

**ФЕДЕРАЛЬНОЕ АГЕНТСТВО НАУЧНЫХ ОРГАНИЗАЦИЙ
ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ
НАУЧНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ «ВСЕРОССИЙСКИЙ НАУЧНО-
ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ИНСТИТУТ ЗАЩИТЫ РАСТЕНИЙ»**

На правах рукописи

Лашина

Нина Михайловна

**Создание дигаплоидов ячменя как исходного
материала для селекции сортов с групповой
устойчивостью к болезням**

Шифр и наименование специальности

06.01.07 – защита растений

ДИССЕРТАЦИЯ

на соискание ученой степени

кандидата биологических наук

Руководитель:

доктор биологических наук, профессор,

член-корреспондент РАН

О.С. Афанасенко

Санкт-Петербург

2015

Содержание:

	Стр.
Введение	6
Глава 1. Обзор литературы	
1.1. Распространение и вредоносность возбудителей сетчатой и тёмно-бурой пятнистостей ячменя	11
1.2. Симптомы поражения ячменя листовыми пятнистостями и эпидемиология возбудителей	14
1.3. Устойчивость ячменя к сетчатой пятнистости	18
1.4. Устойчивость ячменя к темно-бурой пятнистости	22
1.5. Генетическая детерминация устойчивости ячменя к пятнистостям листьев	27
1.6. Создание исходного материала для селекции биотехнологическими методами	30
1.6.1. Культура пыльников ячменя	35
Глава 2. Материалы и методы исследований	
2.1. Подбор родительских пар для создания исходного материала для селекции ячменя	42
2.2. Инициация культуры пыльников ячменя	43
2.2.1. Получение гибридного материала	43
2.2.2. Питательные среды для создания дигаплоидов ячменя	44
2.2.2.1. Среда для первого пассажа пыльников	46
2.2.2.2. Среда для каллусообразования	47
2.2.2.3. Среда для корнеобразования	47
2.3. Методы оценки устойчивости ячменя к возбудителям пятнистостей листьев	48

2.3.1.	Метод оценки устойчивости проростков в лабораторных условиях	48
2.3.2.	Метод оценки устойчивости взрослых растений по реакции флаг-листа на заражение возбудителями пятнистостей	53
2.3.3.	Оценка образцов ячменя на устойчивость к пятнистостям в полевых условиях на естественном инфекционном фоне	53
2.3.3.1.	Метод оценки дигаплоидных линий ячменя по хозяйственно-ценным признакам	55
	Экспериментальная часть	
Глава 3.	Создание коллекции источников устойчивости	56
3.1.	Формирование коллекции устойчивых сортов и образцов ячменя	56
3.1.1.	Оценка устойчивости сортов ячменя скандинавского происхождения к пятнистостям листьев в лабораторных условиях	62
Глава 4.	Создание дигаплоидов ячменя как исходного материала для селекции на устойчивость к гельминтоспориозным пятнистостям	64
4.1.	Создание дигаплоидных линий (ДЛ)	64
4.1.1.	Получение гибридов F_1 от скрещиваний устойчивых и восприимчивых сортов и образцов ячменя	65
4.1.2.	Получение растений-доноров для инициации культуры пыльников ячменя и определение фазы развития микроспор в колосьях растений-доноров	67
4.1.3.	Получение удвоенных гаплоидов в культуре <i>in vitro</i>	69
4.1.3.1.	Инициация культуры пыльников и получение	69

	растений-регенерантов	
4.1.3.2.	Оценка генотипов родительских форм по эффективности регенерации в культуре <i>in vitro</i>	76
4.1.3.3.	Эффективность каллусообразования и регенерации у гибридов F ₁ от скрещивания устойчивых и восприимчивых к гельминтоспориозным пятнистостям образцов ячменя	79
4.2.	Оценка устойчивости дигамноидных линий (ДЛ) ячменя к возбудителям сетчатой и темно-бурой пятнистостей	86
4.2.1.	Оценка ювенильной и взрослой устойчивости ДЛ к возбудителю сетчатой пятнистости и наследование признака устойчивости в комбинации скрещивания «А» (Пиркка х к-23874)	87
4.2.2.	Оценка ювенильной и взрослой устойчивости ДЛ к возбудителям пятнистостей листьев в комбинации скрещивания «В» (Зерноградский 813 х Ранний 1)	95
4.2.2.1.	Оценка проростковой и взрослой устойчивости ДЛ к возбудителю сетчатой пятнистости и наследование признака устойчивости в комбинации скрещивания «В»	96
4.2.2.2.	Оценка проростковой и взрослой устойчивости ДЛ к возбудителю темно-бурой пятнистости и наследование признака устойчивости в комбинации скрещивания «В»	99
4.2.2.3.	ДЛ комбинации скрещивания «В» с групповой устойчивостью	101
4.2.3.	Оценка ювенильной и взрослой устойчивости ДЛ к возбудителю темно-бурой пятнистости и	102

	наследование признака устойчивости в комбинациях скрещиваний «D» и «G» (Пиркка x зерноградский 813 и зерноградский 813 x Пиркка)	
4.2.4.	Оценка ювенильной и взрослой устойчивости ДЛ к возбудителю сетчатой пятнистости в комбинации скрещивания «E» (Ранний 1 x Пиркка)	107
4.2.5.	Оценка ювенильной и взрослой устойчивости ДЛ к возбудителю темно-бурой пятнистости и наследование признака устойчивости в комбинации скрещивания «C» (Пиркка x Aidas)	109
4.2.6.	Оценка ювенильной и взрослой устойчивости ДЛ к возбудителю сетчатой пятнистости в комбинации скрещивания «F» (к-20019 x CI 739)	117
4.2.7.	Оценка ювенильной и взрослой устойчивости ДЛ к возбудителю сетчатой пятнистости в комбинации скрещивания «H» (к-20019 x CI 4207)	119
4.2.8.	Полевая оценка устойчивости ДЛ к пятнистостям по всем полученным комбинациям скрещиваний	121
4.2.8.1.	Оценка дигаплоидных линий ячменя по хозяйственно-ценным признакам	122
	Заключение	136
	Выводы	137
	Практические рекомендации	139
	Список литературы	140
	Приложение	168

Введение

Одним из лимитирующих факторов получения высоких урожаев качественного зерна кормового и пивоваренного ячменя в основных зонах его возделывания являются болезни, вызываемые гемибиотрофными патогенами. К их числу относятся гельминтоспориозные пятнистости: сетчатая (возбудитель - аскомицет *Pyrenophora teres* Drechs. (анаморфа: *Drechslera teres* Sacc. (Shoem.) = *Helminthosporium teres*) и темно-бурая (возбудитель - аскомицет *Cochliobolus sativus* (Ito et Kurib.) Drechsler ex Dastur., и анаморфа: *Bipolaris sorokiniana* (Sacc.) Shoemaker. = *Drechslera sorokiniana* (Sacc.) Subram. et P.C. Jain, *Helminthosporium sorokinianum* Sacc., *H. sativum* Pammel, C.V. King et Bakke).

Снижение урожайности при сильном развитии пятнистостей может достигать 36,8–50% и более, количества колосьев — до 15%, количества зерен в колосе — 20%, а сбора соломы — 32% и более (Jayasena et al., 2007; Murray, Brennan, 2009; Саладунова О.А. и др., 2011; www3.syngenta.com).

Эпифитотии сетчатой и темно-бурой пятнистостей в Ленинградской области происходят с частотой 1 раз в 3-4 года (Афанасенко, 2010).

Вредоносность болезней состоит не только в прямых потерях урожая из-за сниженного фотосинтеза растений, но и в снижении качества зерна, делающем его непригодным для получения солода в пивоваренной промышленности. Кроме того, гемибиотрофные патогены являются токсинообразующими грибами, что усиливает их вредоносность, как при патогенезе, так и при использовании ячменя в пищевой, пивоваренной промышленности и в кормопроизводстве.

Ежегодные обследования, проводимые нами на производственных посевах ячменя и оценка поражаемости сортов на Госсортоучастках Ленинградской, Новгородской и Псковской областей, а также в Краснодарском крае свидетельствуют, что все зарегистрированные в Госреестре сорта ячменя являются восприимчивыми к гельминтоспориозным пятнистостям. При этом сорта с относительной устойчивостью к одному виду патогена, восприимчивы к другому. Поскольку ячмень является основной кормовой культурой, то восстановление и развитие животноводства, как приоритетного направления развития агропромышленного комплекса России, напрямую связано с расширением площадей и увеличением урожайности данной культуры. Кроме того, гельминтоспориозные пятнистости значительно снижают качество зерна, что делает его непригодным для производства солода в отечественной пивоваренной промышленности.

Основной проблемой селекции ячменя на длительную устойчивость является высокая изменчивость популяций паразитов по вирулентности. Ген эффективной расоспецифической устойчивости, введенный в широко возделываемый коммерческий сорт может быть "преодолен" патогеном в течение 2-3-х лет. Одна из известных стратегий "удлинения жизни" генов расоспецифической устойчивости, основана на рациональном использовании генетического разнообразия устойчивости, как во времени, так и в пространстве (Афанасенко, Новожилов, 2009).

Успех селекции на длительную устойчивость зависит от наличия генетически разнообразных доноров устойчивости и эффективных методов отбора в гибридных популяциях, не только по фенотипу, но и по генотипу устойчивости. Наличие таких методов позволит объединить в одном генотипе как различные

гены устойчивости к определенной болезни (конвергентная селекция), так и гены устойчивости к разным патогенам.

В лаборатории иммунитета растений к болезням ВИЗР в результате многолетних исследований были созданы генетические коллекции источников и доноров устойчивости ячменя к возбудителям сетчатой и темно-бурой пятнистостей (Афанасенко, 1998; Тернюк, 1998; Филатова, 2005; Анисимова, 2006; Каталоги ВИР 1989, 1996; Каталог ВИЗР 2013).

Большинство устойчивых форм являются аборигенными образцами из центров генетического разнообразия ячменя и имеют много отрицательных агрономических характеристик. Для эффективного использования имеющихся источников и доноров устойчивости ячменя необходимо создание исходного материала для селекции в виде гомозиготных по устойчивости линий ячменя, полученных от скрещивания источников устойчивости и продуктивных сортов.

Одной из основных задач Российской Технологической Платформы «Биоиндустрия и биоресурсы – БиоТех2030» является «разработка новых биотехнологических процессов, характеризующихся энергоэффективностью и низким уровнем отрицательного воздействия на окружающую среду». Ускоренное создание, с использованием методов биотехнологии сортов сельскохозяйственных культур устойчивых к болезням и широкое их возделывание решает проблемы экологической безопасности окружающей среды и сельскохозяйственной продукции, а также ресурсосбережения. В соответствии с прогнозом координатора Платформы БиоТех 2030 профессора В. О. Попова 50% мирового производства сельскохозяйственной продукции к 2030 г. будет создано биотехнологическими методами (<http://www.fp7-bio.ru/tech-platforms/russian/bioteh2030.php>).

Методы биотехнологии в селекции сортов с.-х. культур устойчивых к вредным организмам базируются на достижениях геномики, как растений, так и патогенов. К наиболее перспективным направлениям исследований относятся: создание и использование молекулярных маркеров (ММ) генетических детерминант устойчивости с.-х. растений к вредным организмам, селекция с использованием удвоенных гаплоидов, получение трансгенных растений устойчивых к болезням и вредителям.

Технология создания удвоенных гаплоидов ячменя базируется на культивировании *in vitro* неоплодотворенных половых клеток с редуцированным набором хромосом (пыльцы), спонтанного удвоения хромосом и получения дигаплоидных растений. Использование в качестве родительских компонентов скрещивания источников устойчивости ячменя к возбудителям заболеваний и продуктивных сортов позволяет от растений F_1 получить дигаплоидные рекомбинантные линии, гомозиготные по генам устойчивости. Соответственно необходимо значительно меньшее число растений в потомстве для отбора устойчивых генотипов. Быстрая гомозиготизация селекционного материала приводит к ускорению, как традиционной, так и беккроссной селекции на 3-4 года.

Большие дигаплоидные популяции, полученные от скрещивания устойчивых и восприимчивых к болезням сортов, являются материалом для картирования генов устойчивости и разработки молекулярных маркеров для селекции. Создание дигаплоидных картирующих популяций – принципиально новое для России направление, развитие которого позволит картировать не только генетические детерминанты устойчивости ячменя к болезням, но и любые другие хозяйственно ценные признаки.

Целью данной работы является создание исходного материала для селекции ячменя на устойчивость к гельминтоспориозным пятнистостям с использованием удвоенных гаплоидов.

Для достижения поставленной цели необходимо было решить следующие задачи:

1. Охарактеризовать устойчивость к сетчатой и темно-бурой пятнистостям сортов и образцов ячменя;
2. Провести скрещивания источников устойчивости, в том числе и групповой с восприимчивыми сортами;
3. Получить гибриды F_1 и инициировать культуру пыльников ячменя;
4. Изучить эффективность каллусогенеза и регенерации в культуре пыльников у родительских компонентов скрещиваний и у гибридов F_1 ;
5. Получить дигаплоидные популяции ячменя, количество растений в которых достаточно для проведения генетического анализа устойчивости и последующего картирования генов устойчивости к различным болезням;
6. Оценить устойчивость проростков и взрослых растений дигаплоидных линий к возбудителям сетчатой и темно-бурой пятнистостей;
7. Провести генетический анализ устойчивости к возбудителям сетчатой и темно-бурой пятнистостей в дигаплоидных популяциях;
8. Провести отбор линий с групповой устойчивостью к болезням в фазе проростков и взрослых растений;
9. Размножить дигаплоидные линии гомозиготные по эффективным генам устойчивости, в том числе и с групповой устойчивостью к болезням;

10. Охарактеризовать хозяйственно-ценные признаки полученных дигиплоидных линий ячменя.

Глава 1. Обзор литературы

Яровой ячмень - одна из важнейших зерновых культур Нечерноземной зоны Российской Федерации. По производству ячменя (*Hordeum vulgare* L.) и занятым под этой культурой площадям Россия занимает первое место в мире (Сортовые ресурсы ..., 2010). Как скороспелая, засухоустойчивая и солевыносливая культура ячмень возделывается практически во всех регионах страны, легко приспосабливаясь к контрастным условиям климата и разнообразию почв (Злотина и др., 2013).

Основными направлениями селекции данной культуры являются создание зернофуражных и пивоваренных сортов ячменя. В России районировано свыше 100 сортов ярового ячменя и свыше 40 — озимого (Арькова, Крюков, 2008).

1.1. Распространение и вредоносность возбудителей сетчатой и тёмно-бурой пятнистостей ячменя

Сетчатая и темно-бурая пятнистости ячменя встречаются повсеместно. Эпифитотии этих болезней на Северном Кавказе возникают 3 раза за 10 лет, в Центрально-Черноземной зоне и Волго-Вятском регионе 4-6 раз, в Центральном регионе 5-7 раз, в Поволжье 3-5 раз, в Уральском регионе 2-4 раза за 10 лет (Уровни и тенденции..., 2000). Пятнистости листьев особенно вредоносны в зонах достаточного увлажнения, таких как: Северо-западный регион Нечернозёмной зоны России (Петрова, 1985; Кашемирова, 1995; Афанасенко, 1996), Краснодарский и Приморский края (Сиренко, 1994; Афанасенко, 1997), на Дальнем Востоке

(Пересыпкин, 1987), а также в странах Балтии и в Беларуси (Афанасенко, 1996).

Значительное усиление вредоносности тёмно-бурой пятнистости отмечено с начала 80-х годов прошлого столетия в странах Европы, в частности в Шотландии (Whittle, 1977), Франции (Harranger, 1982), Германии (Herdam, Richter, 1983) и Швеции (Olofsson, 1982) и с начала 90-х годов в США (Fetch, Steffenson, 1994), Канаде (Tekauz, 2002), Южной Америке (Gamba, Estramil, 2002), Сирии, Иордании, Ираке и Иране (Yahyaoui et al, 2002).

В северо-восточной лесостепи Украины в 2001 году среди пятнистостей листьев ячменя доминировали темно-бурая и сетчатая. Развитие темно-бурой пятнистости составило 10-70%, сетчатой – 20-40% в зависимости от сорта в фазу молочно-восковой спелости ячменя (Щербаченко, 2002).

Данные заболевания ежегодно проявляются на коллекционных и производственных посевах ячменя в Северо – Западном регионе Нечернозёмной зоны России и при благоприятных условиях для развития болезней их распространённость достигает 100%, а развитие 50-90% (Афанасенко, 1996).

Эпифитотийное развитие сетчатой и тёмно-бурой пятнистостей, по многолетним наблюдениям лаборатории иммунитета ВИЗР, бывает в среднем 1 раз в 3-4 года (Афанасенко, 2010).

По данным сотрудников ВИЗР (Ишкова и др., 2004), которые проводили анализ фитосанитарной обстановки на посевах ячменя в Северо-Западном регионе РФ в 1996-2003гг., гельминтоспориозные пятнистости проявлялись ежегодно и имели высокую степень развития. Так, в период 1996-1999 и 2001гг.

наибольшее развитие получила сетчатая пятнистость, развитие которой на ряде полей ежегодно составляла 30-50%. В 2000, 2002 и 2003 гг. первоначально преобладала сетчатая пятнистость (конец июня - середина июля), но к концу вегетации отмечалось резкое нарастание тёмно-бурой. На районированных сортах развитие составляло 30-60%. Развитие сетчатой и полосатой пятнистостей на большинстве сортов в эти годы было на уровне 10% (Ишкова, Назаровская, 2002; Ишкова и др., 2004).

Вредоносность пятнистостей листьев ячменя проявляется в резком уменьшении фотосинтетической активности и - как следствие этого - в уменьшении размера и количества зерен в колосе (Smedegard-Petersen, 1974; Кушниренко, 1987; Khan, 1989; Хасанов, 1992; Кашемирова, 1995), а также в токсигенном действии возбудителей на растение (Piëning, Kaufmann, 1969). Потери урожая на восприимчивых сортах достигают 40-45 % (Steffenson, 1988; Хасанов, 1992; Кашемирова, 1995; Jayasena et al., 2007).

В ряде регионов РФ и Прибалтийских республиках потери урожая от болезни на восприимчивых к сетчатой пятнистости сортах ячменя достигали 20-60% (Обухович, Мицкевич, 1982; Кашемирова, 1995). В Ленинградской области недоборы урожая вследствие массового распространения возбудителя на посевах ячменя могут достигать до 20% (Радюкевич и др., 2002). Ежегодное обследование коллекционных посевов ячменя на опытном поле Ленинградского НИИ сельского хозяйства показывает, что непоражаемые этими видами пятнистостей сорта отсутствуют (Иванова и др., 2010).

По данным А.А. Выприцкой и В.В. Плахотника (2002) гельминтоспориозные пятнистости ячменя в Центрально-Черноземной зоне и Среднем Поволжье по вредоносности

занимают одно из первых мест. Эпифитотии отмечаются 5 раз в 10 лет, потери урожая достигают 35% (Выприцкая, Плахотник, 2002).

1.2. Симптомы поражения ячменя листовыми пятнистостями и эпидемиология возбудителей

Возбудитель **сетчатой пятнистости** ячменя гриб – *Pyrenophora teres* (Died.) Drechsler.

Половая стадия гриба – *Pyrenophora teres* (Died.) Drechsl. относится к отделу *Dicaryomycota*, подотделу *Ascomycotina*, классу *Loculoascomycetes*, порядку *Pseudosphaeriales*, семейству *Pyrenophoraceae*.

Конидиальная стадия гриба – *Drechslera teres* (Sacc.) Shoemaker (синоним: *Helminthosporium teres* Sacc.) относится к подотделу *Deuteromycotina*, классу *Hyphomycetales*, семейству *Dematiaceae*.

Гриб *P. teres* имеет две формы *f. teres*, вызывающую симптомы типично сетчатой пятнистости и *f. maculata*, вызывающую округлую пятнистость, сходную с проявлением темно-бурой пятнистости (Smedegård-Petersen, 1971, 1974, 1977).

Возбудитель **темно-бурой пятнистости** листьев ячменя, обыкновенной корневой гнили и черного зародыша зерна гриб – *Cochliobolus sativus* (Ito&Kuribayashi) Drechslerex Dastur.

Половая стадия гриба – *Cochliobolus sativus* (Ito&Kuribayashi) Drechslerex Dastur. относится к отделу *Dicaryomycota*, подотделу *Ascomycotina*, классу *Loculoascomycetes*, порядку *Pseudosphaeriales*.

Конидиальная стадия гриба – *Bipolaris sorokiniana* (Sacc.) Shoemaker (синонимы: *Helminthosporium sativum* (Pammel) C.M. Kinget Bakke; *H. sorokinianum* (Sacc. In Sorok.); *Drechslera*

sorokiniana (Sacc.) Subram. Et P.C. Jain) относится к подотделу *Deuteromycotina*, классу *Hyphomycetales*, семейству *Dematiaceae*.

Возбудители сетчатой и тёмно-бурой пятнистостей вызывают различные симптомы и имеют свои особенности жизненного цикла. Правильная диагностика возбудителей при иммунологических исследованиях имеет первостепенное значение для определения реального развития болезни на делянках. До настоящего времени в Госреестре селекционных достижений представлена характеристика устойчивости зарегистрированных сортов к гельминтоспориозу, без учета видовой принадлежности. Между тем различная генетическая детерминация устойчивости к *P. teres* f. *teres* и *C. sativus* предполагает дифференцированный подход к определению статуса устойчивости сорта.

Сетчатая пятнистость. Наиболее чёткие симптомы, соответствующие названию «сетчатая» пятнистость проявляются на проростках. Обычно на вершине листа или посередине появляется типичное сетчатое пятно, когда коричневые штрихи образуют на зелёном или хлоротичном фоне рисунок сетки. В период кущения ячменя, пятна обнаруживаются в основном на нижних листьях, на верхних же они единичны. Вспышка болезни происходит в период цветения-колошения, и развитие болезни достигает максимума к периоду молочно-восковой спелости зерна (Афанасенко, 1987, 1997).

На взрослых растениях симптомы сетчатой пятнистости сильно варьируют в зависимости от сорта. На некоторых из них проявление заболевания возможно в виде коричневых с боковыми ответвлениями чёрточек. Такие множественные, локальные повреждения дают общую картину сетки на всём листе. На листьях большинства сортов образуются преимущественно коричневые полосы 1-3 см длины и 0,3-0,5 см ширины, сливающиеся при

сильном поражении. Нижние листья поражаются сильнее и быстро отмирают (Афанасенко, 1997; Ишкова, Чумаков, 2005).

Симптомы сетчатой пятнистости можно обнаружить также на стеблях и листовых влагалищах в виде коричневых продолговатых или опоясывающих некрозов и на колосовых чешуйках в виде коричневых штрихов или округлых некротических пятен (Афанасенко, 1987).

