.E., Leung H. Plant-pathogen interactions: disease resistance in modern agriculture // Trends in Genetics. – 2013. – Vol. 29, No. 4. – P. 233-240.
- 4 Peraldi A., Goddard R., Nicholson P. *Brachypodium distachyon* provides insights into plant trade-offs between growth and stress tolerance // ISB news report. – 2015. – P. 6-10.
- 5 Ayliffe M., Singh D., Park R., Moscou M., Pryor T. Infection of *Brachypodium* with selected grass rust pathogens // Mol Plant Microbe Interact. – 2013. – Vol. 26, No. 8. – P. 946-957.
- 6 Peraldi A., Beccari G., Steed A., Nicholson P. *Brachypodium distachyon*: a new pathosystem to study *Fusarium* head blight and other *Fusarium* diseases of wheat // BMC Plant Biol. – 2011. – Vol. 11, No. 100. – P. 1-14.
- 7 O'Driscoll A., Doohan F., Mullins E. Exploring the utility of *Brachypodium distachyon* as a model pathosystem for the wheat pathogen *Zymoseptoria tritici* // BMC Res Notes. – 2015. – Vol. 8, No. 132. – P. 1-10.
- 8 Bluemke A., Sode B., Ellinger D., Voigt C. Reduced susceptibility to *Fusarium* head blight in *Brachypodium distachyon* through priming with the *Fusarium* mycotoxin deoxynivalenol: DON priming in pathogen resistance // Molecular Plant Pathology. – 2014. – Vol. 16, No. 5. – P. 472-483.
- 9 Garvin D.F. Investigating rust resistance with the model grass *Brachypodium* // Proceedings of the 2011 Borlaug Global Rust Initiative Technical Workshop. – USA, 2011. – P. 88-91.
- 10 Barbieri M., Marcel T.C., Niks R.E., Francia E., Pasquariello M., Mazzamuro V., Garvin D.F., Pecchioni N. QTLs for resistance to the false brome rust *Puccinia brachypodii* in the model grass *Brachypodium distachyon* L. // Genome. – 2012. – Vol. 55. – P. 152-163.
- 11 Mazzamuro V., Marcel T., Milc J., Francia E., Roncaglia E., Malagoli G., Bicciato S., Tagliafico E., Pecchioni N. Transcriptome analysis in the interaction *Brachypodium*–*Puccinia brachypodii* // 1st International *Brachypodium* Conference. – Italy, 2013. – P. 73.
- 12 Bettgenhaeuser J., Gardiner M., Opanowicz M., Hubbard A., Bayles R., Doonan J., Wulff B.B.H., Moscou M.J. Deciphering the genetic basis of wheat stripe rust resistance in *Brachypodium distachyon* // 1st International *Brachypodium* Conference. – Italy, 2013. – P. 76.
- 13 Методы выявления ценных сортов зерновых культур среди интродуцированных селекционных материалов (методическая рекомендация) // Рсалиев Ш.С., Тилеубаева Ж.С., Рсалиев А.С., Агабаева А.Ч. – пгт. Гвардейский, 2004. Инв. № 828. – 15 с.
- 14 Ахметова А.А., Зеленский Ю.И., Карабаев М.К., Моргунов А.И. Урожайность и устойчивость к ржавчине питомников КАСИБ // Материалы совещания Казахстанско-Сибирской сети по улучшению яровой пшеницы (КАСИБ). – Новосибирск, 2014. – С.3-8.
- 15 Доспехов Б.А. Методика полевого опыта. – М.: Колос, 1985. – 351 с.
- 16 Гешеле Э.Э. Основы фитопатологической оценки в селекции растений. – М.: Колос. – 1973. – 206 с.
- 17 Stakman E.C., Levine M.N. The determination of biologic forms of *Puccinia graminis* on *Triticum* spp. // Minn. Agr. Exp. St. Technol. Bull. – 1922. – No. 8 – P. 38-41.

- 18 Рокицкий П.Ф. Биологическая статистика. – М.: Колос. – 1973. – 327 с.
- 19 Натрова З., Смочек Я. Продуктивность колоса зерновых культур. – М.: Колос. – 1983. – 45 с.
- 20 Calderini D.F., Dreccer M.F., Slafer G.A. Genetic improvement in wheat yield and associated traits. A re-examination of previous results and the latest trends // Plant Breed. – 1995. – Vol. 114. – P. 108-112.
- 21 Морозова З.А. Методология использования закономерностей морфогенеза колосовых злаков в селекции. – М.: МАКСПресс. – 2013. – 366 с.