Выявлено две формы: net-форма *P. teres f. teres*, вызывающая симптомы типично сетчатой пятнистости, и spot-форма *P. teres f. maculata*, вызывающая округлую пятнистость, сходную с проявлением тёмно-бурой (Smedegård-Petersen, 1971).

Между этими формами отсутствовали различия по морфологии конидиального и сумчатого спороношения и по циклу развития (Smedegård-Petersen, 1971). Изоляты, принадлежащие к двум формам, успешно скрещивались с образованием фертильного потомства (Campbell et al., 1999). Таким образом, различия были связаны только с симптомами проявления болезни на ячмене. В то же время, многими исследователями было показано, что эти две формы относятся к филогенетически дивергентным группам (Serenius et al., 2005; Bakonyi, Justesen, 2007; Rau et al., 2007).

В настоящее время разработаны специфичные праймеры, определяющие в ПЦР диагностические фрагменты для каждой формы (Williams et al., 2001; Leisova et al., 2005). При скрещивании изолятов, относящихся к разным формам, снижается выживаемость аскоспор и часто наблюдаются нарушения в мейозе, приводящие к образованию 4 аскоспор вместо 8, что свидетельствует о существовании частичной репродуктивной изоляции между формами *P. teres f. teres* и *P. teres f. maculata* (Мироненко, Афанасенко, 2011).

Наличие в популяциях *P. teres* f. *maculata* было подтверждено в условиях Канады (Tekauz, 1990), США и Средиземноморья (Bokelman et al., 1983), Австралии (Khan et al., 1988; McLean et al., 2009; Gupta et al., 2012), Европы, в частности в Германии (Brandl, Hoffmann, 1991) и во Франции (Arabi et al., 1992). В Австралии spot-форма возбудителя сетчатой пятнистости является более вредоносной и распространена повсеместно (Williams et al., 2003; Jayasena et al., 2007; McLean, Keiper, Hollaway, 2010; Gupta et al., 2012).

Spot- форма заболевания (*P. teres* f. *maculata*) в настоящее время распространена повсеместно. В 2010 г. в коллекционных посевах озимого ячменя Краснодарского научно-исследовательского института сельского хозяйства им. П.П. Лукьяненко была обнаружена пятнистость неизвестной этиологии. Фитопатологическим тестом и ПЦР со специфическими праймерами, пятнистость была диагностирована как spot-форма *P. teres* f. *maculata* (Анисимова и др., 2011). Обнаружение spot-формы *P. teres* в России определяет необходимость изучения устойчивости существующего сортимента ячменей и разработки программы иммунологических исследований для выявления источников устойчивости для селекции.

Наиболее благоприятными условиями для проявления и дальнейшего развития гриба *P. teres* являются дневная температура воздуха +12°C и ночная +5-9°C (Yousefbenkada et al., 1994; Кашемирова, 1995).

Низкие температуры почвы также способствуют развитию сетчатой пятнистости на проростках (Shipton, 1966; Deadman, Cooke, 1988).

Тёмно-бурая пятнистость. Поражаются все части растения. На листьях болезнь проявляется в виде округлых или продолговатых коричневых некрозов с хлоротичным окаймлением или без него. Проявление болезни в виде продолговатых пятен часто приводит к ошибочной диагностике её как сетчатой пятнистости. Характерной особенностью тёмно-бурой пятнистости является наличие тёмного (почти чёрного) участка в центре полосы (Афанасенко, 1987, 1997).

Кроме пятнистости листьев, *S. sativus* вызывает корневую гниль, загнивание нижних узлов стебля и побурение зародышевого конца семени (чёрный зародыш).

При диагностике тёмно-бурой пятнистости ячменя морфология конидиального спороношения служит несомненным отличительным признаком (Афанасенко, 1997).

Развитие болезни можно наблюдать при дневной температуре воздуха +16-20°C и ночной +10-15°C. Интенсивное развитие пятнистости наблюдается при повышенной влажности воздуха (95-97%) и оптимальной температуре: от 22 до 26°C (Кашемирова, 1995).

1.3. Изучение устойчивости к сетчатой пятнистости

Поиски эффективных источников устойчивости ячменя к возбудителю сетчатой пятнистости с 1975 г. проводят в лаборатории иммунитета растений к болезням ВИЗР, совместно с отделом овса, ржи и ячменя ВИР. За это время в лабораторных экспериментах и в полевых условиях, на естественных и искусственных инфекционных фонах изучено более 10 000 сортов и образцов ячменя (Каталоги ВИР, 1989, 1996; Афанасенко, 1995, 1996, 1998; Лукьянова и др., 1996; Филатова, 2005; Каталог ВИЗР, 2013).

Известно, что значительный иммунологический генофонд устойчивых к возбудителям болезней форм находится в древнейших очагах эволюции культурных растений (Вавилов, 1961, 1964).

Первые исследования по выявлению форм устойчивых к грибу *P. teres* были выполнены ещё Э. Э. Гешеле (1928).

Для российских исследователей основным источником при создании и пополнении коллекции устойчивых к возбудителю сетчатой пятнистости сортообразцов ячменя являлась мировая коллекция Всероссийского НИИ растениеводства им. Н.И. Вавилова, представленная образцами из семи генетических центров происхождения культуры: Абиссинского, Восточноазиатского, Переднеазиатского, Средиземноморского, Центральноазиатского, Европейско-Сибирского и Новосветского.

Большое число высокоустойчивых к возбудителю сетчатой пятнистости образцов выделено среди ячменей Средиземноморского, Центральноазиатского, Европейско-Сибирского генцентров (Трофимовская, Афанасенко, 1983; Афанасенко, 1996) и среди образцов Северной Африки и Кореи (Sato, Takeda, 1994).

Большинство устойчивых форм к *P. teres* f. *maculata* выявлено среди образцов из Северной Африки (Sato, Takeda, 1994).

Высокая гетерогенность популяций *P. teres* по признаку вирулентности, выявленная сотрудниками лаборатории иммунитета ВИЗР и другими исследователями на сортах-дифференциаторах и на источниках устойчивости (Tekauz, 1990; Steffenson, Webster, 1992; Afanasenko et al., 1995; Афанасенко, 1996; Minarikova, Polisenska, 1999; Gamba, Tekauz, 2000; Platz et al., 2000), а также с использованием молекулярных маркеров

(Peever, Milgroom, 1994; Rau et al., 2003), значительные различия по этому признаку между географическими популяциями и отсутствие взаимовлияний при их формировании (Afanasenko, 2001) предполагают различия в эффективности устойчивости ячменя по отношению к географическим популяциям патогена. Критерием эффективности специфической устойчивости является показатель числа вирулентных клонов в изучаемых популяциях *P. teres* (Афанасенко, 1995). Этот показатель в различные годы исследований определен для более чем 250 образцов ячменя к более чем 30 популяциям патогена. Данные по устойчивости проростков в подавляющем большинстве случаев, возможно, интерполировать на устойчивость взрослых растений. Высокоэффективная устойчивость к различным популяциям *P. teres* служит косвенным показателем потенциальной способности сорта длительно сохранять устойчивость (Афанасенко, 1995; Afanasenko et al., 2007).

Известно, что устойчивость к возбудителю сетчатой пятнистости детерминирована олигогенами (Khan, Boyd, 1969; Bockelman et al., 1977; Афанасенко, Кушниренко, 1989; Smilde et al., 2000) или может носить полигенный характер (Arabi et al., 1990; Harabi et al., 1993). Предполагается, что взаимоотношения в системе хозяин–паразит в первом случае носят расоспецифический характер во втором – неспецифический. Использование в селекционных программах олигогенов – наиболее быстрый и эффективный метод селекции на устойчивость. В этом случае необходимо генетическое разнообразие доноров устойчивости.

Первые исследования по этой проблеме были проведены в США (Schaller, 1955). При анализе гибридов F_2 , F_3 и BCF_2 сортов Tifang $\times$ Atlas был идентифицирован один полудоминантный ген устойчивости у сорта Tifang, обозначенный символом *Pt*.

Дальнейшие исследования показали, что устойчивость сортов Ming, Harbin и Manchuria (CI 2335) контролируется одним общим геном *Pt2* (Mode, Schaller, 1958.) Установлено также, что сортообразцы Canadian Lake Shore и CI 4922 несут 2 дубликатных гена устойчивости (*Pt2* и *Pt3*). Во всех исследованных комбинациях наблюдалось неполное доминирование устойчивости. Низкая частота расщепляющихся семей в F_3 при скрещивании сорта Tifang с другими устойчивыми сортами указывала на тесное сцепление генов *Pt1* и *Pt2* (2,5 % рекомбинации).

С появлением новых технологий молекулярного картирования генетических детерминант устойчивости и их секвенирования у практической селекции появились новые возможности обнаружения и использования эффективных генов, детерминирующих устойчивость к наиболее вредоносным патогенам. На сегодняшний день известны только два гена, детерминирующих качественную устойчивость к возбудителю темно-бурой пятнистости: *Rcs5* локализованный на хромосоме 7H (Steffenson et al., 1996) и *QRcs1* на хромосоме 1H (Grewal, 2011) и 12 QTL на всех хромосомах ячменя кроме 4H и 6H (Roy et al., 2010; Grewal, 2011).

Ген, детерминирующий качественную реакцию растений к *P. teres f. teres* был картирован на хромосоме 6H (Gupta et al., 2004; Manninen et al., 2006; Потокина и др., 2010) и локусы количественной устойчивости (QTL) определены на хромосомах 6H, 4H, 2H и 3H (Cakir et al., 2003; Raman et al., 2003; Gupta et al., 2004).

Ген, детерминирующий устойчивость к spot форме *Rpt4* был обнаружен у сортов Chebec, Keel, Tilga и CI 9214 на хромосоме 7H (Williams et al., 1999).

1.4. Изучение устойчивости к темно-бурой пятнистости

Поиски форм ячменя устойчивых к возбудителю темно-бурой пятнистости проводили в нашей стране и за рубежом (Banttari et al., 1975; Рочев, Левитин, 1986; Лукьянова, 1990; Semeane, 1995; Faiad et al., 1996; Tekauz, 2002; Arabi, Jawhar, 2007, 2010, 2013). Результаты исследований свидетельствуют о гораздо меньшем количестве устойчивых к возбудителю тёмно-бурой пятнистости образцов, по сравнению с таковым к возбудителю сетчатой пятнистости.

R.D. Wilcoxson с соавторами проводили оценку сортов и линий ячменя, активно используемых в селекционных программах штата Миннесоты, на искусственном инфекционном фоне. В результате оценки было отобрано 11 устойчивых к возбудителю темно-бурой пятнистости образцов ячменя (Wilcoxson et al., 1990, 1992).

В условиях Канады (1996 г.), на основании результатов полевых оценок, были зарегистрированы как среднеустойчивые к возбудителю темно-бурой пятнистости три сорта ячменя: Starling (Price et al., 1996 a), Callao (Price et al., 1996 b) и Pamunkey (Price et al., 1996 c).

В период с 1997 по 1999 гг. в США (в штате Северная Дакота) проведена полевая оценка 6700 образцов ячменя на искусственных инфекционных фонах возбудителя темно-бурой пятнистости. Инокуляцию растений проводили изолятами разного происхождения в два срока: в фазу двух листьев и фазу колошения. В результате трехлетних исследований отобрано 17 образцов ячменя (развитие болезни 0,25%) устойчивых к патогену. Согласно предположению авторов, устойчивость у этих образцов была обусловлена генами, переданными от линии NDB 112 (Fetch, Steffenson, 1999).

С 1964 года и до настоящего времени устойчивость к темно-бурой пятнистости у всех культивируемых шестирядных пивоваренных сортов ячменя в США (Северная Дакота), обусловленная наличием в родословной источника устойчивости NDB 112, продолжает оставаться эффективной (Steffenson, 2000). Это является примером длительной олигогенной устойчивости к широко специализированному патогену – *C. sativus*.

В России, в работе А.Н. Петровой (1985), была изучена устойчивость сортов ячменя к возбудителю темно-бурой пятнистости в лабораторных и полевых условиях. По результатам двухлетних исследований было отобрано 11 относительно устойчивых к патогену сортов и образцов: Харджау 18, Нутанс 187, Оксамат, Sultan, Fox, Giilzower, Psaknon, Conquest, к-23762, к-23505 и к-19639.

М.В. Рочевым и М.М. Левитиным (1986), проведен лабораторный скрининг 1255 сортообразцов из семи центров происхождения ячменя на инокуляцию местными (Средний Урал) изолятами патогена. Авторы отметили, что большинство форм устойчивых к возбудителю темно-бурой пятнистости представлено образцами из Переднеазиатского генцентра, включающего территории Армении, Грузии, Азербайджана, Индии и Турции, а также из Восточно-Азиатского генцентра (Китай и Япония).

В ВИР, Л.Г. Тырышкиным и Д.Н. Шевченко (1994), изучена ювенильная устойчивость 75 образцов ячменя при инокуляции высокоагрессивными штаммами *C. sativus* из Сибири и Ленинградской области. В результате были отобраны среднеустойчивые сорта: Могех, Прерия, Тогузак и Черниговский 90.

В работе Л.Г. Тырышкина и Н.Н. Соловьевой (2001), отмечен средний уровень устойчивости (тип реакции 4 по 6-бальной шкале)

к возбудителю темно-бурой пятнистости в фазе проростков линии NDB 112 и сорта Morex.

Н.Н. Соловьевой (2004) проведена оценка 1000 образцов ячменя из мировой коллекции ВИР к изолятам *S. sativus* разного географического происхождения. Согласно результатам исследования установлено, что в коллекции ВИР устойчивые к возбудителю темно-бурой пятнистости и обыкновенной корневой гнили образцы встречаются редко. Автором выделено только два образца среднеустойчивых к возбудителю темно-бурой пятнистости – к-8755 (Эфиопия) и Jngve (Швеция) и пять образцов гетерогенных по устойчивости – к-27480, к-27481 (Корея), к-28959, к-19110 и к-19645 (Индия).

Таким образом, представленные результаты свидетельствуют о небольшом числе образцов устойчивых к возбудителю темно-бурой пятнистости. Следовательно, поиск эффективных источников устойчивости к патогену остается актуальной задачей.

С помощью молекулярных маркеров картировано всего пять генов устойчивости к возбудителю темно-бурой пятнистости, среди которых только один - Rcs5 является эффективным (Steffenson, 2000).

В России идентифицировано по одному рецессивному гену устойчивости к темно-бурой пятнистости у образца к-8755, сортов Нутанс 187 и Jngve и один доминантный ген устойчивости у американской линии NDB 112. У сортов Viivi и Scarlett обнаружено по одному доминантному гену устойчивости к возбудителю темно-бурой пятнистости (Соловьева, 2004).

Наиболее детальные исследования по генетике устойчивости ячменя к *S. sativus*, позволившие осуществить генетическую защиту ячменя от темно-бурой пятнистости, проведены в США (Wilcoxson, Rasmusson, Miles, 1990; Valjavec-Gratian, Steffenson,

1997, 1998). Поскольку высокой эффективностью отличается только ген Rcs5 от линии NDB112, поиски новых генов устойчивости к возбудителю темно-бурой пятнистости в настоящее время являются актуальной задачей.

Сотрудниками ВИЗР создана коллекция источников и доноров устойчивости ячменя к наиболее вредоносным болезням (сетчатая, темно-бурая пятнистости и ринхоспориоз). В лаборатории иммунитета растений к болезням (ВИЗР) были попытки выявления доноров групповой устойчивости ячменя к перечисленным болезням.

Так, например, А.В. Анисимовой (2006) было выявлено четыре источника с групповой устойчивостью к сетчатой, темно-бурой пятнистостям и ринхоспориозу: сорта Зерноградский 584, Пастбищный, Оренбургский 15 и 2994 TibetWhite 9. К возбудителям сетчатой и темно-бурой пятнистостей было выявлено семь источников устойчивости: Оренбургский 15, Ingve, Пастбищный, к-29438, Зерноградский 584, Задонский 8, к-30451 и два источника к возбудителям сетчатой пятнистости и ринхоспориозу – к-27737 (Зерноградский 813) и к-87279 (Лебедева, 2005; Анисимова, 2006).

Однако генетическая детерминация признака групповой устойчивости ячменя к данным патогенам не достаточно изучена. Для селекции наибольший интерес представляют доноры групповой устойчивости, которые позволяют проводить отборы в гибридных популяциях растений к нескольким патогенам.

В связи с этим, работа по созданию доноров с групповой устойчивостью ячменя к болезням является актуальной.

Сорта ячменя должны обладать устойчивостью к наиболее вредоносным болезням и вредителям. Эту задачу необходимо конкретизировать в соответствии с условиями региона, общим

комплексом мероприятий по защите растений и возможностями селекции. Создание таких сортов приводит к уменьшению затрат на химическую обработку посевов и семян, а также способствует защите внешней среды от загрязнения.

Число доноров устойчивости постоянно растет, так как каждое селекционное учреждение, работая с уже известными донорами, передает их гены устойчивости в свой селекционный материал, обладающий приспособленностью к местным условиям и другими хозяйственно ценными качествами. Это тем более необходимо, что многие первоначальные доноры имеют плохие хозяйственные характеристики. Отрицательные свойства имеют примитивные сорта из Северной Африки, а также из Эфиопии — региона, выдающегося по числу обнаруженных доноров устойчивости к болезням.

Объединение генов устойчивости к разным болезням в результате интенсивной работы с донорами привело к созданию сортов с комплексной устойчивостью, которые, в свою очередь, могут быть использованы как ценные доноры. Так, канадские сорта Вестерн Форт и Оттава 3092А устойчивы к мучнистой росе, пыльной и твердой головне, карликовой ржавчине, сетчатому гельминтоспориозу и, кроме того, к шведской мухе и стеблевой блохе (Арькова, Крюков, 2008).

Селекция растений на устойчивость к болезням — сложный, многоступенчатый и непрерывный процесс. Создаваемые сорта и гибриды сельскохозяйственных культур должны также обладать хорошим качеством продукции, высокой урожайностью и другими ценными показателями. Устойчивость к болезням должна быть относительно стабильной и обеспечивать защиту сортов и гибридов на период возделывания их в производстве.

Многие исследователи считают, что длительно сохраняющейся и стабильной может быть, как олигогенная вертикальная, так и полигенная горизонтальная устойчивость. Олигогенной устойчивостью, обусловленной «большими» генами и направленной против определенных групп патогенов, могут обладать конвергентные сорта.

Для создания конвергентных сортов наибольшую ценность имеют гены устойчивости с широким спектром действия. Более длительной устойчивостью обладают сорта, сочетающие вертикальную устойчивость с горизонтальной, т.е. многобарьерные. Одним из вариантов эффективного использования генов расоспецифической устойчивости является создание мультилинейных сортов. Такие сорта состоят из фенотипически сходных линий, несущих различные гены устойчивости. Они поддерживают стабильность рас в популяциях паразита, снижают скорость нарастания инфекции, т.е. моделируют процессы, происходящие в природных популяциях. В случае поражения какой-то линии, она может быть заменена другой. Такие сорта можно легко модифицировать. Болезнь на них развивается как на сортах с горизонтальной устойчивостью.

1.5. Генетическая детерминация устойчивости ячменя к пятнистостям листьев

С развитием геномики растений изменились представления о генетической природе устойчивости растений к болезням и, в частности, о специфичности устойчивости. В большинстве случаев устойчивость к гемибiotрофным патогенам ячменя контролируется наряду с так называемыми «большими» генами с высокой экспрессией признака (качественные реакции) серией QTL, детерминирующих количественное проявление признака. На

многих примерах был показан изолят-специфический контроль количественной устойчивости ячменя к сетчатой, темно-бурой и полосатой пятнистостям (Arru et al., 2003; Gupta et al., 2010; Grewal et al., 2012). Например, устойчивость сорта ячменя Steptoe к двум изолятам *Pyrenophora graminea* (Ito and Kuribayashi) была детерминирована, как общими для обоих изолятов QTL (локусы количественных признаков), на длинном плече хромосомы 2Н и двумя сцепленными QTLs на хромосоме 3Н, так и изолят-специфическими QTLs на хромосомах 2Н и 5Н (Arru et al., 2003). В настоящее время 57 генетических детерминант специфической устойчивости к болезням картированы на хромосомах ячменя и большое количество локусов количественной устойчивости (QTL) (Friedt, Ordon, 2007). Например, известны только два гена с высокой экспрессией признака устойчивости к возбудителю темно-бурой пятнистости: Rcs5 локализованный на хромосоме 7Н (Steffenson et al. 1996; Bilgic et al. 2005; Yun et al., 2006; Alsop 2009) и QRcs1 на хромосоме 1Н (Grewal, 2011) и 12 QTL на всех хромосомах ячменя кроме 4Н и 6Н (Roy et al., 2010; Grewal, 2011).

Гены и QTL, детерминирующие устойчивость к возбудителю сетчатой пятнистости ячменя *Pyrenophora teres* f. *teres* были локализованы почти на всех хромосомах ячменя: Pt.a на хромосоме 3HL (Graner et al., 1996), QRpts2S (на хромосоме 2HS), QRpts3L (3HL), QRpts2L (2HL), QRpts3La (3HL), QRpts3Lb (3HL), QRpts4 (4H) и QRpts6L (6HL) (Raman et al., 2003), Rpt-4H-5-7, Rpt-3H-4 и Rpt-1H-5-6 (Yun et al., 2005), Rpt5 (6H) (Manninen et al., 2006; Gupta et al., 2010), QRpt6 (6H), QRtts2 (2H), QRtts4 (4H) (Grewal et al., 2008), rpt.r (6H) и rpt.k (6H) (Abu Qamar et al., 2008) и к другой форме этого возбудителя *P. teres* f. *maculata* на 4, 5, 6 и 7 хромосомах ячменя: Rpt4 (7H) (Williams et al., 1999), QRpts4

(4H), QRpt7 (7H) и QRpt6 (6H) (Grewal et al., 2008), QRptms1 (1H), QRptms4 (4H), QRptms6 (6H), Rpt6 (5H) (Manninen et al., 2006).

В районе центромеры хромосомы 6H, у эфиопского образца CI 9819 был идентифицирован высокоэффективный ген устойчивости к сетчатой пятнистости *Rpt5* (Manninen et al., 2006). На этом же участке хромосомы 6H был локализован ген, детерминирующий устойчивость к *P. teres* f. *teres* и в работах других исследователей у сортов Steptoe (Steffenson et al., 1996), TR306 (Spaner et al., 1998), Kaputar (Cakir et al., 2003), Chevron (Ma et al., 2004), ND11231*12 (Emebiri et al., 2005) и Pompadour (Gupta et al., 2009). Многие авторы склоняются к мнению, что в этом районе хромосомы 6H имеется кластер из нескольких генов устойчивости к *P. teres* f. *teres* или исследователи имеют дело с множественным аллелизмом одного гена (Manninen et al., 2006; Abu-Qamar et al., 2008; Gupta et al., 2011). Кроме того, в районе центромеры хромосомы ячменя 6H определены также *QTLRphq3*, контролирующий устойчивость к *Puccinia hordei* (Marcel et al., 2007), *QTL_{Triton}Rrs6H₂₇₁* - к *Rhynchosporium secalis* (Wagner et al., 2008), *rym15* - к вирусам BaMMV/BaYMV (LeGouis et al., 2004).

Использование технологии ассоциативного картирования для определения генетического разнообразия устойчивости к возбудителю темно-бурой пятнистости дикого ячменя *Hordeum vulgare* subsp. *spontaneum* позволил картировать 13 QTL, из которых около половины были новыми (Roy et al., 2010). Учитывая невысокое генетическое разнообразие устойчивости культурного ячменя к этому патогену и потерю устойчивости широко возделываемых в США и Канаде (2,3 млн. га) сортов ячменя, защищенных генами длительной устойчивости от линии NDB112 (Ghazvini, Tekauz, 2007; Fetch et al., 2008), полученные авторами

данные значительно расширяют возможности селекции ячменя на устойчивость к этой болезни.

Часто QTL, контролирующие устойчивость взрослых растений и проростков, локализованы на различных хромосомах, например, генетические детерминанты устойчивости к возбудителям сетчатой *P. teres* f. *teres* (Lehmensiek et al., 2007) и темно-бурой пятнистостям ячменя *Cochliobolus sativus* (Bilgic et al., 2006). Некоторые QTL обеспечивают устойчивость растений в течение всего онтогенеза, например, QRpt6 на хромосоме 6H детерминировал устойчивость проростков и взрослых растений в поле к net форме возбудителя сетчатой пятнистости ячменя (Grewal et al., 2008); ген Rcs6, локализованный на хромосоме 1H, также контролировал устойчивость, как взрослых растений, так и проростков ячменя к *C. sativus* (Bilgic et al., 2006).

1.6. Создание исходного материала для селекции биотехнологическими методами

Стандартизация сортов, распространение их небольшого числа на больших площадях, ограничение генетического потенциала при внутривидовых скрещиваниях на устойчивость к болезням и вредителям, а также отсутствие в исходном материале резерва полезных генов по ряду хозяйственно ценных признаков в будущем может явиться одним из основных лимитирующих факторов в селекции (Лутова, 2003; Шевелуха, 2008). В решении этих проблем большое место отводится методам сельскохозяйственной биотехнологии.

Ячмень — одна из культур в селекцию которой стали широко внедрять биотехнологические методы, а именно работы с применением гаплоидии (Иванов, 2006).

Использование дигаплоидных линий растений – это один из путей ускорения селекционного процесса. В селекции на устойчивость этот метод позволяет значительно сократить объемы скрещиваний. При сравнительной простоте и технологичности дигаплоидия обеспечивает оценку генетической потенции каждой комбинации скрещивания на ранних этапах, повышает эффективность рекуррентной селекции, увеличивает возможности использования неаллельной комплементации (Гриб, 1986; Бутенко, 1989).

Длительная по времени и сложная процедура пирамидирования генов устойчивости к определенному виду фитопатогена, либо объединение в одном генотипе количественной и качественной устойчивости значительно проще осуществляются с использованием молекулярных маркеров. Для развития ДНК-технологий необходимо картировать все известные эффективные гены устойчивости для последующего использования их в селекции.

В настоящее время, несмотря на большое количество картированных генов устойчивости ячменя и выявленных молекулярных маркеров (ММ), имеется всего 2 примера практического их использования при создании устойчивых сортов ячменя: это два рецессивных гена устойчивости к вирусу желтой мозаики ячменя *gum4/gum5* и рецессивная аллель гена *mlo*, контролирующая длительную устойчивость к мучнистой росе (Miedaner, Korzun, 2012).

Материалом для картирования генов устойчивости ячменя являются дигаплоидные линии, которые позволяют создавать пулы устойчивых и восприимчивых растений с одинаковым генотипом.

Использование дигаплоидов в скрещиваниях существенно повышает взаимодействие структурных и регуляторных генов,

увеличивая при этом размах генотипической изменчивости. Это способствует преодолению тесных связей между признаками, которые устанавливаются для большинства групп сортов одного экотипа (Гриб, 1986).

Существенным моментом в технологии получения дигаплоидных линий в культуре пыльников ячменя является спонтанное удвоение хромосом у гаплоидов, что снижает затраты на получение линий, а с другой стороны, позволяет избежать воздействия колхицином или другими мутагенами (Сафронова, 1993).

В селекционной практике в качестве гаплопродюсера широко используют луковичный ячмень *Hordeum bulbosum* L. (Devaux, 2003; Hayes et al., 2003; Игнатова, 2011). Быстрое получение гомозиготных линий позволяет уже на ранних этапах оценить данный материал на устойчивость к болезням и получить полностью иммунные к патогенам гомозиготные дигаплоидные формы. На возможность использования *Hordeum bulbosum* L. в качестве гаплопродюсера при скрещивании с *Hordeum vulgare* L. впервые указал D.R. Davies (1960). Позднее его данные подтвердили и другие авторы, а К.М. Но и K.J. Kasha (1975) цитологически показали ход элиминации хромосом *Hordeum bulbosum* из гибридного зародышевого мешка и становление гаплоидного статуса зародыша *Hordeum vulgare*. В дальнейшем такие зародыши погибают вследствие деструкции эндосперма. Своевременная изоляция их и выращивание на искусственной питательной среде, а также успешная диплоидизация полученных растений обеспечивают создание гомозиготных линий, представляющих ценный генетический материал для практического применения его в селекционном процессе. Благодаря исследованиям С.Ф. Лукьянюк и С.А. Игнатовой, в

Селекционно-генетическом институте (г. Одесса, бывший ВСГИ) широко применяется метод получения гаплоидов ячменя *Hordeum vulgare* при гибридизации с диплоидным *Hordeum bulbosum* с последующим удвоением гаплоидов (Бутенко, 1982, 1993; Крупнов, 1989; Лукьянюк, Слепченко, 1992).

По данным Э.Д. Неттевич, Л.М. Молчановой и В.П. Смолина (1994), дигаплоидные линии 2478 и 2514 ярового ячменя в течение более пяти лет сохраняют полный иммунитет к возбудителю пыльной головни.

На территории бывшего СССР Всесоюзному Селекционно-Генетическому Институту (Одесса) принадлежит приоритет во внедрении биотехнологии в селекционный процесс и создании на основе дигаплоида сорта ячменя Исток (Пухальский, 2003). На базе проведенных разработок с помощью гаплоидов были созданы также три сорта ярового ячменя – Одесский 115, Прерия и Степной дар (Наволоцкий, 1997; Игнатова, 2003, 2011).

В Московском селекционном центре (Немчиновка) предложены эффективные способы получения и идентификации гаплоидов и псевдодиплоидных апомиктов, что в конечном итоге позволяет на 2–4 года сократить сроки выведения новых сортов и обеспечивает возможность ускоренно получать генетически стабильный исходный материал для гибридизации, сочетающий в себе высокую продуктивность, иммунитет к болезням, устойчивость к полеганию, скороспелость. При использовании линий диплоидизированных гаплоидов ячменя получены высокоурожайные сорта Биос-1, Рахат, Эльф, Суздалец и Вулкан. Данные сорта отличаются высоким потенциалом урожайности (до 80 ц/га), скороспелостью, устойчивы к полеганию, толерантны к кислым почвам, имеют надежную генетическую защиту от

пыльной головни (*Ustilago nuda*), в связи, с чем получили широкое распространение в производстве (Чистякова, 2000).

В селекционных программах ячменя в НИИСХ Юго-Востока используют два метода получения гаплоидов: культура пыльников и селективная элиминация хромосом вида-опылителя. Метод селективной элиминации хромосом в меньшей степени зависит от генотипа донорного растения, однако, в годы с сухим жарким климатом выход дифференцированных зародышей резко сокращается. Высокий уровень спонтанной диплоидизации хромосом в культуре пыльников ячменя (более 70%) даёт возможность избежать трудоёмкой операции по колхицинированию регенерантов (Дьячук и др., 2001; Акинина, 2013).

В этом институте методом культуры пыльников получен сорт Нутанс 108/5, а сорт Нутанс 251 создан методом селективной элиминации хромосом (Дьячук и др., 2001).

В результате многолетних исследований по экспериментальной гаплоидии зерновых культур М.П. Шишловой и др. (2007) изучена возможность создания гаплоидов зерновых культур гаплопродюсерным методом - на основе отдаленной гибридизации и андрогенным методом - в культуре изолированных пыльников *in vitro*. При применении метода изолированных пыльников *in vitro* установлен эффект высокой ген-специфичности индукции новообразований и частоты появления гаплоидных альбиносов у ячменя, пшеницы и тритикале. Оптимизирован состав культуральных сред для эффективной индукции каллусов и регенерации зеленых растений. С использованием усовершенствованных гаплоидных технологий созданы селекционно-ценные дигаплоиды зерновых культур и сорт ячменя Поспех (Шишлов и др., 2007).

Таким образом, наиболее эффективное получение дигаплоидных линий ячменя возможно двумя способами – использованием культуры пыльников и гаплопродюсера, дикого луковичного ячменя *Hordeum bulbosum*.

1.6.1. Культура пыльников ячменя

Пыльник представляет собой фертильную часть тычинки, в гнёздах которого клетки, так называемой спорогенной ткани формируют микроспороциты, которые претерпевают мейотические деления и дают начало гаплоидным микроспорам. Микроспоры прорастают в пыльцевые зёрна – мужские гаметофиты.

Однако в строго определённых условиях культуры *in vitro* можно изменить программу развития микроспоры – той клетки пыльника, которая в природных условиях даёт начало пыльцевому зерну. Иначе говоря, в экспериментальной системе культуры *in vitro* такая клетка на определённой стадии своего развития способна к смене программы развития с обычной гаметофитной на спорофитную, ведущую к формированию гаплоидного растения-спорофита (Круглова, Батыгина, 2006; Дьячук и др., 2010).

Явление формирования спорофита в условиях культуры *in vitro* из морфогенетически компетентной клетки пыльника было открыто в 1964 г. на примере растений дурмана *Datura L.* (Guha, Maheshwari, 1964). Открытие этого явления можно считать одним из самых значимых в биологии. Процесс образования гаплоидного растения-спорофита из морфогенетически компетентной клетки пыльника в культуре *in vitro* получил название "андроклиния". В иностранной литературе широко распространён термин "андрогенез *in vitro*" (Kasha et al., 2001; Hassawi, 2004; Datta, 2005).

Процесс культивирования пыльников связан с реализацией таких путей спорофитного морфогенеза *in vitro*, как эмбриоидогенез и каллусогенез.

Получение дигаплоидов представляет большую ценность для селекционеров. Существует 4 метода получения гаплоидов: использование гаплоидного гена-инициатора (Mogensen, 1982), культура завязи (SanNoeum, 1976; Kasha, Reinbergs, 1982), культура пыльников (Dunwell, 1985) и метод с использованием гаплопродюсера (*Hordeum bulbosum* L.) (Jensen, 1983; Choo et al., 1985). Однако основное практическое применение получили методы культуры пыльников и использование гаплопродюсера (Лукьянюк, Игнатова, 1983, 1988; Бутенко, 1999; Jacquard et al., 2006; Игнатова, 2011).

Существует 2 основных подхода для повышения эффективности культуры пыльников: поиск факторов, влияющих на отзывчивость, и подбор генотипов растений, отзывчивых к культуре пыльников (Huang, Sunderland, 1982; Powell et al., 1988).

В многочисленных исследованиях выявлено большое количество факторов, от которых может зависеть выход гаплоидов в культуре пыльников. Наиболее часто используются следующие условия выращивания растений-доноров: короткий день (8 часов), высокая интенсивность освещения (20000 лк), пониженная температура (12°C) (Powell et al., 1988; Manninen, 1997; Иванов, 2001; Weyen, 2009).

Имеет также значение возраст растения-донора и состав питательных сред. В качестве стимулирующего условия в большинстве работ используют предварительную обработку изолированных пыльников низкой положительной температурой (4—6°C). Вероятно, под влиянием холода подавляются процессы нормальной дифференцировки пыльцы, что приводит к

увеличению ее эмбриогенного потенциала. По-видимому, такое стрессовое воздействие также блокирует нормальный ход спорогенеза пыльника, а это способствует переходу микроспор на путь эмбриогенеза или каллусогенеза (Jacquard et al., 2006; Белинская, 2010).

Успешное получение растений ячменя посредством культуры пыльников было впервые описано Клафамом (Clapham, 1973). С тех пор методы культуры пыльников развивались для практической селекции. Этапами развития служили: модифицирование условий роста донорных растений, использование холодной предобработки колосьев, предобработка пыльников с использованием маннитола, а также замещение нитрата аммония глутамином в среде для индукции. Одно из крупных достижений в андрогенезе ячменя связано с патентованным использованием мальтозы, описанной Hunter (1987), когда в среду для индукции стали добавлять мальтозу (Foroughi-Wehr et al., 1982; Huang, Sunderland, 1982; Olsen, 1987, 1991; Powell et al., 1988; Salmenkallio-Marttila et al, 1995; Silva et al., 1997; Datta, 2005).

Большинство работ по изучению культуры пыльников было проведено на высоко отзывчивом модельном сорте Igri. Генотипические различия способности воспроизводства сортов в культуре пыльников усложняют практическое использование этого метода в селекции.

О. Manninen (1997) провела опыты по совершенствованию методов культуры пыльников ячменя с целью получения дигаплоидных линий. Для получения гибридов в скрещиваниях принимали участие двухрядные сорта ячменя (Bonus, Inari, Jo1610, Kustaa, Kymppi, Prisma) и шестирядные (Arve, Botnia,

LarkerMutant, OB264, Rolfi, WW7860). Задачей исследования было протестировать следующие характеристики:

- действие базовой среды на выход регенерантов;
- эффективность предварительной обработки пыльников на среде, содержащей маннитол;
- найти оптимальную плотность расположения пыльников на среде;
- подобрать оптимальные температурный и световой режимы.

В результате исследования было установлено, что предварительная обработка пыльников в течение 4 дней на среде содержащей 0,175М маннитола была благоприятна для всех 8 протестированных генотипов и увеличивала выход зелёных растений от 26% до 74% из расчёта на 100 пыльников. Значение 74% соответствовало гибриду, полученному от скрещивания сортов Inari и Kymppi.

Плотность расположения пыльников на среде, равная 1,6 пыльника на см² была зарегистрирована как оптимальная.

Модифицированная среда Мурасига-Скуга, содержащая нитрат аммония, частично замещённого глутамином (MMS-MG) была несколько лучше, чем среда, основанная на солях N₆ (N₆-MG), а добавление 100 мМ нитрата серебра снижало выход регенерантов.

Исследователями из Финляндии (Salmenkallio-Marttila et al., 1995) были проведены опыты на сорте Kymppi. Было установлено, что урожай зелёных растений увеличился в 7 раз при сокращении времени суспензионной культуры развития проэмбрионов с 4-х недель на 3 недели, а также, что при увеличении концентрации мальтозы в среде для изоляции увеличился выход зелёных растений. При оптимальных условиях среднее число зелёных

растений составило 169 ± 97 на колос (Salmenkallio-Marttila et al., 1995).

Выход регенерантов зависит и от сорта, поэтому необходимо оптимизировать условия культуры пыльников для каждого нового сорта. Целью исследования учёных из Финляндии было найти простой и эффективный метод для культуры изолированных микроспор ячменя. Семена были получены от сорта Kesko (Финляндия). Растения выращивали в теплице (16ч фотопериод, температура днём 22°C , ночью 13°C). Продолжительность вегетационного периода составила 6-8 недель. Колосья собирали, когда влагалище флагового листа появлялось на 5-10 см. Эта стадия развития растений соответствует поздней одноядерной или ранней двуядерной стадии развития микроспор. Стадию развития микроспор проверяли под микроскопом с помощью окрашивания пыльников ацетокармином. Собранные колосья заворачивали в фольгу и помещали в пробирки, после чего оставляли на 3-4 недели в холодильнике при температуре 7°C .

Для культивирования пыльников использовали среду 108, которая была приготовлена на основе среды N_6 с добавлением 1.1мМ глутамина, 2.8мМ мио-инозитола, 0.175М мальтозы, 7.9μМ 2.4-D и 1.2μМ кинетина, pH=5.8. Поверхность колосьев обрабатывали 70% этанолом.

Выход зелёных растений был выше при концентрации мальтозы в среде для изоляции микроспор 0.250М, а в среде для культивирования - 0.325М.

Значительной проблемой культуры пыльников продолжает оставаться появление большого количества растений альбиносов. Oleszczuk и др. (2006) описал относительно более низкое число выхода альбиносов у ячменя при низкой температурной предобработке изолированных пыльников.

В работе шотландских учёных (Powell et al., 1988) было исследовано влияние расположения пыльника на выход регенерантов. В изучении находились коммерческие сорта ячменя. В результате было установлено, что расположение пыльника на среде незначительно воздействовало на выход регенерантов. Однако расположение пыльников в положении "up", то есть, соприкасаясь одной лопастью со средой, значительно увеличивало число полученных зелёных растений по сравнению с положением "flat". Цитологическая проверка регенерантов показала, что большинство из них обладало нормальным для ячменя кариотипом (Powell et al, 1988).

Практическое использование метода культуры пыльников ячменя для получения дигаплоидов даёт селекционерам возможность получать гомозиготные линии в течение года (Silva et al., 1997).

Итак, для успешного использования технологий дигаплоидии необходимы оптимальные условия выращивания донорных растений. Оптимальная фаза развития микроспоры (средняя или позднеодноядерная) - другая предпосылка, которая является существенной для успеха в культуре пыльников. Обычные пассажи, такие как, холодовая обработка колосьев (в воде или обернутых во влажные бумажные полотенца и фольгу) или с использованием маннитола 0,3 М в течение нескольких дней тоже способствуют увеличению выхода зеленых растений – регенерантов (Белинская, 2010; Germana, 2011).

Несмотря на существенные усовершенствования, описанные выше, препятствия в культуре пыльников все же имеют место. Так, большой выход растений - альбиносов – это все еще проблема, а также зависимость от генотипа культуры и неполная способность к диплоидизации (Larsen et al., 1991; Szarejko, 2003; Germana, 2011).

Технологии по получению дигаплоидов становятся более эффективными благодаря научно-исследовательской работе лабораторий, практическим программам размножения и взаимодействию с молекулярными технологиями. Производство и внедрение фертильных гаплоидных линий все еще считают дорогими, так как они требуют быстрого размножения семян, много испытаний в полевых условиях и высококачественной системы анализа.

Таким образом, ускорение селекционного процесса возможно путем создания гомозиготных по устойчивости дигаплоидных линий ячменя, что значительно сокращает объем скрещиваний и увеличивает эффективность отборов. Получение дигаплоидных популяций, разделённых на пулы устойчивых и восприимчивых растений, способствует развитию исследований по молекулярному картированию генов устойчивости. Следует отметить, что создание дигаплоидных картирующих популяций для картирования генетических детерминант устойчивости ячменя к болезням – это новое для России направление, развитие которого позволит обеспечить отечественную селекцию донорами с идентифицированными генами устойчивости и молекулярными маркерами для ускоренного создания генетически защищенных сортов ячменя. Все это обуславливает перспективность и актуальность исследований по созданию дигаплоидных популяций растений с генетическими детерминантами устойчивости к различным расам одного возбудителя и группе патогенов.

С применением только гаплоидной биотехнологии создано почти 300 сортов сельскохозяйственных культур. В Европе почти 50% возделываемых сортов ячменя получены с использованием гаплоидных технологий (Dunwell, 2010; Акинина, 2013).

На сегодняшний день в мире зарегистрированы сотни разновидностей удвоенных гаплоидов ячменя, но, к сожалению, до сих пор не существует их полного перечня. Однако, на сайте COST 851 (www.scri.sari.ac.uk/assoc/cost851/default.htm) приведен список некоторых яровых и озимых разновидностей ячменя. Каждый год по всему миру регистрируются новые удвоенные гаплоиды (большей частью в Европе, Канаде, США и Австралии). Традиционные возражения против получения удвоенных гаплоидов *in vitro*, связанные с возникновением соматклональной изменчивости, потерей генетического разнообразия и меньшей стабильностью признаков все еще широко обсуждаются (Weyen, 2009). Тем не менее, появляется все больше селекционных программ, полностью основанных на использовании гаплоидии (Dubcovsky, 1995-1997, Мишуткина и др., 2013). Основным прикладным направлением использования удвоенных гаплоидов ячменя является ускоренная селекция новых сортов и гибридов.

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

2.1. Подбор родительских пар для создания исходного материала для селекции ячменя

Многолетний скрининг коллекции ячменя ВИР, проводимый в лаборатории иммунитета растений к болезням ВИЗР, по признаку устойчивости к основным болезням позволил выявить источники устойчивости, как к отдельным болезням, так и с групповой устойчивостью (Афанасенко, 1996; Брискина, 1999, 2000; Филатова, 2005; Анисимова, 2006, Тернюк, 2008).

Для создания исходного материала для селекции были использованы сорта и образцы коллекции ВИЗР и продолжено изучение их устойчивости к сетчатой и темно-бурой пятнистостям

(табл. 3.1.2 Эксп. часть). Дополнительно в исследования были включены 176 сортов скандинавского происхождения (табл. 1 Приложение), как наиболее адаптированных к климатическим условиям Северо-Западного региона и, в связи с этим, наиболее перспективных в качестве исходного материала для селекции.

2.2. Инициация культуры пыльников ячменя

Для инициации культуры пыльников ячменя используют гибриды F_1 , полученные от скрещивания устойчивых и восприимчивых сортов. Все работы по извлечению пыльников, определению фазы развития пыльцы, последовательного помещения их на разные среды проводили в стерильных условиях в ламинаре NuAire (Biological Safety Cabinets).

Для определения фазы развития микроспор ячменя использовали метод окрашивания пыльцы раствором ацетокармина. Фотографии пыльцевых зерен сделаны с помощью системы визуализации изображения, установленной на микроскопе Carl Zeiss Axio Scope 40.

Поскольку целью нашего исследования являлось использование биотехнологических методов для создания исходного материала ячменя, то основные детали по получению дигаметоидов будут изложены в экспериментальной части диссертации. Ниже приведены методы работы с растительным материалом и состав питательных сред.

2.2.1. Получение гибридного материала

Для инициации культуры пыльников ячменя, нами были проведены скрещивания различающихся по устойчивости к возбудителям пятнистостей листьев образцов ячменя (табл. 2 Приложение). Гибридизацию проводили по общепринятой методике, путем кастрации колосьев ячменя в фазу выхода в

трубку, изоляции кастрированных колосьев и последующего опыления через 2-3 суток «твелл» - методом (Мережко и др., 1973).