References

- 1 Search and reference system on ecology at: ru-ecology.info
- 2 Abiyev SA (2002) Rust fungi of Kazakhstani cereal grains [Rzhavchinnye griby zlakovyh rastenij Kazahstana]. Gylym, Almaty, Kazakhstan, pp. 296 p. (in Russian)
- 3 Boyd LA, Ridout Ch, O'Sullivan DM, Leach JE, Leung H (2013) Plant-pathogen interactions: disease resistance in modern agriculture, Trends in Genetics, 29(4):233-240. DOI: 10.1016/j.tig.2012.10.011
- 4 Peraldi A, Goddard R, Nicholson P (2015) Brachypodium distachyon provides insights into plant trade-offs between growth and stress tolerance. ISB news report, USA. P. 6-10.
- 5 Ayliffe M, Singh D, Park R, Moscou M, Pryor T (2013) Infection of Brachypodium distachyon with selected grass rust pathogens, Mol Plant Microbe Interact, 26(8):6-957. DOI 10.1094/MPMI-01-13-0017-R
- 6 Peraldi A, Beccari G, Steed A, Nicholson P (2011) Brachypodium distachyon: a new pathosystem to study Fusarium head blight and other Fusarium diseases of wheat, BMC Plant Biol, 11(100). DOI: 10.1186/1471-2229-11-100
- 7 O'Driscoll A, Doohan F, Mullins E (2015) Exploring the utility of Brachypodium distachyon as a model pathosystem for the wheat pathogen *Zymoseptoria tritici*, BMC Res Notes, 8 (132). DOI: 10.1186/s13104-015-1097-9
- 8 Bluemke A, Sode B, Ellinger D, Voigt C (2014) Reduced susceptibility to Fusarium head blight in Brachypodium distachyon through priming with the Fusarium mycotoxin deoxynivalenol: DON priming in pathogen resistance, Molecular Plant Pathology, 16(5):472-483. DOI: 10.1111/mpp.12203
- 9 Garvin DF (2011) Investigating rust resistance with the model grass Brachypodium. Proceedings of the 2011 Borlaug Global Rust Initiative Technical Workshop, USA. P. 88-91.
- 10 Barbieri M, Marcel TC, Niks RE, Francia E, Pasquariello M, Mazzamurro V, Garvin DF, Pecchioni N (2012) QTLs for resistance to the false brome rust *Puccinia brachypodii* in the model grass *Brachypodium distachyon* L., Genome, 55:152-163. DOI: 10.1139/G2012-001
- 11 Mazzamurro V, Marcel TC, Mile J, Francia E, Roncaglia E, Malagoli G, Biccato S, Tagliafico E, Pecchioni N (2013) Transcriptome analysis in the interaction Brachypodium – *Puccinia brachypodii*. 1st International Brachypodium Conference, Italy. P. 73.
- 12 Bettgenhaeuser J, Gardiner M, Opanowicz M, Hubbard A, Bayles R, Doonan J, Wulff BBH, Moscou MJ (2013) Deciphering the genetic basis of wheat stripe rust resistance in Brachypodium distachyon. 1st International Brachypodium Conference, Italy. P. 76.
- 13 Rsaliev SS, Tileubaeva ZS, Rsaliev AS, Agabaeva Ach (2004) Methods for detection of valuable varieties of crops among introduced breeding materials (methodical recommendations) [Metody vyjavlenija cennyh sortov zernovykh kul'tursrediintroducirovannyh selekcionnykh materialov. Metodicheskae rekomendacija]. Inv. № 828, pp. 15.
- 14 Akhmetov AA, Zelensky YI, Karabaev MK, Morgunov AI (2014) Productivity and resistance to rust at KASIB nurseries. Proceedings of the Kazakhstan-Siberia Network Meeting on the Advancement of spring wheat (KASIB) [Urozhajnost' i ustojchivost' k rzhavchine pitomnikov KASIB. Materialy soveshhanija Kazahstansko-Sibirskoj setipouluchshenija ruvoj pshenicy]. Novosibirsk, pp. 3-8.
- 15 Dosepov BA (1985) Methods of field experiment [Metodika polevogo opyta]. Kolos, Moscow, Russia, pp. 351 (in Russian)
- 16 Geshele EE (1973) Bases of phytopathological evaluation in plant breeding [Osnovy fitopatologicheskogo ocenki v selekci-rastenij]. – Kolos, Moscow, Russia, pp. 206 (in Russian)
- 17 Stakman E.C., Levine M.N. (1922) The determination of biologic forms of *Puccinia graminis* on *Triticum* spp. Minn. Agr. Exp. St. Technol. Bull, USA. P. 38-41.
- 18 Rokitsky PF (1973) Biological Statistics [Biologicheskaja statistika]. – Kolos, Moscow, Russia, pp. 327 (in Russian)
- 19 Natrova Z, Smochek Y. (1983) Productivity of spikes of grain cultures [Produktivnost' kolosazernovykh kul'tur]. – Kolos, Moscow, Russia, pp. 45 (in Russian)
- 20 Calderini DF, Dreccer MF, Slafer GA (1995) Genetic improvement in wheat yield and associated traits. A re-examination of previous results and the latest trends, Plant Breed, 114:108-112. DOI: 10.1111/j.1439-0523.1995.tb00772.x
- 21 Morozova ZA (2013) Methodology for laws of spiked cereals morphogenesis application in breeding [Metodologija ispol'zovanija zakonov morfo-genezakoloso-vyhzlakov v selekcii]. – Max Press, Moscow, Russia, pp. 366 (in Russian).