26 комбинаций скрещиваний были включены в работу по получению дигаплоидных линий (табл. 4.1.1.1 Эксп. часть, табл. 2 Приложение). Обоснованием для выбора определённых комбинаций послужило достаточное количество семян (60 шт.) и характеристика устойчивости родительских пар.

Гибридные семена (F_0) высевали в вегетационные сосуды в условиях теплицы ВИЗР (апрель, 2008) и Центра сельскохозяйственных исследований Финляндии (Йокиоинен, январь 2008). Растения-доноры F_1 выращивали при дневной температуре воздуха $+20^{\circ}\text{C}$, ночной - $+14^{\circ}\text{C}$ и 16 часовом фотопериоде.

Сбор колосьев с растений-доноров проводили в фазу выхода растений в трубку, когда микроспоры находятся на «средней» и «поздней» одноядерной стадии развития. Эта фаза наступает, когда расстояние от влагалища первого листа до флаг-листа составляет около 3 см у двурядных образцов ячменя и 7 см – у шестирядных, а ости не должны быть видны (Manninen, 1997).

Срезанные колосья были сразу использованы в работу по инициации культуры пыльников. При большом объеме «готовых» растений мы помещали срезанные колосья в колбы с водой, накрывали полиэтиленовыми пакетами и убирали в холодильник на непродолжительное хранение (максимально до 7 дней) при температуре $+4^{\circ}\text{C}$ в темноте.

2.2.2. Питательные среды для создания дигаплоидов ячменя

Для получения дигаплоидных линий ячменя в условиях лаборатории были использованы три питательных среды, базовой

составляющей которых являлась среда Мурасиге-Скуга (Murashige, Skoog, 1962):

- среда для первого пассажа пыльников (MS-MAN);
- среда для каллусообразования (MS-MG);
- среда для корнеобразования (MS-Root).

В состав питательных сред входят макро- и микро-соли, витамины, гормоны и Fe-EDTA(табл. 2.2.2.1).

Таблица 2.2.2.1. Основные компоненты питательной среды MS их количественное содержание, регламенты приготовления и хранения

макро-соли(10x) g/l		микро-соли(100x) mg/l		витамины (100x) mg/l	
KNO ₃	19,0	MnSO ₄ x4H ₂ O	2230,0	Глицин	200,0
NH ₄ NO ₃	1,65	H ₃ BO ₃	620,0	Мио-инозитол	10000,0
KH ₂ PO ₄	1,7	ZnSO ₄ x7H ₂ O	1060,0	Никотиновая кислота	50,0
CaCl ₂ x2H ₂ O	4,4	KJ	83,0	Пиридоксин – HCl	50,0
MgSO ₄ x7H ₂ O	3,7	CuSO ₄ x5H ₂ O	1,6	Тиамин–HCl	10,0
		Na ₂ MoO ₄ x2H ₂ O	25,0	Разводили в дистиллированной воде и хранили при t=+4°C	
		CoCl ₂ x 6H ₂ O	2,5		
Автоклавировали 15 минут при t=121°C Хранили при t= +4°C					

Fe-EDTA	g/l
----------------	------------

FeSO ₄ x 7H ₂ O	5,570
---------------------------------------	-------

NaEDTA x 2H ₂ O	7,450
----------------------------	-------

Разводили каждый компонент в 500 мл дистиллированной воды, смешивали и подогревали. Затем автоклавировали 15 минут при $t=121^{\circ}\text{C}$. Давали раствору отстояться 7 дней при комнатной температуре. Хранили при $t=+4^{\circ}\text{C}$.

Гормоны	mg/ml
----------------	--------------

BAР	1,0
-----	-----

IAA	1,0
-----	-----

Разводили в небольшом количестве 1 МКОН. Хранили в темноте при $t=+4^{\circ}\text{C}$

2.2.2.1. Среда для первого пассажа пыльников

MS – MAN (Manninen, 1997), 1 L

MMSмакро-соли	100 ml
---------------	--------

MS микро-соли	10 ml
---------------	-------

Fe-EDTA	5 ml
---------	------

MS витамины	10 ml
-------------	-------

Глютамин	750 mg
----------	--------

BAР	1 ml
-----	------

IAA	1 ml
-----	------

Маннитол	32 g
----------	------

Агар	3 g
------	-----

Дистиллированная вода - доводили до 1 литра.

Агар добавляли после измерения pH, pH = 5,8.

2.2.2.2. Среда для каллусообразования

MS – MG (Jähne-Gärtner, Lörz, 1999), 1 L

MSмакро-соли	100 ml
MS микро-соли	10 ml
Fe-EDTA	5 ml
MS витамины	10 ml
Глютамин	750 mg
BAР	1 ml
IAA	1 ml
Мальтоза	63 g
Агар	3 g

Дистиллированная вода - доводили до 1 литра.

Агар добавляли после измерения pH, pH = 5,8.

2.2.2.3. Среда для корнеобразования

MS – Root (Jähne-Gärtner, Lörz, 1999), 1L

MSмакро-соли	100 ml
MS микро-соли	10 ml
Fe-EDTA	5 ml
MS витамины	10 ml
Сахароза	30 g
Агар	3 g

Дистиллированная вода - доводили до 1 литра.

Агар добавляли после измерения pH, pH = 5,8.

2.3. Методы оценки устойчивости ячменя к возбудителям пятнистостей листьев

Инфекционным материалом для инокуляции растений в лабораторных условиях послужили моноконидиальные изоляты грибов *Cochliobolus sativus* и *Pyrenophora teres* f. *teres*, выделенные из заражённых листьев, собранных на сортоучастках Ленинградской, Псковской, Новгородской и Архангельской областей (Россия), республики Беларусь, на производственных посевах ячменя в Швеции (г. Уппсала) и Канаде (Альберта).

Методы исследования Для изоляции гриба из инфицированных листьев вырезали участки ткани с симптомами заболевания размером 5-2 x 5-2 мм с последующей стерилизацией их в 2%-ном растворе медного купороса в течение 2-3 минут. Затем кусочки листьев тщательно промывали два раза в стерильной воде, высушивали стерильной фильтровальной бумагой и раскладывали в чашки Петри на поверхность агаровой среды Чапека (Бенкен и др., 1969).

В условиях лаборатории проводили тестирование выделенных образцов и сортов ячменя на устойчивость к клонам грибов *P. teres* f. *teres* и *C. sativus* с использованием метода искусственной инокуляции отсечённых листьев проростков и флаг-листа у взрослых растений с применением бензимидазольной техники (Афанасенко, 1977; Тырышкин, Михайлова, 1993).

2.3.1. Метод оценки устойчивости проростков в лабораторных условиях

Заражение проростков ячменя грибом *P. teres* f. *teres* проводили двумя методами: капельным и путём опрыскивания из пульверизатора. Заражение грибом *C. sativus* проводили методом опрыскивания.

Капельный метод: на каждый отрезок листа наносили пастеровской микропипеткой каплю (0,05 мл) конидиальной суспензии гриба *P. teres* f. *teres* с концентрацией конидий 5-7 тыс./мл.

Метод опрыскивания суспензией *P. teres* f. *teres* и *C. sativus*.

Отрезки проростков ячменя длиной 3,5-4 см в возрасте 8-10 дней раскладывали в эмалированные кюветы на стекло, обёрнутое фильтровальной бумагой, предварительно смоченной раствором бензимидазола (концентрация 0,004%). При инокуляции суспензией этих грибов концы отрезков листьев закрепляли ватными валиками, увлажненными бензимидазолом. Для опрыскивания использовали конидиальную суспензию концентрации 8-10 тыс. конидий/мл (для *C. sativus*) и 5-7 тыс./мл (для *P. teres* f. *teres*).

В качестве контроля использовали универсально восприимчивый сорт Пиррка.

Кювету с инокулированными отрезками листьев накрывали стеклом и помещали в светоустановку с интенсивностью освещения 3-5 тыс. люкс при температуре +22°C.

Тип реакции каждого растения на инокуляцию изолятами *C. sativus* учитывали на 3-и сутки.

Скрининг коллекции на устойчивость образцов и сортов ячменя к возбудителю темно-бурой пятнистости мы проводили, используя 5-и балльную шкалу Тырышкина и Михайловой (1993):

1 - высокоустойчивый - точечные некрозы темно-бурого цвета, без хлороза;

2 - относительно устойчивый - темно-бурые некротические пятна до 2-3 мм, без хлороза;

2,3 - промежуточный тип реакции, некроз распространяется по поверхности листа, но медленнее чем при оценке по баллу "3", хлороз отсутствует или небольшой;

3 - восприимчивый - некротические пятна 3,1-5,0 мм с ярко выраженным хлорозом;

4 - высоковосприимчивый - пятна сливаются, некроз занимает весь отрезок листа.

Для оценки устойчивости дигаплоидных линий и анализа расщеплений в дигаплоидных популяциях использовали принятую в международной практике 9-ти балльную шкалу Фетча и Стеффенсона (1999) (рис 2.3.1.1.):

- Высокоустойчивые - тип реакции 1.0-3.9 балла;
- Среднеустойчивые - 4.0-6.5;
- Средневосприимчивые – 6.6-7.9;
- Сильновосприимчивые – 8.0-9.0

Тип реакции определяли для каждого отрезка листа, а затем как среднее значение для группы растений.

Для расчета расщепления мы делили растения на 2 класса по устойчивости: растения с баллом поражения до 6.5 – устойчивые, 6.6 и выше – восприимчивые.

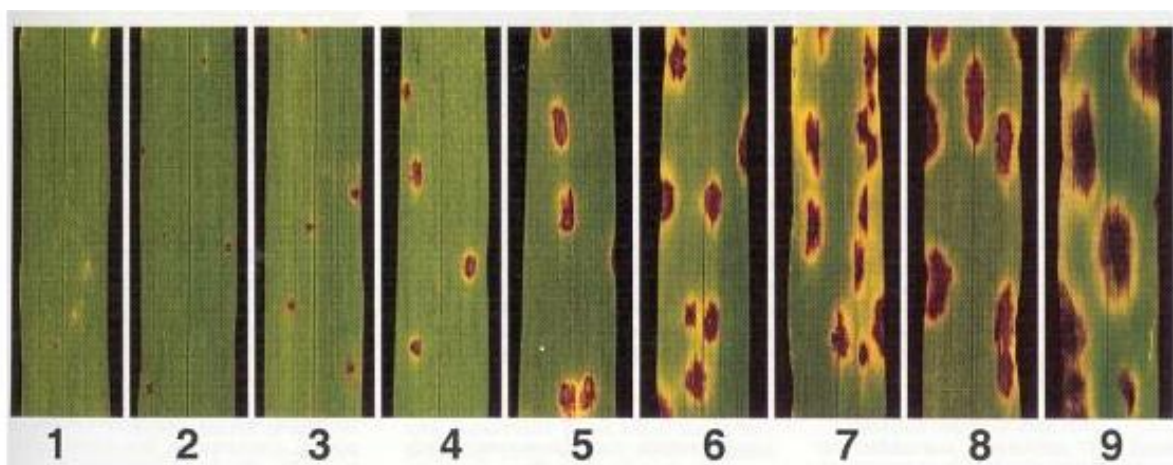


Рис.2.3.1.1. Шкала для оценки устойчивости к возбудителю темно-бурой пятнистости ячменя (Fetch, Steffenson, 1999)

Тип реакции каждого растения на инокуляцию изолятами *P. teres* f. *teres* определяли на 4-5 сутки после заражения капельным методом по 5-ти балльной шкале (Афанасенко, 1977):

1 - высокоустойчивый, точечные некрозы без хлороза;

2 - относительно устойчивый, коричневые некротические пятна с хлоротичным окаймлением или без хлороза, не распространяющиеся по отрезку листа и ограниченные диаметром инфекционной капли;

2,3 - промежуточный тип реакции, некроз распространяется по поверхности листа, но медленнее чем при оценке по баллу "3", хлороз отсутствует или небольшой;

3 - восприимчивый, некротические пятна, распространяющиеся по отрезку листа, окруженные хлорозом;

4 - высоковосприимчивый, коричневый некроз занимает весь отрезок листа;

По 5-ти балльной шкале Афанасенко (1977) растения мы делили по устойчивости к *P. teres* f. *teres* на 2 класса: тип реакции на заражение до 2.4 балла – устойчивые, 2.5 и выше – восприимчивые.

При инокуляции изолятами *P. teres* f. *teres* методом опрыскивания для оценки устойчивости образцов ячменя использовали принятую в международной практике 10-ти бальную шкалу А. Текауза (1985) (рис 2.3.1.2.):

- 1 – точечные некрозы (высокая устойчивость);
- 2 – 3 – некротические штрихи с небольшим хлорозом (реакция устойчивости);
- 4 – 6 - некротические пятна, окружённые чётко-выраженным хлорозом (промежуточный тип реакции);
- 7 – 8 - сливающиеся некротические пятна, окружённые хлорозом;
- 9 - 10 – весь отрезок поражён некрозом и хлорозом.

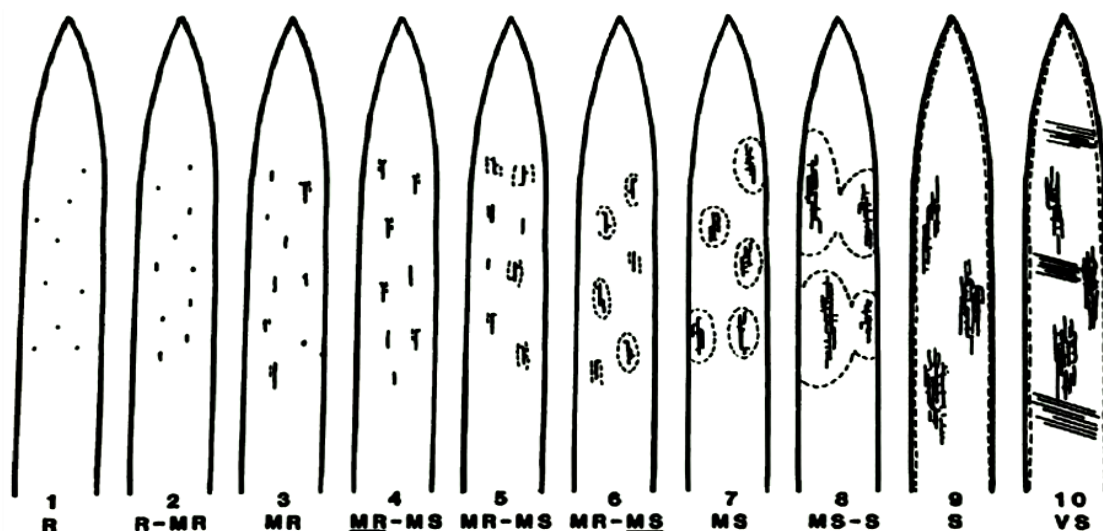


Рис 2.3.1.2. Шкала А. Текауза (1985) для оценки ячменя к возбудителю сетчатой пятнистости

По 10-ти балльной шкале Текауза (1985) образцы, показавшие тип реакции на инокуляцию грибом *P. teres* f. *teres* от 1.0 до 4.0 балла мы относили к устойчивым, от 4.1 до 6,9 балла к среднеустойчивым (промежуточный тип реакции на инокуляцию *P. teres* f. *teres*) и балл выше 7.0 свидетельствовал о

восприимчивости данного образца. Для расчета расщепления мы поделили растения на 2 класса: растения с баллом до 5.0 – устойчивые, 5.1 и выше – восприимчивые.

2.3.2. Метод оценки устойчивости взрослых растений по реакции флаг-листа на заражение возбудителями пятнистостей

Растения выращивали в условиях теплицы в весенне-летний период. Флаг-лист опытных растений срезали в фазу выхода в трубку, в момент появления остей из трубки. Для инокуляции флаг-листа были использованы изоляты грибов *P. teres* f. *teres* и *C. sativus* различного географического происхождения. Инокуляцию проводили методом опрыскивания суспензией по описанной выше методике. Тип реакции к *P. teres* f. *teres* определяли на 5-е сутки по 10-ти балльной шкале А. Tekauz (1985) и к *C. sativus* на 3-сутки по 9-ти балльной шкале (Fetch, Steffenson, 1999).

Кроме того, для оценки устойчивости взрослых растений к возбудителю сетчатой пятнистости мы использовали метод микрокамер. Для этого на кусочек фильтровальной бумаги наносили суспензию гриба *P. teres* f. *teres* в концентрации 5-7 тыс. конидий. Прикладывали его к флаг-листу растения и сверху оборачивали тонкой полиэтиленовой пленкой. Через сутки микрокамеру удаляли. Учет проводили на 7-10 сутки по 5-ти балльной шкале (Афанасенко, 1977).

2.3.3. Оценка образцов ячменя на устойчивость к пятнистостям в полевых условиях на естественном инфекционном фоне

Оценку ДЛ ячменя и их родителей на устойчивость к листовым пятнистостям проводили на опытных полях ВИЗР (2009-2010 г.г.) и ЛНИИСХ (2011 – 2013 г.г.). Линии высевали на

делянках размером 1 м^2 , в двух повторностях. На опытном поле ВИЗР через каждые 10 образцов высевали восприимчивый сорт Пиркка. В условиях опытного поля ЛНИИСХ – сорта стандарты: Ленинградский, Суздалец и Пиркка. Оценку проводили на фоне естественного развития болезней в фазы молочной и молочно-восковой спелости зерна, по ниже приведенным шкалам:

- для сетчатой пятнистости ячменя (в баллах) (Афанасенко, 1976):

0 – поражение отсутствует;

1 - пятна очень мелкие, точечные без хлороза (высокая устойчивость);

2 - пятна мелкие в виде коричневых тонких штрихов, с хлорозом или без него (устойчивость);

3 - типично сетчатые пятна или полосы с хлоротичным окаймлением (восприимчивость);

4 - сетчатые пятна или полосы покрывают всю поверхность флаг-листа, листья отмирают (высокая восприимчивость).

- для темно-бурой пятнистости ячменя (в баллах) (Fetch и Steffenson, 1997):

0 – поражение отсутствует;

1 – пятна не более 2 мм длиной, без хлоротического окаймления (устойчивость, R);

2 – пятна от 2 до 4 мм длиной, без хлоротического окаймления или с небольшим хлоротическим окаймлением (умеренная устойчивость, MR);

3 – пятна от 4 до 6 мм длиной, с постоянно присутствующим хлоротическим окаймлением по краям (умеренная восприимчивость, MS);

4 – пятна крупные, более 6 мм длиной, с хлоротическим окаймлением, распространяющимся по поверхности листа (восприимчивость, S).

Развитие каждой болезни (в %) рассчитывали по формуле А.Е. Чумакова и Т.И. Захаровой (1990):

$$R = \frac{\sum(ab)}{n4} \times 100,$$

где а - количество больных растений;

б - соответствующий балл поражения;

п - количество растений в пробе;

4 - высший балл шкалы учета.

Статистическая обработка полученных данных проведена по Н. А. Плохинскому (1964) и с использованием пакета прикладной компьютерной программы Microsoft Excel 2010.

2.3.3.1. Метод оценки дигамплоидных линий ячменя по хозяйственно-ценным признакам

Оценку дигамплоидных линий ячменя по хозяйственно-ценным признакам проводили на опытном поле ЛНИИСХ совместно со старшим научным сотрудником лаборатории селекции яровых зерновых культур Т.Н. Радюкевич по Международному классификатору рода *Hordeum* L. (1983).

В качестве стандартов были использованы районированные в Ленинградской области сорта ячменя Суздалец (разновидность *nutans*) для образцов двурядного ячменя и Ленинградский (разновидность *pallidum*) для шестирядного.

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ЧАСТЬ

Глава 3. СОЗДАНИЕ КОЛЛЕКЦИИ ИСТОЧНИКОВ УСТОЙЧИВОСТИ

Наибольшую ценность в качестве исходного материала для селекции имеют генотипы ячменя с групповой устойчивостью к болезням. Поэтому, одной из основных задач исследования было выявление сортов и образцов одновременно устойчивых как к сетчатой, так и к темно-бурой пятнистостям.

3.1. Формирование коллекции устойчивых сортов и образцов ячменя

Коллекционные образцы. Из созданной в ВИЗР, совместно с ВИР, коллекции ячменя нами были отобраны наиболее устойчивые образцы к одному, или двум патогенам и проведена их повторная оценка устойчивости к *P. teres f. teres* и *C. sativus*.

В лаборатории иммунитета растений к болезням ВИЗР изучали устойчивость некоторых образцов коллекции в течение нескольких лет (табл.3.1.1.). Данные таблицы свидетельствуют, что практически все образцы проявляют дифференцирующую реакцию при заражении изолятами *P. teres f. teres* из различных географических популяций. Отсутствие вирулентных изолятов в образцах популяций свидетельствует о возможности использования данных образцов в качестве исходного материала для селекции в определенных географических зонах. Выделяются образцы, к которым в большинстве исследованных выборок изолятов отсутствовали вирулентные. Таким образом, например, является к-23874: только в популяции из Чехии выявлены единичные вирулентные изоляты (5,3%). Отличается от всех исследованных выборка изолятов из Сирии. Устойчивые к

большинству изученных изолятов из Европейской части образцы CI 9819, CI 4207 и сорт Оренбургский 15 (к-29830) оказались восприимчивыми к 33,3 - 50% изолятов из Сирии. Практически все, представленные в данной таблице образцы были привлечены в скрещивания для создания исходного материала для селекции.

Анализ данных искусственного заражения возбудителями *P. teres f. teres* и *C. sativus* коллекционных образцов и данных литературы позволил сформировать коллекцию родительских компонентов скрещивания для получения исходного материала для селекции ячменя с групповой устойчивостью к болезням (табл.3.1.2.). Кроме устойчивых образцов в качестве родительских форм были привлечены сорта-дифференциаторы популяций *P. teres f. teres* из созданного в ВИЗР в результате международного сотрудничества международного набора сортов-дифференциаторов: CI 4207, CI 739, Tifang (Afanasenko et al., 1995), а также CI 9825, CI 5791, Canadian Lake Shore (к-25282), к-20019, к-8755 (Afanasenko et al., 2009).

В качестве восприимчивых родителей были использованы финский сорт Пиркка и канадский сорт Harrington.

Таблица 3.1.1. Число вирулентных изолятов в различных популяциях *P. teres f. teres* к устойчивым образцам ячменя (Афанасенко и др., 2010)

Место сбора	Изучено изолятов	CI 9819	к- 19979	к- 15811	к- 15812	Tifang	CI 739	к- 23874	CI 4207	к- 29830	к- 20019
Ленинградская область, Рождествено (2008г.)	29	0	7.1	3.6	0	0	10,3	0	17,2	6,9	6,9
Новгородская область (2008г.)	28	0,0	-	-	-	7,1	10,7	-	7,1	0,0	14,3
Псковская область (2008г.)	29	0,0	-	-	-	0,0	13,8	-	0,0	0,0	13,8
Пермь (2007г.)	20	10.0	0	0	0	-	-	0	-	-	-
Фаленки (2007г.)	17	7.6	17.6	0	0	-	-	0	-	-	-
Калуга (2007г.)	15	7,6	0	7,6	0	-	-	0	-	-	-
Финляндия (2007г.)	48	48	2,1	27,1	8,3	-	-	0	-	-	-
Швеция (2007г.)	38	0	-	-	-	0	0	-	0	0	5,3
*Чехия, Lysice (2007г.)	30	3,3	10.0	0	6.3	0	13,8	5.3	0	0	6,9
*Чехия, Kojetin (2007г.)	30	0	3.3	3.3	0	0	6,3	0	0	0	0
*Чехия, Olomouce (2007г.)	17	0	13.3	0	0	0	0	0	0	0	0
*Чехия, Vopovce (2007 г.)	20	0	10.0	0	0	5,0	15,0	0	20,0	50,0	-
*Чехия, Plzen (2007г.)	10	20,0	0	0	0	10,0	0	0	0	0	-
*Чехия, Vopov-Lopenik (2007г.)	10	0	10.0	0	0	0	0	0	0	0	-
*Австрия, Hrabice (2007г.)	20	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-
Канада (с сорта Harrington,2006г.)	20	0	-	-	-	0	25,0	-	0	5,0	10,5
Канада (с сорта Vivar,2006г.)	24	0	-	-	-	37,5	47,8	-	4,2	0	0
Сирия, Hama (2007г.)	18	33,3	-	-	-	27,8	11,1	-	22,2	33,3	66,7
Сирия, Idleb (2007г.)	16	0	-	-	-	12,5	12,5	-	50,0	31,3	31,3

* - эксперименты выполнены в теплице института зерновых культур (Кромержиж, Чехия) на интактных растениях.

**Таблица 3.1.2. Характеристика устойчивости образцов и сортов
ячменя, включенных в скрещивания для создания
дигаплоидных популяций**

№п/п	Образцы ячменя	Происхождение	Разновидность	Балл поражения (среднее значение по трем повторностям)		Примечания
				Изолят <i>P. teres f.</i> <i>teres L5</i> (по шкале Афанасенко, 1977)	Изолят <i>C. sativus</i> LB3 (по шкале Тырышкина, Михайловой, 1993)	
1	Bowman	США	medicum	2,7 (В)	2,0 (У)	Из коллекции В. Steffenson
2	NDB 112	США	rikotense	2,3 (У)	1,2 (У)	Из коллекции В. Steffenson
3	Morex	США	rikotense	2,5 (В)	2,0 (У)	Из коллекции В. Steffenson
4	Tifang	США	pallidum	1,9 (У)	2,6 (В)	Из международ. набора сортов- дифференциаторов
5	Atlas	Германия	nutans	2,1 (У)	2,5 (В)	
6	CI 9214	Канада	pallidum	1,5 (У)	2,8 (В)	
7	CI 9825	Эфиопия	deficiens	2,1 (У)	2,8 (В)	Из международ. набора сортов- дифференциаторов

продолжение табл. 3.1.2

8	к-25273 (CI 5791)	Эфиопия	nutans	2,2 (У)	1,8 (У)	Устойчив к пыльной головне, стеблевой ржавчине (Steffenson, 1999)
9	к-25274 (CI 9819)	Эфиопия	deficiens	1,0 (У)	2,8 (В)	Устойчив к пыльной головне (Тернюк, 2008)
10	CI 4207	Узбекистан	pallidum	1,0 (У)	2,6 (В)	Измеждународ. набора сортов-дифференциаторов
11	CI 739	США	pallidum	2,2 (У)	2,6 (В)	Измеждународ. набора сортов-дифференциаторов
12	Оренбургский 15 (к-29830)	Оренбургская обл.	glabrideficiens	1,0 (У)	2,2 (У)	
13	Задонский 8 (к-30452)	Ростовская обл.	medicum	2,5 (В)	1,2 (У)	
14	Пастбищный (к-30597)	Казахстан	glabrideficiens	3,0 (В)	2,0 (У)	
15	Зерноградский 584 (к-30594)	Ростовская обл.	nutans	3,0 (В)	1,8 (У)	
16	к-29709	Мексика	nutans	2,0 (У)	2,8 (В)	
17	Нутанс 778 (к-27557)	Украина	nutans	3,0 (В)	2,3 (У)	
18	Ingve (к-30023)	Швеция	nutans	3,0 (В)	2,0 (У)	
19	к-25282	Маньчжурия	pallidum	1,5 (У)	2,5 (В)	Измеждународ. набора сортов-дифференциаторов
20	к-15811	Китай	pallidum	1,0 (У)	2,6 (В)	
21	к-15812	Китай	pallidum	2,0 (У)	2,5 (В)	
22	Aidas (к-29636)	Литва	nutans	3,0 (В)	2,0 (У)	

продолжение табл. 3.1.2

23	к-23874	Эфиопия	parallelum	1,5 (У)	2,7 (В)	Устойчив к мучнистой росе и пыльной головне (Тернюк, 1998)
24	Ранний 1 (к-27737)	Новосибирская обл.	nutans	2,1 (У)	2,7 (В)	Устойчив к ринхоспориозу (Брискина, 2000)
25	Зерноградский 813 (к-30453)	Ростовская обл.	erectum	3,0 (В)	2,0 (У)	
26	к-20019	Эфиопия	zeocithidificiens	1,0 (У)	2,5 (В)	
27	к-19979	Эфиопия	brunneinudum	2,2 (У)	2,1 (У)	
28	798 FengteinBlack	Батуми	nutans	2,5 (В)	2,2 (У)	Устойчив к желтой ржавчине (Jalli, личное сообщение) Из коллекции M. Jalli
29	к-8755	Эфиопия	nudum / erectum	2,2 (У)	2,7 (В)	Устойчив к пыльной головне, взрослые устойчивы к темно-бурой пятнистости (Кушниренко, 1995) Из международ. набора сортов-дифференциров
30	Pirkka	Финляндия	pallidum	3 (В)	3 (В)	Универсально восприимчивый сорт
31	Harrington	Канада	nutans	3 (В)	3 (В)	Универсально восприимчивый сорт

3.1.1. Оценка устойчивости сортов ячменя скандинавского происхождения к пятнистостям листьев в лабораторных условиях

Наиболее ценными источниками устойчивости являются, безусловно, коммерческие и продуктивные сорта, так как вовлечение их в селекционный процесс не требует проведения многократных беккроссов, необходимых при использовании аборигенных образцов из генетических центров происхождения культуры. В связи с этим особенный интерес представляет информация об устойчивости сортов скандинавского происхождения, так как они адаптированы к сходным климатическим условиям Северо-Запада России.

Нами были исследованы 176 сортов из Дании, Швеции, Норвегии, Финляндии и др. стран (табл. 1. Приложение). По результатам проведённой оценки было выявлено, что большинство изученных сортов были восприимчивы к обоим патогенам. К числу высоковосприимчивых сортов были отнесены: Heimdal, Gunnar (Швеция), Gula Abed, Galant (Дания), Frag (Норвегия), Pirkka, Raavo (Финляндия). Высокой устойчивостью к сетчатой пятнистости отличались сорта - Vega, Birka, Goldie (Швеция), Drost Raibierg (Дания), Trvsil (Норвегия), Louhi (Финляндия), к темно-бурой пятнистости – Formula, Rica, Clara, Gunilla, WW wing, Senat SV VG (Швеция), Ketil, Abed maria, Zita Pajabjerg, Canut Carlsbe (Дания), Olli (Финляндия). Мы отобрали 23 сорта с групповой ювенильной устойчивостью к сетчатой и темно-бурой пятнистостям: Frost, Herta, Stallar, Ellinor, Welam Weibu (Швеция), Denso abed (Дания), Mojar (Норвегия), Rauto, Laari (Финляндия) и др. (табл.3.1.1.1.)

Таблица 3.1.1.1. Сорты с групповой ювенильной устойчивостью к сетчатой и темно-бурой пятнистостям листьев

№ каталога ВИР	Название сорта	Разновидность	Происхождение	Тип реакции к изолятам грибов (среднее значение по трем повторностям), балл		
				<i>P. teres f. teres</i>		<i>C. sativus</i>
				Sw10	L5	LB10
6496	Svanhals	Erectum	Швеция	2,2	2,1	1,7
16497	Stella	Pallidum	Швеция	2,0	2,0	1,8
16937	Rex	Medicum	Канада	1,9	2,0	1,6
17009	Freja	Nutans	Швеция	2,0	2,2	1,5
17264	Spratt archer	Nutans	Великобритания	1,4	1,6	2,0
18045	Chevalier	Nutans	Великобритания	1,8	2,2	2,0
18411	Herta	Nutans	Швеция	2,0	2,0	1,0
18413	Stallar	Nutans	Швеция	2,0	2,0	1,5
18816	Denso abed	Nutans	Дания	2,0	2,1	1,8
21690	WWTellus	Nutans	Швеция	1,5	1,5	1,5
21992	Suvi Jo 0747	Parallelum	Финляндия	2,1	1,8	1,8
22312	Mojar	Nutans	Норвегия	2,2	2,0	1,9
25128	WelamWeibu	Nutans	Швеция	1,5	2,0	1,7
27972	Simon	Nutans	Франция	1,7	2,4	1,9
28149	Birka	Nutans	Швеция	1,6	1,6	2,2
29162	Benedicte	Nutans	Швеция	1,4	1,0	1,5
29876	Rauto	Pallidum	Финляндия	1,2	1,0	2,1
29877	Laari	Pallidum	Финляндия	1,3	1,3	2,3
29878	Haaraniemi	Pallidum, Parallelum	Финляндия	1,7	2,3	2,0

продолжение табл.3.1.1.1

29969	Frost	Pallidum	Швеция	2,0	2,1	2,1
30054	Gute	Nutans	Швеция	1,3	1,0	1,4
30056	Ellinor	Nutans	Швеция	1,7	2,0	2,0
30374	Caminant	Nutans	Эстония	1,5	1,5	1,5

Выделенные по устойчивости сорта были размножены, и рекомендованы для экологических испытаний в условиях Северо-Запада России.

Глава 4. СОЗДАНИЕ ДИГАПЛОИДОВ ЯЧМЕНЯ КАК ИСХОДНОГО МАТЕРИАЛА ДЛЯ СЕЛЕКЦИИ НА УСТОЙЧИВОСТЬ К ГЕЛЬМИНТОСПОРИОЗНЫМ ПЯТНИСТОСТЯМ

Создание исходного материала для селекции ячменя на устойчивость к возбудителям гельминтоспориозных пятнистостей предполагало получение удвоенных гаплоидов, гомозиготных по генам устойчивости к *P. teres* f. *teres* и *C. sativus* в комбинациях скрещиваний доноров устойчивости с продуктивными сортами.

4.1. Создание дигаплоидных линий (ДЛ)

Работа по получению дигаплоидных растений ячменя в культуре пыльников складывалась из следующих этапов:

- Получение растений F_1 от скрещивания устойчивых и восприимчивых сортов и образцов ячменя;
- Определение оптимальной фазы развития микроспор в колосьях растений-доноров и сбор «готовых» колосьев;
- Извлечение пыльников в стерильных условиях ламинара и последовательное помещение их на различные среды (прописи

сред приведены в главе «Материалы и методы исследований»):

- 1) среда MS-MAN с маннитолом для увеличения выхода зеленых растений-регенерантов,
 - 2) среда MS-MG для каллусообразования,
 - 3) среда MS-Root для укоренения растений-регенерантов;
- Ежедневный контроль контаминации чашек с пыльниками;
 - Пересадка растений-регенерантов в почву;
 - Уход за растениями и размножение дигаплоидных линий

4.1.1. Получение гибридов F_1 от скрещиваний устойчивых и восприимчивых сортов и образцов ячменя

В результате проведенных скрещиваний между источниками устойчивости к разным видам пятнистостей между собой и с восприимчивыми сортами нами были получены семена 67 гибридных комбинаций. Количество полученных с растений зерен в некоторых гибридных комбинациях не превышало 30 штук. Поэтому для работы по получению дигаплоидных растений ячменя нами были отобраны 26 комбинаций скрещивания, в каждой из которых было получено не менее 60 гибридных зерен F_0 . Данное количество гибридных зерен является оптимальным для последующей работы по инициации культуры пыльников. В таблице 4.1.1.1. представлена характеристика устойчивости родительских компонентов скрещиваний. В некоторых комбинациях скрещиваний родители отличались по устойчивости к двум патогенам, что являлось предпосылкой создания исходного материала для селекции ячменя с групповой устойчивостью.

Таблица 4.1.1.1. Комбинации скрещивания, включенные в работу по инициации культуры пыльников ячменя

№п/п	Комбинация скрещивания	Устойчивость к <i>P. teres f. teres</i>		Устойчивость к <i>C. sativus</i>	
		P1	P2	P1	P2
	P1 x P2				
1	Нутанс 778 x Оренбургский 15	В	У	У	У
2	к-19979 x NDB 112	У	У	У	У
3	к-19979 x Bowman	У	В	У	У
4	Bowman x 798 FengteinBlack	В	В	У	У
5	Morex x к-15811	В	У	У	В
6	Оренбургский 15 x зерноградский 584	У	В	У	У
7	Пастбищный x Нутанс 778	В	В	У	У
8	Нутанс 778 x Пастбищный	В	В	У	У
9	Morex x к-15812	В	У	У	В
10	Оренбургский 15 x Нутанс 778	У	В	У	У
11	Оренбургский 15 x к-29709	У	У	У	В
12	Ingve x Оренбургский 15	В	У	У	У
13	Задонский 8 x Ingve	В	В	У	У
14	Оренбургский 15 x Задонский 8	У	В	У	У
15	Задонский 8 x Пастбищный	В	В	У	У
16	Нутанс 778 x зерноградский 584	В	В	У	У
17	Задонский 8 x Оренбургский 15	В	У	У	У
18	Оренбургский 15 x NDB112	У	У	У	У
19	Пиркка x Aidas	В	В	В	У
20	Ранний 1 x Пиркка	У	В	В	В
21	к-20019 x CI 4207	У	У	В	В
22	к-20019 x CI 739	У	У	В	В
23	Зерноградский 813 x Пиркка	В	В	У	В
24	Пиркка x зерноградский 813	В	В	В	У
25	Зерноградский 813 x Ранний 1	В	У	У	В
26	Пиркка x к-23874	В	У	В	В

Условные обозначения: У - устойчивость, В – восприимчивость.

4.1.2.Получение растений-доноров для инициации культуры пыльников ячменя и определение фазы развития микроспор в колосьях растений-доноров

Растения-доноры F_1 для инициации культуры пыльников ячменя выращивали в условиях теплиц ВИЗР и Центра сельскохозяйственных исследований Финляндии (см. Глава 2).

В соответствие с методикой О. Manninen (1997) колосья растений-доноров собирали в фазу, когда пыльцевые зерна находятся на стадии «средних» или «поздних» одноядерных вакуолизированных микроспор. На этой стадии микроспоры высвобождаются из тетрад и готовятся к первому митозу. На рис.4.1.2.1. представлена фотография растений-доноров в оптимальной фазе для сбора колосьев для вовлечения их в работу *in vitro*.



Рис 4.1.2.1. А - растения-доноры ячменя в теплице ВИЗР;

Б - оптимальная фаза для сбора колосьев для инициации культуры пыльников (ориг.)

Для определения фазы развития пыльцевых зёрен мы проводили их окрашивание раствором ацетокармина.

Для приготовления ацетокармина брали 4 г кармина, растворяли его в 45 мл ледяной уксусной кислоты и 55 мл

дистиллированной воды, затем выдерживали на водяной бане в течение трёх часов и после остывания фильтровали (Паушева, 1988).

С помощью пинцета из незрелой зерновки извлекали пыльник, помещали его на предметное стекло в каплю ацетокармина. Затем у пыльника удаляли один конец, и, придерживая пинцетом, выдавливали его содержимое. Фазу развития пыльцевого зерна определяли под микроскопом и на основании этого судили о «готовности» колосьев к использованию в последующей работе. При определении фазы развития пыльцевого зерна важно место расположения ядра относительно поры клетки (Wheatley et al., 1986; Hu, 1997; Kasha et al., 2001). Оно должно находиться напротив поры клетки (6 часов), что соответствует поздней одноядерной фазе или на 3 часа – средняя одноядерная фаза (рис. 4.1.1.2.)

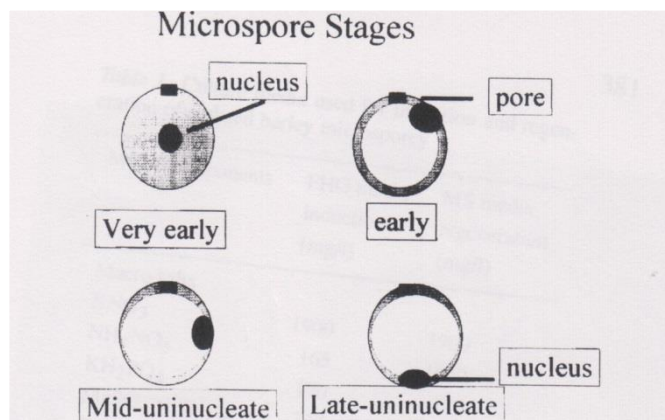


Рис. 4.1.1.2. Стадии развития микроспор (Kasha et al., 2001)

На рис. 4.1.1.3. представлена фотография (ориг.) оптимальной фазы развития пыльцевых зерен для инициации культуры пыльников. На рисунке 1 в Приложении представлены различные стадии развития пыльцевого зерна.

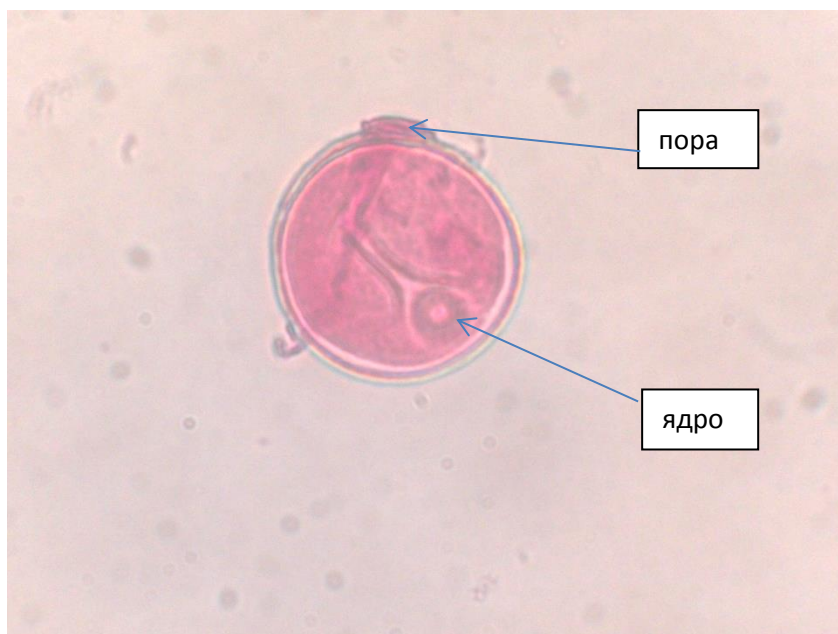


Рис. 4.1.1.3. Оптимальная фаза развития микроспоры для инициации культуры пыльников ячменя (ориг.)

4.1.3. Получение удвоенных гаплоидов в культуре *in vitro*

В задачу исследования входило получение каллусной культуры из пыльников и последовательные пассажы на среды для органогенеза и получения растений с развитыми корешками. В культуре ячменя *in vitro* при регенерации растений из каллусной культуры происходит спонтанное удвоение хромосом, в связи с чем, отсутствует необходимость колхицинирования растений.

4.1.3.1 Инициация культуры пыльников и получение растений-регенерантов

Для увеличения эффективности каллусогенеза первый пассаж пыльников проводили на среде Мурасига-Скуга (Murashige, Skoog, 1962), в модификации О. Manninen (1997) с добавлением 32 г маннитола (среда MS-MAN). Маннитол служит источником дополнительного питания для микроспор, что увеличивает выход зеленых растений.

В стерильных условиях пыльники раскладывали на поверхность агаризованной среды MS-MAN (см. Глава 2) на нейлоновую сетку, примерно по 40-50 штук на чашку Петри (d=6см).

Через 3-4 суток нейлоновую сетку с пыльниками аккуратно переносили на среду для индукции каллусогенеза и регенерации, переворачивали её так, чтобы пыльники остались на поверхности среды, после чего сетку убирали.

Для индукции каллусогенеза и регенерации использовали модифицированную среду Мурасига-Скуга, в которой нитрат аммония был частично замещен глутамином - среда MS-MG (см. Глава 2). Кроме солей, микроэлементов, витаминов и Fe-EDTA, в состав этой среды входили мальтоза (63 г/л), гормоны: 6-бензиламинопурин (BAP) - 1 мг/л и индолил-3-уксусная кислота (IAA)- 1 мг/л (Manninen, 1997). Очевидно влияние источника углеводов на процесс андрогенеза. Предпочтение в выборе мальтозы перед сахарозой объясняется различиями между продуктами их расщепления. Фермент мальтаза расщепляет мальтозу на две молекулы глюкозы, сахароза же легко гидролизуется при нагревании с кислотами или под действием фермента сахарозы, образуя смесь равного количества глюкозы и фруктозы. К тому же мальтоза (солодовый сахар) расщепляется более медленно, чем сахароза (Orshinsky, 1990). Таким образом, использование мальтозы в качестве углеводов позволяет увеличить выход зеленых растений – одного из лимитирующих факторов культуры пыльников.

Чашки Петри с пыльниками выставляли в термостат при температуре +25°C в темноте. Спустя две – три недели в чашках можно было наблюдать процесс каллусообразования (рис. 4.1.3.1.1.)

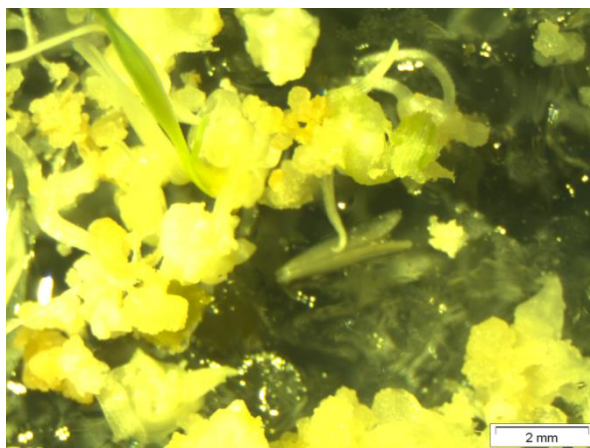


Рис. 4.1.3.1.1. Каллусы, образовавшиеся в культуре пыльников (ориг.)

На четвертой неделе от начала эксперимента чашки переносили в светоустановку под лампы дневного света с интенсивностью освещения 3-5 тыс. люкс при температуре +22°C (рис. 4.1.3.1.2.)



Рис. 4.1.3.1.2. Пыльники на среде MS-MG в термостатированной комнате (ориг.)

Через 14 суток появлялись первые зеленые растения – регенеранты и альбиносы (рис. 4.1.3.1.3)

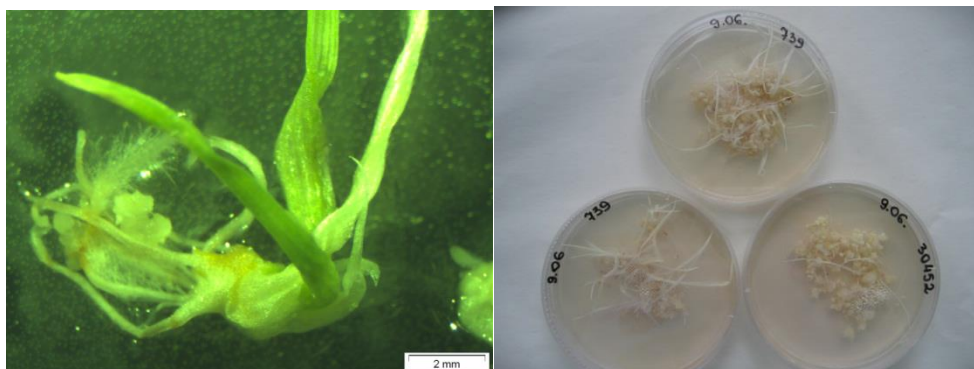


Рис.4.1.3.1.3. Зеленое растение-регенерант и растения-альбиносы на среде MS-MG (ориг.)

Растения-регенеранты, размером менее 2 см, переносили на новую среду MS-MG для доращивания (рис. 4.1.3.1.4.)



Рис. 4.1.3.1.4. Растения-регенеранты после пересадки на «свежую» среду MS-MG для доращивания (ориг.)

При достижении растениями оптимальной фазы развития (рис. 4.1.3.1.5.) мы переносили их на среду для корнеобразования.



Рис. 4.1.3.1.5.Оптимальная фаза развития растения-регенеранта для переноса на среду для корнеобразования (ориг.)

Зелёные растения-регенеранты помещали в стерильные пробирки со средой, индуцирующей рост и развитие корней MS – Root (см. Глава 2). После пересадки растений на среду, пробирки герметично закрывали фольгой, обматывали парафильмом (Parafilm® M) и помещали в климатическую камеру при температуре +18...+20°C с освещением лампами дневного света (16ч фотопериод). На рисунках 4.1.3.1.6 и 4.1.3.1.7 представлены фотографии растений-регенерантов на среде для корнеобразования.



Рис. 4.1.3.1.6. Растения-регенеранты на среде MS-Root (ВИЗР) (ориг.)

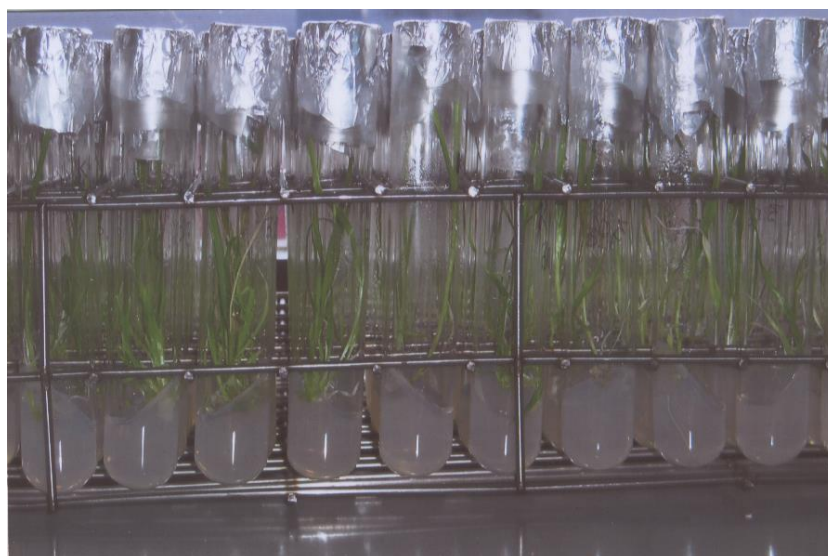


Рис. 4.1.3.1.7. Растения-регенеранты на среде MS-Root (МТТ) (ориг.)

Спустя 3-4 недели растения аккуратно извлекали из агаризованной среды, промывали корни и пересаживали в горшочки с почвогрунтом ($N_{20}:P_{40}:K_{20}$) (рис. 4.1.3.1.8 и рис. 4.1.3.1.9). Первые дни растения выдерживали под пластиковыми колпаками с ежедневным опрыскиванием почвы и растений. Через несколько дней колпаки снимали.



Рис. 4.1.3.1.8. Термостат, с расположенными в нем растениями на разных этапах развития (ориг.)



Рис. 4.1.3.1.9. Укоренившиеся растения после пересадки в почву (ориг.)

Дальнейший рост растений проходил в термостатированной комнате при температуре $+21...+23^{\circ}\text{C}$, с освещением лампами Vialox NAV-T (SON-T) 400W при 16 часовом фотопериоде в ВИЗР (рис. 4.1.3.1.10) и в условиях теплицы в Центре сельскохозяйственных исследований Финляндии (МТТ, Йокийнен) (рис. 4.1.3.1.11). Проводили ежедневный полив растений и корневые подкормки 1 раз в 2 недели.



Рис. 4.1.3.1.10. Растения-регенеранты спустя 2-3 недели после пересадки в почву (ВИЗР) (ориг.)



Рис. 4.1.3.1.11. Взрослые растения-регенеранты в условиях теплицы МТТ (г. Йокийнен) (ориг.)

4.1.3.2. Оценка генотипов родительских форм по эффективности регенерации в культуре *in vitro*

Известно значительное влияние генотипов ячменя на регенерацию в культуре пыльников (Knudsen et al., 1989). Поэтому на первых этапах наши исследования сфокусировались на оценке генотипов родительских форм, включенных в программу скрещиваний источников устойчивости между собой и с восприимчивыми сортами, по эффективности регенерации в культуре *in vitro*.

В таблице 4.1.3.2.1 представлена оценка эффективности каллусогенеза и регенерации в культуре пыльников у родительских форм ячменя.

**Таблица 4.1.3.2.1. Эффективность каллусогенеза и регенерации в культуре пыльников ячменя
у родительских компонентов скрещивания**

Образец ячменя	Число пыльников, шт.	Количество каллусов		Количество альбиносов			Количество зелёных растений		
		шт.	% от числа пыльников						
				шт.	% от кол-ва пыльников	% от кол-ва каллусов	шт.	% от кол-ва пыльников	% от кол-ва каллусов
Bowman	90	22	24,4	0	0	0	0	0	0
Ранний 1	45	2	4,4	0	0	0	0	0	0
CI 739	270	73	27,0	50	18,5	68,4	1	0,4	1,4
Задонский 8	135	33	24,4	30	22,2	90,9	0	0	0
Оренбургский 15	45	3	6,7	0	0	0	0	0	0
Morex	45	3	6,7	4	8,9	133,3	1	2,2	33,3
Aidas	90	8	8,9	9	10,0	112,5	5	5,6	62,5
Harrington	90	14	15,6	20	22,2	142,9	0	0	0
Harbin	180	44	24,4	1	0,6	2,3	44	24,4	100,0
к-25282	135	17	12,6	7	5,2	41,2	10	7,4	58,8
к-20019	45	1	2,2	1	2,2	100,0	0	0	0

По данным таблицы 4.1.3.2.1 можно выделить три родительские формы ячменя – Harbin, Aidas и к-25282, отличающиеся достаточно высоким выходом зелёных растений-регенерантов (100%, 62,5% и 58,8% от образовавшихся каллусов, соответственно). У сортов Bowman, Ранний 1 и Оренбургский 15 проходил процесс каллусообразования, но последующей регенерации не наблюдалось. У таких родительских форм как Morex, Harrington и Aidas наблюдался высокий % выхода альбиносов.

Выход зелёных растений регенерантов у гибридов F_1 в культуре пыльников (табл. 4.1.3.3.1) был значительно выше, чем у родительских форм. Hou et al. (1994) было показано, что эффективность регенерации в культуре пыльников, инициированных от растений F_1 , соответствовала средним значениям родительских компонентов, однако, для некоторых комбинаций было отмечено трансгрессивное расщепление. Таким образом, возможна регенерация в культуре пыльников у гибридов, родительские компоненты которых отличаются слабой отзывчивостью в культуре *in vitro*. Наши дальнейшие эксперименты свидетельствовали о возможности получения растений-регенерантов у гибридов F_1 , родительские компоненты которых в предварительных экспериментах отличались слабой регенерационной способностью.

4.1.3.3. Эффективность каллусообразования и регенерации у гибридов F₁ от скрещивания устойчивых и восприимчивых к гельминтоспориозным пятнистостям образцов ячменя

Эффективность каллусогенеза и регенерации в культуре пыльников ячменя изучали в 26 комбинациях скрещивания.

В 10 комбинациях скрещиваний, таких как Нутанс 778 х Оренбургский 15, к-19979 х NDB 112, к-19979 х Bowman, Bowman х 798 Fengtein Black, Morex х к-15811, Оренбургский 15 х Зерноградский 584, Пастбищный х Нутанс 778, Нутанс 778 х Пастбищный, Morex х к-15812, Оренбургский 15 х Нутанс 778 процесс каллусообразования не происходил.

В 16 комбинациях мы наблюдали каллусогенез и в 13 комбинациях последующую регенерацию (табл. 4.1.3.3.1).

Таблица 4.1.3.3.1. Эффективность каллусогенеза в культуре пыльников гибридов F₁ различных комбинаций скрещивания

№ п/п	Комбинация скрещивания	Число пыльников, шт.	Количество калтусов		Количество регенерантов				
			шт.	% от числа пыльников	альбиносов		зеленых растений		
					шт.	% от числа пыльников	шт.	% от числа пыльников	% от числа калтусов
1	Оренбургский 15 х к-29709	750	240	32,0±1,70	25	3,3±0,65	7	0,9±0,35	2,9±1,09
2	Ingve х Оренбургский 15	350	56	16,0±1,96	14	4,0±1,05	3	0,9±0,51	5,4±3,05
3	Задонский 8 х Ingve	800	280	35,0±1,69	16	2,0±0,50	3	0,4±0,22	1,1±0,62
4	Задонский 8 х Пастбищный	750	112	14,9±1,30	21	2,8±0,60	1	0,1±0,12	0,9±0,90
5	Оренбургский 15 х NDB112	400	41	10,3±1,52	6	1,5±0,61	1	0,3±0,27	2,4±2,42
6	Пиркка х Aidas	1755	256	14,6±0,84	2475	141,0±1,82	66	3,8±0,46	25,8±2,74
7	Ранний 1 х Пиркка	540	109	20,2±1,73	664	123,0±2,29	16	3,0±0,73	14,7±3,41
8	к-20019 х CI 4207	180	13	7,2±1,93	125	69,4±3,44	4	2,2±1,10	30,8±13,33
9	к-20019 х CI 739	360	26	7,2±1,36	139	38,6±2,57	15	4,2±1,06	57,7±9,88
10	Зерноградский 813 х Пиркка	2295	341	14,9±0,74	3218	140,2±1,57	66	2,9±0,35	19,4±2,14
11	Пиркка х Зерноградский 813	855	144	16,8±1,28	944	110,4±1,16	11	1,3±0,39	7,6±2,22
12	Зерноградский 813 х Ранний 1	2340	461	19,7±0,82	3021	129,1±1,27	224	9,6±0,61	48,6±2,33
13	Пиркка х к-23874	1755	228	13,0±0,80	1966	112,0±0,88	68	3,9±0,46	29,8±3,04
14	Оренбургский 15 х Задонский 8	350	50	14,3±1,87	12	3,4±0,97	0	0	0
15	Нутанс 778 х Зерноградский 584	500	52	10,4±1,37	11	2,2±0,66	0	0	0
16	Задонский 8 х Оренбургский 15	600	71	11,8±1,32	12	2,0±0,57	0	0	0

Данные таблицы 4.1.3.3.1 свидетельствуют, что наибольшее количество каллусов образовалось в комбинациях Задонский 8 х Ingve и Оренбургский 15 х к-29709 (35 и 32% соответственно). В то же время эти комбинации не отличались высоким выходом растений-регенерантов (1,0% и 2,9% соответственно). В остальных комбинациях количество образовавшихся каллусов находилось в пределах 7,2 – 20,2% от числа пассированных пыльников. В комбинациях прямых и обратных скрещиваний сортов Оренбургский 15 и Задонский 8, а также Нутанс 778 х Зерноградский 584 зеленые растения - регенеранты не получены. По остальным комбинациям скрещиваний всего получили 485 зеленых растений. Количество растений альбиносов во всех комбинациях скрещиваний превышало количество зеленых растений. Значения более 100% свидетельствуют о появлении из одного пыльника и каллуса более двух альбиносов.

Наибольшее число растений-регенерантов в % от числа каллусов было получено в комбинации **9** (к-20019 х CI 739) – 57,7%. Это значение достоверно отличалось от значений по всем изученным комбинациям, кроме **8** (к-20019 х CI 4207) и **12** (Зерноградский 813 х Ранний 1) (табл. 4.1.3.3.2). В этих комбинациях также отмечена высокая регенерационная способность. Таким образом, комбинации **8**, **9** и **12** характеризовались одинаково высокой регенерационной способностью каллусной культуры. В группу со средней регенерационной способностью отнесены комбинации **7** (Ранний 1 х Пиркка) и **10** (Зерноградский 813 х Пиркка), которые достоверно не различались по изучаемому признаку. Самые низкие показатели изучаемого признака отмечены для комбинации **3** (Задонский 8 х Ingve) и **4** (Задонский 8 х Пастбищный). В группу комбинаций с низкой регенерационной способностью каллусной культуры

попали комбинации **1** (Оренбургский 15 х к-29709) и **5** (Оренбургский 15 х NDB112). Выявлена положительная корреляция между такими показателями, как % зеленых растений-регенерантов от числа пассированных пыльников и от числа полученных каллусов ($r = 0,82$).

Таблица 4.1.3.3.2. Достоверность отличий количества зеленых растений-регенерантов в процентах между различными комбинациями скрещиваний (td) (%от числа каллусов)

Комбинации скрещиваний	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
1	0,77	1,44	1,42	0,19	7,76*	3,30*	2,09*	5,51*	6,88*	1,90	17,78*	8,33*
2	-	1,38	1,42	0,77	4,98*	2,04*	1,86	5,06*	3,75*	0,58	11,25*	5,66*
3	-	-	0,18	0,52	8,79*	3,92*	2,23*	5,72*	8,21*	2,83*	19,71*	9,26*
4	-	-	-	0,58	8,65*	3,91*	2,24*	5,73*	7,97*	2,79*	19,08*	9,12*
5	-	-	-	-	6,39*	2,94*	2,10*	5,44*	5,26*	1,59	13,75*	7,04*
6	-	-	-	-	-	2,54*	0,37	3,11*	1,84	5,16*	6,33*	0,98
7	-	-	-	-	-	-	1,17	4,11*	1,17	1,74	8,21*	3,30*
8	-	-	-	-	-	-	-	1,62	0,84	1,72	1,32	0,07
9	-	-	-	-	-	-	-	-	3,79	4,95*	0,90	2,70*
10	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3,83*	9,24*	2,80*
11	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	12,73*	5,9*
12	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4,91*

* - различия существенны ($P \geq 0,95$) при $td \geq 1,96$

Наибольшее число растений-регенерантов в % от числа пассированных пыльников было получено в комбинациях Зерноградский 813 х Ранний 1 (9,6%) и к-20019 х СИ 739 (4,2%). Не выявлено корреляции между интенсивностью каллусообразования и регенерационной способностью (коэффициент корреляции 0,09).

По эффективности регенерации изученные комбинации скрещиваний разделены на группы: высокая – 9,6% растений-регенерантов от числа пассированных пыльников (Зерноградский 813 х Ранний 1); средняя – 2,2, - 4,2% (к-20019 х СИ 739, Ранний 1 х Пиркка, к-20019 х СИ 4207, Зерноградский 813 х Пиркка, Пиркка х Aidas, Пиркка х к-23874) и низкая 0,1 - 1,3% (Задонский 8 х Пастбищный, Оренбургский 15 х NDB112, Оренбургский 15 х к-29709, Пиркка х Зерноградский 813, Ingve х Оренбургский 15, Задонский 8 х Ingve). Комбинации в каждой группе достоверно не различались по изучаемому признаку (табл. 4.1.3.3.3).

Таблица 4.1.3.3.3. Достоверность отличий (td) количества зеленых растений-регенерантов, полученных в различных комбинациях скрещиваний (% от числа пыльников)

Комбинации скрещиваний	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
1	0	1,22	2,16*	1,36	5,00*	2,59*	1,13	2,95*	4,08*	0,77	12,43*	5,17*
2	-	0,91	1,54	1,03	4,20*	2,36*	1,07	2,80*	3,23*	0,63	10,88*	4,35*
3	-	-	1,20	0,29	6,67*	3,42*	1,61	3,52*	6,10*	2,00*	14,15*	6,86*
4	-	-	-	0,67	7,71*	3,92*	1,89	3,83*	7,57*	2,93*	15,32*	7,92*
5	-	-	-	-	6,60*	3,46*	1,68	3,58*	5,91*	2,13*	13,90*	6,79*
6	-	-	-	-	-	0,93	1,34	0,34	1,55	4,17*	7,63*	0,15
7	-	-	-	-	-	-	0,61	0,93	0,12	2,05*	6,95*	1,05
8	-	-	-	-	-	-	-	1,31	0,61	0,77	5,87*	1,43
9	-	-	-	-	-	-	-	-	1,16	2,57*	4,43*	0,26
10	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3,08*	9,24*	1,72
11	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	11,53*	4,33*
12	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	7,5*

* - различия существенны ($P \geq 0,95$) при $td \geq 1,96$

Следует отметить, что часть из полученных зеленых растений-регенерантов погибли после пересадки в почву, а некоторые впоследствии оказались стерильными (табл.4.1.3.3.4)

Таблица 4.1.3.3.4. Жизнеспособность, полученных *in vitro*, растений-регенерантов

Комбинация скрещивания	Кол-во зеленых растений-регенерантов			
	всего	продуктивные	стерильные	погибшие при пересадке в почву
Пиркка х Aidas	66	42	14	10
Ранний 1 х Пиркка	16	6	4	6
к-20019 х CI 4207	4	4	0	0
к-20019 х CI 739	15	8	3	4
Зерноградский 813 х Пиркка	66	45	10	11
Пиркка х Зерноградский 813	11	7	2	2
Зерноградский 813 х Ранний 1	224	178	30	16
Пиркка х к-23874	68	51	15	2
Оренбургский 15 х к-29709	7	7	0	0
Ingve х Оренбургский 15	3	3	0	0
Задонский 8 х Ingve	3	3	0	0
Задонский 8 х Пастбищный	1	1	0	0
Оренбургский 15 х NDB112	1	1	0	0
Всего:		356		

В четырех полученных комбинациях Зерноградский 813 (к-30453) (сорт устойчив к темно-бурой пятнистости) х Ранний 1 (к-27737) (сорт устойчив к сетчатой пятнистости и ринхоспориозу), Пиркка х Aidas (сорт устойчив к темно-бурой пятнистости), Зерноградский 813 (сорт устойчив к темно-бурой пятнистости) х Пиркка и Пиркка х к-23874 (устойчив к сетчатой пятнистости) количество полученных зеленых растений-регенерантов достаточно для проведения генетического анализа устойчивости и молекулярного картирования генов устойчивости.

Следует отметить, что в одной дигаплоидной популяции от скрещивания сортов Зерноградский 813 х Ранний 1 возможно будет провести картирование генов устойчивости сразу к трем болезням: темно-бурой, сетчатой пятнистостям и ринхоспориозу. Образец к-23874 по данным И. Г. Тернюк (2008) отличался устойчивостью к пыльной головне (балл поражения «1» по 4-х бальной шкале), что открывает перспективу картирования генов устойчивости в дигаплоидной популяции, полученной от скрещивания Пиркка х к-23874 сразу к двум болезням: сетчатой пятнистости и пыльной головне.

В результате нами были созданы 356 дигаплоидных линий в 13 комбинациях скрещиваний (табл.4.1.3.3.4). 341 ДЛ, для которых удалось получить достаточное количество семенного материала для дальнейшей работы, представлены восемью комбинациями скрещиваний (табл. 4.1.3.3.5). Размножение ДЛ проводили в теплице и на опытном поле ВИЗР.

Таблица 4.1.3.3.5. Условное обозначение и число дигаплоидных линий (ДЛ) восьми комбинаций скрещивания

№ п/п	Комбинация скрещивания	Условное обозначение	Кол-во полученных ДЛ
1	Пиррка х к-23874	A	51
2	Зерноградский 813 х Ранний 1	B	178
3	Пиррка х Aidas	C	42
4	Пиррка х Зерноградский 813	D	7
5	Ранний 1 х Пиррка	E	6
6	к-20019 х CI 739	F	8
7	Зерноградский 813 х Пиррка	G	45
8	к-20019 х CI 4207	H	4
	Всего		341

В дальнейшем прямые и рецiproкные скрещивания в комбинациях Зерноградский 813 х Пиррка (**G**) и Пиррка х Зерноградский 813 (**D**) были объединены в одну выборку.

4.2. Оценка устойчивости дигаплоидных линий (ДЛ) ячменя к возбудителям сетчатой и темно-бурой пятнистостей

Устойчивость ДЛ к возбудителям сетчатой и темно-бурой пятнистостей изучали в теплице, лабораторных условиях и на естественном инфекционном фоне в поле. Для гибридных комбинаций, в которых предполагалась устойчивость к двум патогенам *P. teres* f. *teres* и *C. sativus* линии были охарактеризованы по устойчивости к обоим патогенам с целью обнаружения линий с групповой устойчивостью.

4.2.1. Оценка ювенильной и взрослой устойчивости ДЛ к возбудителю сетчатой пятнистости и наследование признака устойчивости в комбинации скрещивания «А» (Пиркка х к-23874)

В комбинации скрещивания «А» эфиопский образец к-23874 отличался высокой устойчивостью к возбудителю сетчатой пятнистости, но был восприимчив к *C. sativus*. В связи с этим оценку устойчивости проростков и взрослых растений проводили только к изолятам *P. teres* f. *teres*. Сорт Пиркка являлся универсально восприимчивым к *P. teres*.

Типы реакции родительских компонентов скрещивания ко всем изолятам *P. teres* f. *teres* были контрастными: образец к-23874 отличался высокой устойчивостью, которая проявлялась в виде точечных некрозов, или некроза, ограниченного диаметром инфекционной капли без хлороза (баллы 1.7-2.0, в зависимости от изолята), в то время как для сорта Пиркка тип реакции всегда проявлялся в виде расползающихся по пластинке листа некрозом с ярко выраженным хлорозом (балл 3). Большинство линий четко разделились на 2 класса: У (устойчивые) и В (восприимчивые), соответствующих реакции родителей. Однако примерно четверть линий отличалась промежуточной реакцией: линии с типом реакции от 2.1 до 2.4 мы отнесли к классу устойчивых, а 2.5- 2.9 к классу восприимчивых.

Для примера на гистограмме 4.2.1.1 показана характеристика каждой ДЛ к четырем изолятам *P. teres* f. *teres* (устойчивые ДЛ окрашены в зеленый цвет, линии с промежуточным типом реакции желтого цвета и восприимчивые – красные). Характеристика каждой ДЛ ко всем изученным изолятам патогена представлена в табл. 3 Приложения.

В табл.4.2.1.1 представлены данные расщепления по устойчивости ДЛ в популяции «А». К большинству изученных изолятов расщепление с высокой степенью достоверности соответствовало наличию одного гена устойчивости. Только в одном случае при инокуляции ДЛ изолятом *P. teres* f. *teres* из Швеции, фактическое расщепление не соответствовало теоретически ожидаемому 1:1, с явным преобладанием восприимчивых растений.

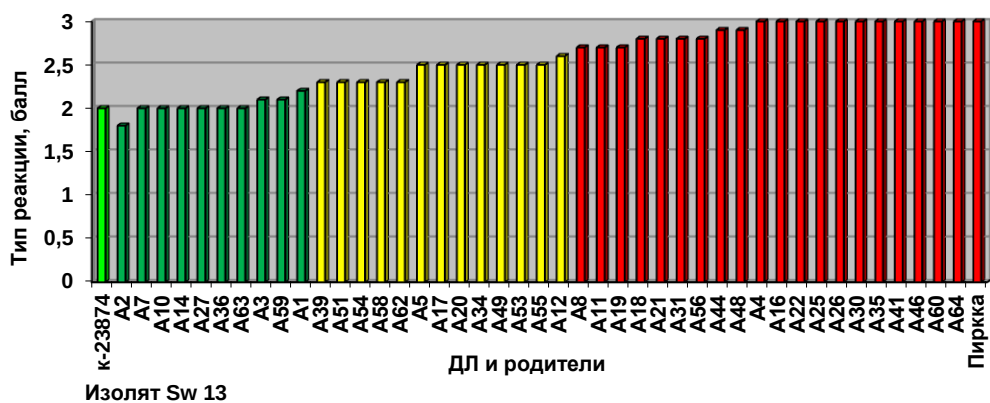
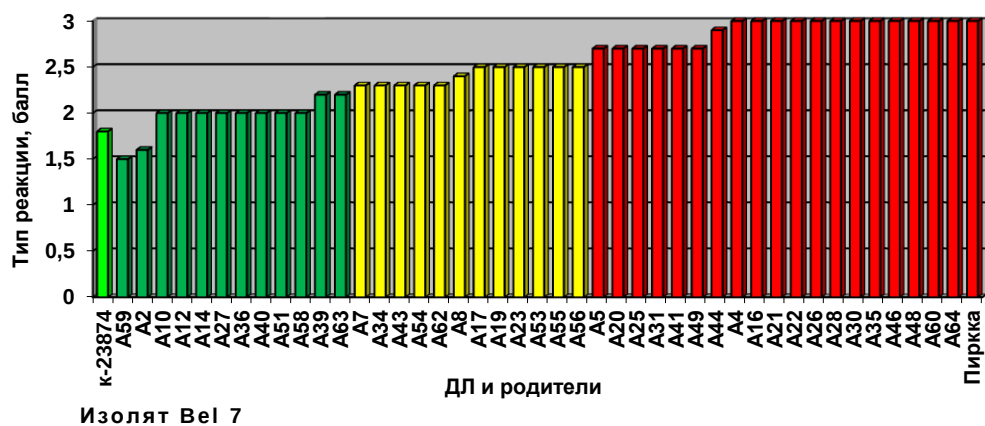
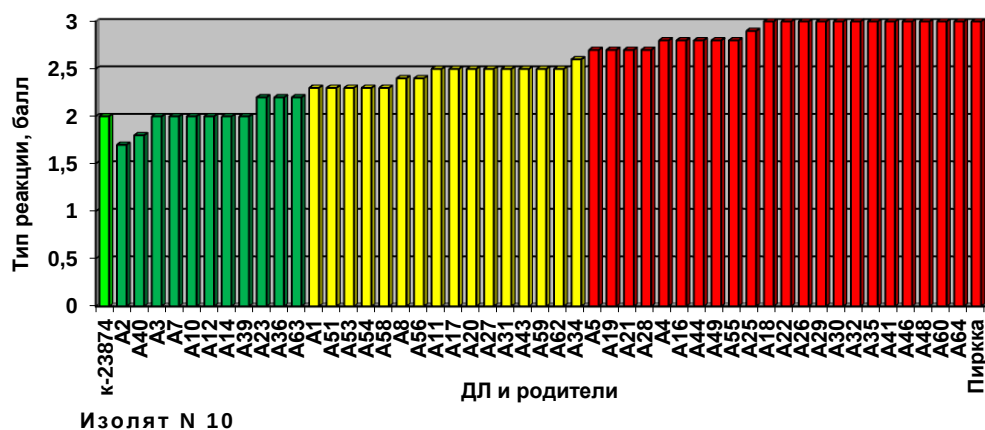
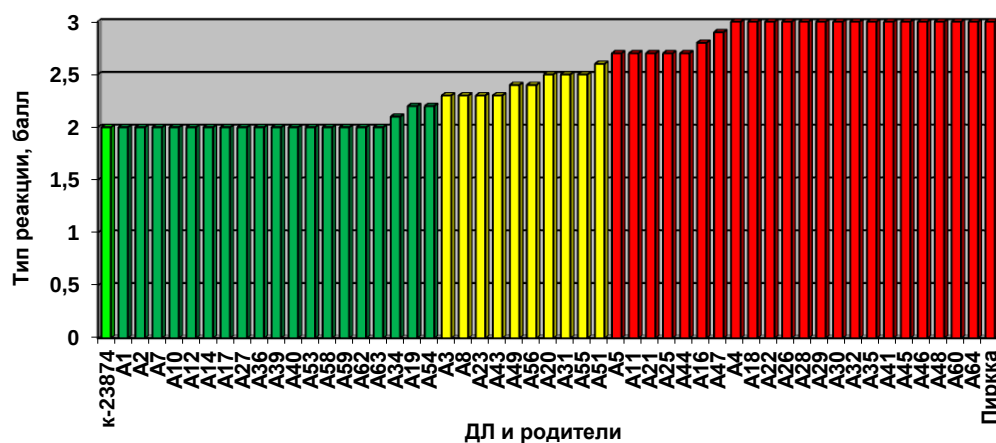


Рис. 4.2.1.1. Реакции проростков ДЛ и родителей в комбинации скрещивания «А» к разным изолятам *P. teres f. teres* (по шкале Афанасенко, 1977)

Таблица 4.2.1.1. Расщепление по устойчивости к различным изолятам *P. teres f. teres* в популяции ДЛ «А» в фазе проростков (шкала Афанасенко, 1977)

Изолят	Тип реакции родителей		Число линий		Теоретически ожидаемое расщепление	χ^2	Р
	к-23874 (У)	Пиркка (В)	У	В			
L5	2,0	3,0	25	26	1:1	0,02	0,90
L 9	1,7	3,0	19	32	1:1	3,32	0,05
L 11	1,8	2,8	21	28	1:1	1,00	0,20
A 5	2,0	3,0	21	28	1:1	1,00	0,20
N 10	2,0	3,0	18	31	1:1	3,44	0,05
Bel 7	1,8	3,0	18	25	1:1	1,14	0,25
Bel 23	1,8	3,0	19	27	1:1	1,38	0,20
Sw 13	2,0	3,0	15	28	1:1	3,94	-
Can 15	1,9	2,9	20	27	1:1	1,04	0,25
L1*	1,5	9,0	23	22	1:1	0,02	0,90

* - оценка устойчивости проростков по шкале Текауза

$P > 0,05$ при $\chi^2 < 3,84$

В международной практике для оценки ювенильной устойчивости интактных растений к *P. teres f. teres* используют метод инокуляции путем опрыскивания конидиальной суспензией и 10-балльную шкалу Текауза для определения реакции растений (Teкауz, 1985). Мы также использовали эту шкалу для оценки отсеченных листьев проростков, инокулированных опрыскиванием изолятом L 1. На рис. 4.2.1.2 представлены данные по оценке устойчивости ДЛ с использованием 10-балльной шкалы. Два одинаковых по численности классов устойчивых (баллы 1-4.9 - 23 линии) и восприимчивых (баллы 5.0-9.0 - 22 линии) свидетельствовали также о моногенном характере расщепления по устойчивости. Также как и при использовании шкалы Афанасенко примерно четверть ДЛ характеризовалась промежуточным типом реакции.

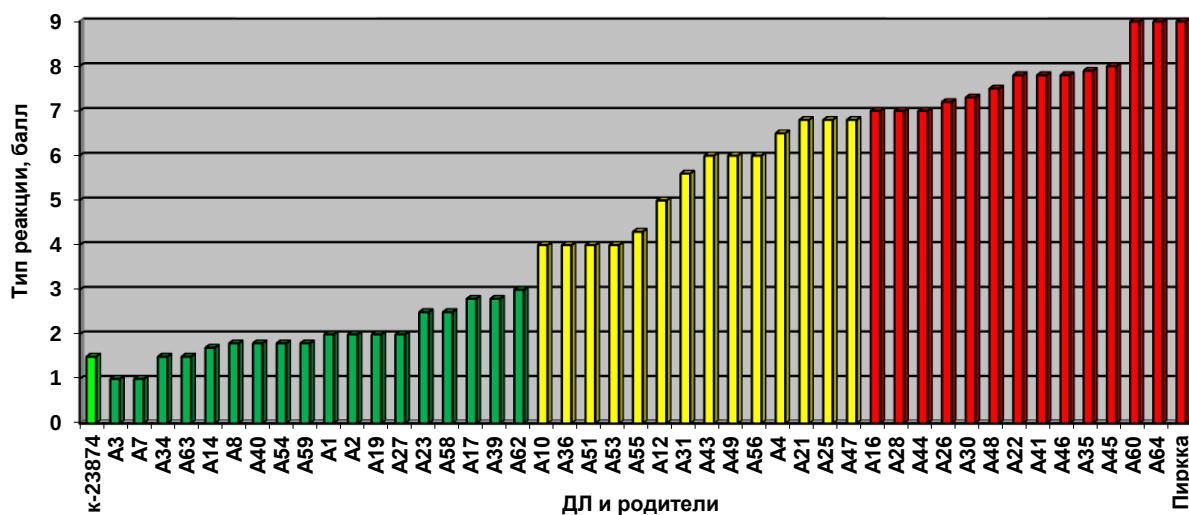


Рис. 4.2.1.2. Характеристика устойчивости проростков ДЛ и родителей комбинации скрещивания «А» к изоляту L 1 *P. teres f. teres* по шкале Текауза, 1985

Условные обозначения:

■ - устойчивость ■ - промежуточный тип реакции ■ - восприимчивость

Для практической селекции наиболее важным признаком является устойчивость взрослых растений. Известно, что проявление устойчивости проростков и взрослых растений к болезням может быть различным. В таблице 4.2.1.2 представлена характеристика устойчивости проростков и взрослых растений комбинации «А». Инокуляцию растений проводили опрыскиванием, а учет типов реакции по шкале А. Текауза. Как видно по результатам оценки растения, отнесенные к классу устойчивых (баллы 1-4) в фазу проростков остались в классе устойчивых и в фазу взрослых растений (табл. 4.2.1.2). У двух линий выявлено несоответствие типов реакции проростков и взрослых растений (линии А53 и А40). По-видимому, это связано, либо с погрешностью эксперимента, либо с использованием для инокуляции проростков и взрослых растений разных изолятов патогена.

Расщепление по устойчивости взрослых растений при инокуляции изолятом L7 соответствовало теоретически

ожидаемому 1:1, что свидетельствовало о моногенном контроле устойчивости взрослых растений (табл.4.2.1.3). По-видимому, один и тот же ген детерминировал устойчивость проростков и взрослых растений в комбинации «А».

Таблица 4.2.1.2. Характеристика устойчивости проростков и взрослых растений к возбудителю сетчатой пятнистости в комбинации скрещивания «А» (учет типов реакции по шкале Текауза, 1985)

№п/п	ДЛ	Тип реакции проростков на инокуляцию <i>P. teres f. teres</i> (изолит L1), средний балл по трем повторностям	Характеристика устойчивости	Тип реакции флага-листа на заражение <i>P. teres f. teres</i> (изолит L7), средний балл по трем повторностям	Характеристика устойчивости
1	А 1	2,0	У	3,0	У
2	А 2	2,0	У	3,0	У
3	А 3	1,0	У	-	-
4	А 4	6,5	П	-	-
5	А 5	-	-	-	-
6	А 7	1,0	У	2,0	У
7	А 8	1,8	У	-	-
8	А 10	4,0	У	4,0	У
9	А 11	-	-	5,8	П
10	А 12	5,0	П	-	-
11	А 14	1,7	У	3,0	У
12	А 16	7,0	В	-	-
13	А 17	2,8	У	-	-
14	А 18	-	-	-	-
15	А 19	2,0	У	-	-
16	А 20	-	-	6,0	П
17	А 21	6,8	П	-	-
18	А 22	7,8	В	7,8	В
19	А 23	2,5	У	-	-
20	А 25	6,8	П	-	-
21	А 26	7,2	В	-	-
22	А 27	2,0	У	2,0	У
23	А 28	7,0	В	7,5	В
24	А 29	-	-	-	-
25	А 30	7,3	В	7,7	В
26	А 31	5,6	П	7,7	В
27	А 32	-	-	-	-
28	А 34	1,5	У	4,0	У
29	А 35	7,9	В	8,0	В

продолжение табл. 4.2.1.2

30	A 36	4,0	У	4,8	П
31	A 39	2,8	У	1,5	У
32	A 40	1,8	У	6,1	П
33	A 41	7,8	В	-	-
34	A 43	6,0	П	-	-
35	A 44	7,0	В	8,0	В
36	A 45	8,0	В	-	-
37	A 46	7,8	В	6,8	П
38	A 47	6,8	П	-	-
39	A 48	7,5	В	-	-
40	A 49	6,0	П	-	-
41	A 51	4,0	У	4,0	У
42	A 53	4,0	У	8,0	В
43	A 54	1,8	У	4,0	У
44	A 55	4,3	П	4,3	П
45	A 56	6,0	П	-	-
46	A 58	2,5	У	2,5	У
47	A 59	1,8	У	-	-
48	A 60	9,0	В	-	-
49	A 62	3,0	У	4,0	У
50	A 63	1,5	У	2,8	У
51	A 64	9,0	В	-	-
Родители:	Пиркка (P1)	9,0	В	8,9	В
	к-23874 (P2)	1,5	У	1,5	У

Условные обозначения: У - устойчивый образец, В - восприимчивый, П - промежуточный тип реакции; «-» - отсутствие данных.

Таблица 4.2.1.3. Расщепление по устойчивости взрослых растений к изоляту L7 *P. teres* f. *teres* в популяции ДЛ «А» (по шкале Текауза, 1985)

Изолят	Тип реакции родителей		Число линий		Теоретически ожидаемое расщепление	χ^2	P
	к-23874 (У)	Пиркка (В)	У	В			
L7	1,5	8,9	15	11	1:1	0,62	0,5

Так же мы сравнили реакцию проростков и взрослых растений при инокуляции капельным методом и методом микрокамер. В табл.4.2.1.4 представлены данные по реакции проростков и флаг листьев (использование микрокамер) ДЛ популяции «А» на инокуляцию изолятом L 5. Данные таблицы свидетельствуют, что в большинстве случаев устойчивость флаг-листа была выше, чем устойчивость проростков. Например, линии 22, 28, 30, 35, 46 в фазе проростков отличались восприимчивостью к изоляту L 5 (балл 3), тогда как в фазе флаг листа реакция соответствовала баллам 2.7; 2.5; 2.5; 2.8 и 2.4, соответственно. Хотя растения с таким баллом поражения также были отнесены к классу восприимчивых, кроме линии 46 (балл 2.4), но проявление болезни у перечисленных линий и в контроле было слабее, чем у проростков.

Таблица 4.2.1.4. Характеристика устойчивости к сетчатой пятнистости взрослых растений и проростков в комбинации скрещивания «А» при использовании метода микрокамер для инокуляции флаг-листа и капельного метода при инокуляции проростков

№п/п	ДЛ	Тип реакции на заражение изолятом – L5 <i>P. teres</i> f. <i>teres</i> , средний балл по трем повторностям (по шкале Афанасенко, 1977)			
		капельный метод заражения проростков	характеристика устойчивости	метод микрокамер при заражении флаг-листа	характеристика устойчивости
1	А 1	2,0	У	1,0	У
2	А 2	2,0	У	2,0	У
3	А 7	2,0	У	1,0	У
4	А 10	2,0	У	2,0	У
5	А 11	2,7	В	1,0	У
6	А 14	2,0	У	1,0	У
7	А 20	2,7	В	2,0	У
8	А 22	3,0	В	2,7	В

продолжение табл. 4.2.1.4

9	A 27	2,0	У	2,0	У
10	A 28	3,0	В	2,5	П
11	A 30	3,0	В	2,5	П
12	A 31	2,5	П	2,5	П
13	A 34	2,1	У	1,0	У
14	A 35	3,0	В	2,8	В
15	A 36	2,0	У	2,0	У
16	A 39	2,0	У	1,0	У
17	A 40	2,0	У	2,0	У
18	A 44	2,7	В	3,0	В
19	A 46	3,0	В	2,4	П
20	A 51	2,6	П	1,0	У
21	A 53	2,0	У	2,7	В
22	A 54	2,2	У	2,0	У
23	A 55	2,5	П	1,0	У
24	A 58	2,0	У	1,0	У
25	A 62	2,0	У	1,9	У
26	A 63	2,0	У	1,0	У
Родители:	Пиркка (P1)	3,0	В	3,0	В
	к-23874 (P2)	2,0	У	1,0	У

Условные обозначения: У - устойчивый образец, В - восприимчивый; П - промежуточный тип реакции

4.2.2. Оценка ювенильной и взрослой устойчивости ДЛ к возбудителям сетчатой и темно-бурой пятнистостей в комбинации скрещивания «В» (Зерноградский 813 x Ранний 1)

По результатам лабораторного скрининга родительский компонент к-30453 (Зерноградский 813) отличается устойчивостью к возбудителю темно-бурой пятнистости, в свою очередь сорт Ранний 1 (к-27737) показал устойчивость к возбудителю сетчатой пятнистости. Дигаплоидные линии, полученные в комбинации

скрещивания «В», мы оценили на устойчивость к обоим возбудителям пятнистостей листьев ячменя.

4.2.2.1. Оценка проростковой и взрослой устойчивости ДЛ к возбудителю сетчатой пятнистости и наследование признака устойчивости в комбинации скрещивания «В»

Данные табл. 4.2.2.1.1 свидетельствуют, что расщепление по устойчивости к пяти изолятам *P. teres* f. *teres* соответствует теоретически ожидаемому 1:3, то есть наличию двух комплементарных генов детерминирующих устойчивость к этим изолятам. Фактическое расщепление по устойчивости к изолятам L5, L9, L11 и A5 не соответствует ни одной гипотезе простого наследования признака. По-видимому, в ответных реакциях растений участвуют также «малые» гены (QTL) или гены модификаторы. Если в комбинации «А» подавляющее большинство линий одинаково реагировали на заражение разными изолятами возбудителя сетчатой пятнистости (табл.3 Приложение), то в комбинации «В» отмечено значительное число линий (например, В3, В5, В13, В20 и др.), типы реакций которых на заражение различными изолятами *P. teres* f. *teres* варьировали (табл. 4 Приложение). Картирование генетических детерминант устойчивости к сетчатой пятнистости в данной комбинации позволит более точно определить механизмы генетической защиты.

Таблица 4.2.2.1.1. Расщепление по устойчивости растений в фазе проростков к различным изолятам *P. teres f. teres* в популяции ДЛ «В» (по шкале Афанасенко, 1977)

Изолят	Тип реакции родителей		Число линий		Теоретически ожидаемое расщепление	χ^2	Р
	Зерноградский 813 (В)	Ранний 1 (У)	У	В			
L5	3,0	2,0	65	113			
L 9	3,0	2,0	61	117			
L 11	2,7	2,0	71	107			
A 5	2,8	1,8	58	120			
N 10	3,0	2,2	54	124	1:3	2,69	0,10
Bel 7	3,0	2,0	46	132	1:3	0,06	0,80
Bel 23	3,0	2,0	50	128	1:3	0,92	0,75
Sw 13	3,0	2,1	52	126	1:3	1,68	0,10
Can 15	3,0	2,0	47	131	1:3	0,18	0,50

$P > 0,05$ при $\chi^2 < 3,84$

При удалении из экспериментальной выборки растений с промежуточным типом реакции фактическое расщепление по устойчивости к изолятам L5, L9, L11 и A5 соответствовало теоретически ожидаемому 1:3, то есть наличию двух комплементарных генов устойчивости (табл. 4.2.2.1.2).

Таблица 4.2.2.1.2. Расщепление по устойчивости растений в фазе проростков в популяции ДЛ «В» к четырем изолятам *P. teres f. teres* без учета растений с промежуточным типом реакции

Изолят	Тип реакции родителей		Число линий с типами реакций			Теоретически ожидаемое расщепление У:В	χ^2	Р
	Зерноградский 813 (В)	Ранний 1 (У)	У	В	П			
L 5	3,0	2,0	43	113	22	1:3	0,56	0,50
L 9	3,0	2,0	41	117	20	1:3	0,08	0,95
L 11	2,7	2,0	45	107	26	1:3	1,72	0,20
A 5	2,8	1,8	38	120	20	1:3	0,08	0,95

Примечание: У - устойчивость; В - восприимчивость; П - промежуточный тип реакции на заражение *P. teres f. teres*

$P > 0,05$ при $\chi^2 < 3,84$

В связи с наличием большого числа растений с промежуточной реакцией на заражение изолятами *P. teres f. teres* для оценки устойчивости ДЛ популяции «В» мы использовали также метод Текауза, позволяющий более точно определить тип реакции растений по 10-балльной шкале. Результаты сравнительного изучения устойчивости ДЛ по методу Текауза и Афанасенко приведены в табл. 5 Приложения. Данные таблицы свидетельствуют, что в большинстве случаев наблюдаются совпадения по классификации линий по устойчивости, коэффициент корреляции равен 0,79. Наибольшее количество несовпадений связано с градацией промежуточных типов реакции. В некоторых случаях линии с восприимчивым типом реакции (В) при заражении растений методом опрыскивания и оценке по 10-балльной шкале, отличались промежуточным типом реакции (П) при заражении капельным методом Афанасенко (В-П: линии В3, В16, В19, В20 и др.) и наоборот (П-В: линии В111, В118, В138, В160 и др.). Отмечены также линии, которые при использовании метода Текауза оказались устойчивыми (У), а при использовании метода Афанасенко имели промежуточный тип реакции (линии В22, В59, В123, В133 и В145) и наоборот (П-В: линии В11, В90 и В106) (табл. 5 Приложение). Ни в одном случае не наблюдались контрастные реакции устойчивости и восприимчивости при сравнении двух методов оценки, что свидетельствует о возможности использования обоих методов.

Сравнительная оценка устойчивости к изоляту L5 проростков и взрослых растений ДЛ комбинации «В» показала, что примерно треть линий (16 из 43) были восприимчивы или имели промежуточный тип реакции при заражении проростков, но отличались устойчивостью при инокуляции взрослых растений (табл. 6 Приложение). Эти данные свидетельствуют о возможном

участии других генов в детерминации признака устойчивости к *P. teres* f. *teres* у взрослых растений. Расщепление по устойчивости флаг-листа к изоляту L5 (32У:11В) с высоким уровнем достоверности соответствовало наличию двух генов устойчивости ($\chi^2 = 0,006$). Расщепление по устойчивости проростков к этому изоляту соответствовало наличию двух комплементарных генов устойчивости (1:3) (табл. 4.2.2.1.2) без учета растений с промежуточным типом реакции. В таблице 7 в Приложении приведена сравнительная характеристика устойчивости проростков и взрослых растений по шкале Текауза (1985) при заражении изолятом L5 гриба *P. teres* f. *teres*. Полученные результаты свидетельствуют о сходных типах реакций взрослых растений и проростков.

4.2.2.2. Оценка проростковой и взрослой устойчивости ДЛ к возбудителю темно-бурой пятнистости и наследование признака устойчивости в комбинации скрещивания «В»

Для оценки устойчивости проростков к возбудителю темно-бурой пятнистости использовали метод инокуляции путем опрыскивания конидиальной суспензией трех изолятов патогена и шкалу Фетча и Стеффенсона, описанную в главе «Материалы и методы». При этом в класс устойчивых были отнесены растения с типом реакции 1-3,9 балла, квалифицированные как устойчивые (по шкале Фетча и Стеффенсона) и 4-6,5 балла, определенные в данной шкале, как среднеустойчивые. В класс восприимчивых нами были отнесены растения с типом реакции 6,6-7,9 баллов (средневосприимчивые по шкале Фетча и Стеффенсона) и 8-9 баллов (восприимчивые).

Расщепление по устойчивости к трем изолятам *S. sativus* в популяции ДЛ «В» соответствовало теоретически ожидаемому 1:1,

то есть наличие одного гена устойчивости (табл.4.2.2.2.1). Также как и при инокуляции ДЛ популяции «В» изолятами возбудителя сетчатой пятнистости наблюдались различия в типах реакций некоторых линий на инокуляцию различными изолятами патогена (табл. 8 Приложение). Возможно, различные гены детерминируют устойчивость к этим изолятам.

Таблица 4.2.2.2.1. Расщепление по устойчивости растений в фазе проростков к трем изолятам *S. sativus* в популяции ДЛ «В» (по шкале Фетча, Стеффенсона, 1999)

Изолят	Тип реакции родителей		Число линий		Теоретически ожидаемое расщепление	χ^2	Р
	Зерноградский 813 (У)	Ранний 1(В)	У	В			
LB1М	3,0	8,0	91	69	1:1	3,02	0,05
NB3Э	3,8	9,0	85	83	1:1	0,02	0,90
PB1Д	3,0	8,7	79	89	1:1	0,60	0,50

$$P > 0,05 \text{ при } \chi^2 < 3,84$$

Расщепление по устойчивости взрослых растений дигаметоидной популяции «В» представлено на рис. 4.2.2.2.1. Такое распределение по устойчивости с большим числом линий с промежуточным типом реакции свидетельствует об участии «малых» генов в детерминации признака.

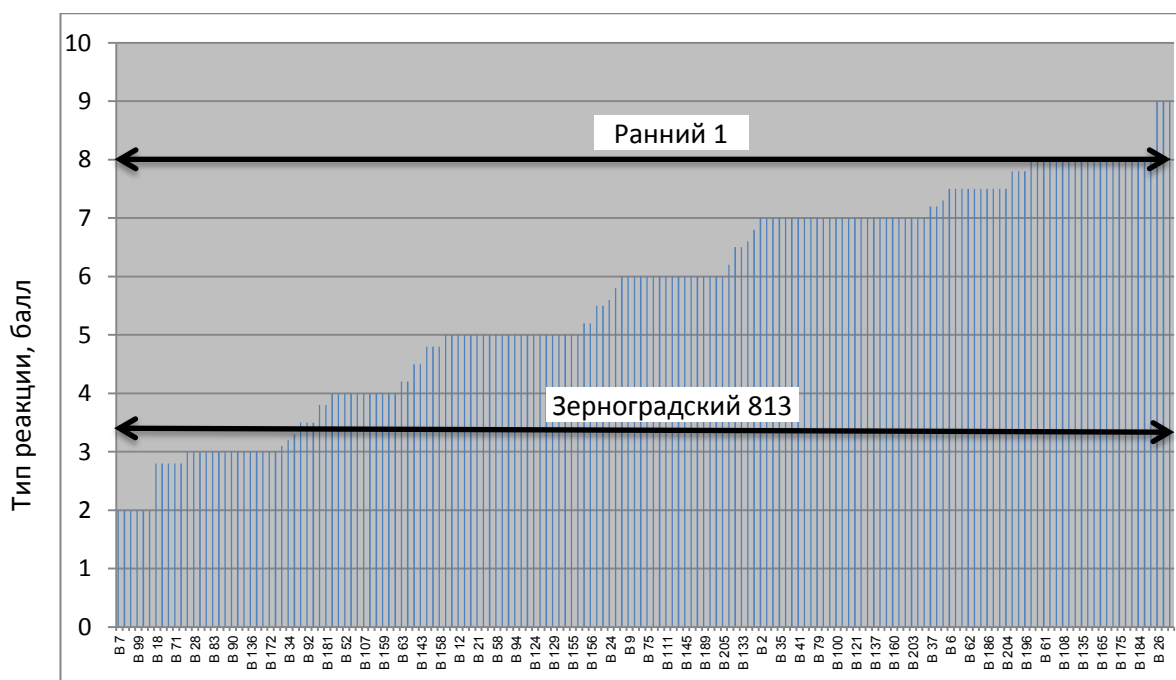


Рис.4.2.2.2.1. Характеристика устойчивости ДЛ в комбинации скрещивания «В» к изоляту LV1M возбудителя темно-бурой пятнистости по реакции флаг-листа (по шкале Фетча, Стеффенсона, 1999)

Сравнительная характеристика ювенильной устойчивости и устойчивости взрослых растений ДЛ комбинации «В», отобранных по устойчивости, на заражение возбудителем темно-бурой пятнистости представлена в табл. 9 Приложения. Высокое значение коэффициента корреляции ($r = 0,77$) свидетельствует об устойчивости отобранных линий, как в фазе проростков, так и в фазе флаг-листа.

4.2.2.3. ДЛ комбинации скрещивания «В» с групповой устойчивостью

По результатам оценок были выбраны 17 линий отличающиеся групповой устойчивостью к возбудителям сетчатой и темно-бурой пятнистостей (табл. 4.2.2.3.1). Эти линии переданы в ЛНИИСХ для использования в селекции с целью создания устойчивых к гельминтоспориозным пятнистостям сортов ячменя.

Таблица 4.2.2.3.1. Дигаплоидные линии в комбинации скрещивания «В» с групповой устойчивостью к возбудителям сетчатой и темно-бурой пятнистостей

№п/п	ДЛ	Устойчивость к сетчатой пятнистости (средний балл по шкале Текауза, 1985)		Устойчивость к темно-бурой пятнистости (средний балл по шкале Фетча, Стеффенсона, 1999)	
		проростки	взрослые растения	проростки	взрослые растения
1	В 7	2,8	5,0	3,0	2,0
2	В 11	5,1	5,0	2,7	2,0
3	В 32	4,3	3,0	5,0	3,1
4	В 48	4,0	1,5	3,2	2,8
5	В 66	4,0	4,0	2,5	3,0
6	В 85	5,0	5,0	3,0	3,0
7	В 89	4,5	4,5	3,5	3,0
8	В 98	2,6	4,0	5,0	3,0
9	В 104	4,0	4,0	3,0	2,8
10	В 106	5,1	5,0	3,0	2,0
11	В 125	3,0	4,8	5,0	5,0
12	В 152	2,0	4,0	5,0	4,0
13	В 154	2,0	1,8	4,5	3,0
14	В 157	3,5	4,0	5,0	4,0
15	В 172	2,0	5,0	3,0	3,0
16	В 181	4,0	4,0	4,0	3,8
17	В 190	2,1	2,5	5,0	4,0

4.2.3. Оценка ювенильной и взрослой устойчивости ДЛ к возбудителю темно-бурой пятнистости и наследование признака устойчивости в комбинациях скрещиваний «D» и «G»

(Пиррка х Зерноградский 813 и Зерноградский 813 х Пиррка)

Образец Зерноградский 813, отличающийся устойчивостью к *S. sativus* был использован в прямых («D»комбинация) и обратных («G» комбинация) скрещиваниях с восприимчивым сортом Пиррка. Различия по устойчивости родительских компонентов скрещивания в зависимости от изолята патогена составляли от 4,8 до 6, 1 баллов.

Подавляющее большинство линий проявили одинаковый уровень устойчивости при заражении тремя изолятами различного происхождения (табл. 4.2.3.1). Для анализа расщепления по устойчивости ДЛ комбинации «D» и «G» были объединены в одну выборку. Расщепление по устойчивости к трем изолятам *C. sativus* соответствовало теоретически ожидаемому 1 : 1, то есть моногенному контролю признака (табл. 4.2.3.2). Такое же наследование устойчивости сорта Зерноградский 813 к изолятам *C. sativus* было выявлено и в комбинации «B» (раздел 4.2.2.2).

Таблица 4.2.3.1. Характеристика ювенильной устойчивости ДЛ к темно-бурой пятнистости в комбинациях скрещиваний «D» и «G»

№п/п	ДЛ	Тип реакции на заражение <i>Cochliobolus sativus</i> , средний балл по трем повторностям (по шкале Фетча, Стеффенсона, 1999)		
		LB1M	NB3Э	PB1Д
1	D 1	3,9	3,9	4,0
2	D 2	3,0	2,8	3,8
3	D 3	7,0	6,0	6,8
4	D 4	3,0	3,0	3,8
5	D 5	7,0	6,0	6,0
6	D 6	7,0	8,5	8,5
7	D 8	7,8	6,5	6,6
8	G 2	8,0	8,0	8,5
9	G 3	7,5	7,0	7,5
10	G 7	8,0	8,0	8,5
11	G 8	7,9	7,9	7,6
12	G 12	7,0	7,9	9,0
13	G 13	8,0	8,0	8,2
14	G 15	7,9	7,9	7,6
15	G 17	4,0	4,8	6,0
16	G 18	7,5	7,5	7,5
17	G 19	4,0	4,8	5,0
18	G 21	3,0	3,0	3,9
19	G 30	3,0	4,8	6,0
20	G 31	3,8	5,0	5,0
21	G 32	3,6	3,5	3,7
22	G 33	7,8	5,0	7,1

продолжение табл. 4.2.3.1

23	G 36	9,0	8,0	8,8
24	G 37	8,0	9,0	9,0
25	G 39	-	7,1	-
26	G 42	5,3	5,6	5,6
27	G 44	6,0	7,2	6,8
28	G 45	7,8	8,0	7,7
29	G 46	6,3	6,5	7,5
30	G 47	6,9	6,8	8,0
31	G 48	3,0	3,0	3,8
Родители:	Зерноградский 813 (P1)	3,0	2,8	3,8
	Пирка (P2)	9,0	8,9	8,6

Таблица 4.2.3.2. Расщепление по устойчивости к различным изолятам *C. sativus* в фазе проростков популяций ДЛ «D» и «G»

Изолят	Тип реакции родителей		Число линий		Теоретически ожидаемое расщепление	χ^2	P
	Пирка (B)	Зерноградский 813 (Y)	У	В			
LB1M	9,0	3,0	13	17	1:1	0,54	0,25
NB3Э	8,9	2,8	16	15	1:1	0,04	0,90
PB1Д	8,6	3,8	12	18	1:1	1,20	0,25

$P > 0,05$ при $\chi^2 < 3,84$

В таблице 4.2.3.3. представлена характеристика устойчивости взрослых растений к возбудителю темно-бурой пятнистости.

Таблица 4.2.3.3. Характеристика устойчивости взрослых растений ДЛ комбинаций скрещивания «D» и «G» к темно-бурой пятнистости

№п/п	ДЛ	Тип реакции на заражение <i>Cochliobolus sativus</i> , средний балл по трем повторностям (по шкале Фетча, Стеффенсона, 1999)	
		LB8M	PB1Д
1	D 1	3,9	3,9
2	D 2	3,8	4,0
3	D 3	4,5	6,0
4	D 4	4,0	3,8
5	D 5	4,0	4,7
6	D 6	4,7	4,7
7	D 8	7,8	8,0
8	G 17	7,2	7,2
9	G 18	6,5	6,5
10	G 19	4,0	4,7
11	G 21	3,8	4,0
12	G 30	4,5	4,7
13	G 31	4,5	4,7
14	G 32	4,5	6,5
15	G 33	8,0	8,0
16	G 36	8,0	8,0
17	G 37	8,0	8,0
18	G 39	8,0	8,0
19	G 42	4,0	4,0
20	G 44	7,2	7,8
21	G 45	4,0	6,0
22	G 46	3,9	4,5
23	G 47	7,2	7,9
24	G 48	4,0	4,0
Родители:	Пиркса (P1)	8,0	8,0
	Зерноградский 813 (P2)	3,8	3,9

Таблица 4.2.3.4. Характеристика устойчивости проростков и взрослых растений к возбудителю темно-бурой пятнистости

№ п/п	ДЛ	Тип реакции на заражение <i>C. sativus</i> - изолят РВ1Д (по шкале Фетча, Стеффенсона, 1999)			
		проростков	характеристика устойчивости	взрослых растений	характеристика устойчивости
1	D 1	4,0	У	3,9	У
2	D 2	3,8	У	4,0	У
3	D 3	6,8	В	6,0	У
4	D 4	3,8	У	3,8	У
5	D 5	6,0	У	4,7	У
6	D 6	8,5	В	4,7	У
7	D 8	6,6	В	8,0	В
8	G 17	6,0	У	7,8	В
9	G 18	7,5	В	6,5	У
10	G 19	5,0	У	4,7	У
11	G 21	3,9	У	4,0	У
12	G 30	6,0	У	4,7	У
13	G 31	5,0	У	4,7	У
14	G 32	3,7	У	6,5	У
15	G 33	7,1	В	8,0	В
16	G 36	8,8	В	8,0	В
17	G 37	9,0	В	8,0	В
18	G 39	-	-	8,0	В
19	G 42	5,6	В	4,0	У
20	G 44	6,8	В	7,8	В
21	G 45	7,7	В	6,0	У
22	G 46	7,5	В	4,5	У
23	G 47	8,0	В	7,9	В
24	G 48	3,8	У	4,0	У
Родители:	Пиркка (P1)	8,6	В	8,0	В
	Зерноградский 813 (P2)	3,8	У	3,9	У

Условные обозначения: У – устойчивость, В – восприимчивость, «-» - отсутствие данных

В большинстве случаев типы реакций ДЛ комбинаций «D» и «G» в фазах проростков и взрослых растений на заражение изолятом *C. sativus* PB1Д совпадали (табл.4.2.3.4). У 3-х линий (G18, G45 и G46) флаг-лист характеризовался более высокой устойчивостью, чем проростки. Различия в балльной оценке были невелики и составляли 1,0, 1,7 и 3,0, соответственно. Только в одном случае для ДЛ G17, реакция проростков классифицировалась как устойчивость (балл 6,0), тогда как реакция флаг-листа - как восприимчивость (балл 7,8). По-видимому, приведенные несоответствия можно считать погрешностью эксперимента. Такие же данные были получены при анализе устойчивости к изолятам *C. sativus* в популяции «B», в которой одним из компонентов скрещивания являлся также сорт Зерноградский 813 (раздел 4.2.2.2).

Таким образом, можно сделать вывод о моногенном наследовании устойчивости к возбудителю темно-бурой пятнистости и о том, что один и тот же ген детерминирует устойчивость проростков и взрослых растений у сорта Зерноградский 813.

4.2.4. Оценка ювенильной и взрослой устойчивости ДЛ к возбудителю сетчатой пятнистости в комбинации скрещивания «Е» (Ранний 1 x Пиррка)

В комбинации скрещивания «Е» сорт Ранний 1 отличался устойчивостью к сетчатой пятнистости. Всего получено 6 ДЛ, 3 из которых отличались устойчивостью аналогичной устойчивости родителя к 9 изолятам *P. teres* f. *teres* (табл.4.2.4.1).

Изучение устойчивости взрослых растений проводили с использованием двух методов: опрыскивания срезанного флаг-

листа и инокуляцией инфекционной каплей интактных растений с использованием микрокамеры. При обоих методах заражения ДЛ были распределены по одинаковым классам устойчивости (табл. 4.2.4.2).

Типы реакции проростков на заражение изолятом L5 не отличались от таковых у взрослых растений. Следовательно, выделенные три ДЛ могут быть использованы в качестве исходного материала для селекции на устойчивость к сетчатой пятнистости.

Таблица 4.2.4.1. Характеристика ювенильной устойчивости ДЛ к сетчатой пятнистости в комбинации скрещивания «Е» (Ранний 1 x Пиркка)

№п/п	ДЛ	Тип реакции к изолятам <i>P. teres f. teres</i> , средний балл по трем повторностям (по шкале Афанасенко, 1977)								
		L5	L9	L11	A5	N10	Bel7	Bel23	Sw13.2	Can15
1	Е 1	2,3	2,3	2,5	2,8	2,3	2,3	2,3	2,3	2,3
2	Е 2	3,0	2,8	3,0	3,0	3,0	3,0	3,0	3,0	2,8
3	Е 3	2,3	2,3	2,3	2,6	2,7	2,8	2,3	2,8	2,3
4	Е 5	1,9	2,2	2,5	2,3	1,9	2,6	2,1	2,1	2,1
5	Е 6	2,0	2,2	2,1	2,7	2,2	2,0	2,1	2,0	2,0
6	Е 9	2,5	2,5	2,5	2,0	2,4	2,0	2,0	2,0	2,0
Родители:	Ранний 1 (Р1)	2,0	2,0	2,0	2,0	2,3	2,3	2,0	2,0	1,9
	Пиркка (Р2)	3,0	3,0	2,8	3,0	3,0	3,0	3,0	2,8	3,0

Таблица 4.2.4.2. Характеристика проростковой и взрослой устойчивости ДЛ к сетчатой пятнистости в комбинации скрещивания «Е»

№п/п	ДЛ	Тип реакции на заражение <i>P. teresf.teres</i> , изолят – L5 средний балл по трем повторностям (по шкале Афанасенко, 1977)			
		капельный метод	характеристика устойчивости	метод микрокамер	характеристика устойчивости
1	Е 1	2,3	П	1,0	У
2	Е 2	3,0	В	2,8	В
3	Е 3	2,3	П	2,0	У
4	Е 5	1,9	У	1,9	У
5	Е 6	2,0	У	1,0	У
6	Е 9	2,5	П	2,5	П
Родители:	Ранний 1 (Р1)	2,0	У	1,5	У
	Пиркка (Р2)	3,0	В	3,0	В

Условные обозначения: **У** – устойчивость, **В** – восприимчивость, **П** – промежуточный тип реакции

4.2.5. Оценка ювенильной и взрослой устойчивости ДЛ к возбудителю темно-бурой пятнистости и наследование признака устойчивости в комбинации скрещивания «С» (Пиркка x Aidas)

В комбинации скрещивания «С» родительский компонент сорт Aidas отличался устойчивостью к возбудителю темно-бурой пятнистости. В связи с этим оценку устойчивости ДЛ данной комбинации скрещивания мы проводили к этому патогену.

В табл.4.2.5.1 представлена оценка устойчивости проростков к трем изолятам гриба *S. sativus* из Ленинградской (LB1М), Новгородской (NB3Э) и Псковской (PB1Д) областей.

Таблица 4.2.5.1. Характеристика ювенильной устойчивости ДЛ к темно-бурой пятнистости в комбинации скрещивания «С»

№п/п	ДЛ	Тип реакции на заражение <i>C.sativus</i> , средний балл по трем повторностям (по шкале Фетча, Стеффенсона, 1999)		
		LB1M	NB3Э	PB1Д
1	С 1	8,0	8,0	8,2
2	С 2	9,0	7,8	7,5
3	С 3	8,7	8,0	8,2
4	С 4	9,0	7,9	7,6
5	С 5	9,0	9,0	8,9
6	С 6	2,9	3,5	3,0
7	С 7	7,0	7,8	7,0
8	С 8	9,0	7,8	8,0
9	С 12	7,5	7,5	7,5
10	С 14	-	8,1	7,9
11	С 15	-	-	8,0
12	С 17	3,8	3,0	3,0
13	С 18	6,8	7,0	7,0
14	С 19	4,2	3,0	3,2
15	С 20	3,8	3,0	3,0
16	С 21	9,0	8,0	7,9
17	С 22	9,0	9,0	9,0
18	С 23	7,0	-	-
19	С 24(2)	3,0	2,9	2,9
20	С 24(6)	6,0	7,2	6,8
21	С 25	6,8	4,0	3,8
22	С 26	3,0	2,0	3,0
23	С 27	4,8	3,3	3,0
24	С 28	7,8	5,1	7,0
25	С 29	3,5	3,0	3,0
26	С 30	8,8	7,8	7,0
27	С 31(2)	7,0	6,0	6,5
28	С 31(6)	9,0	8,8	9,0
29	С 32(2)	9,0	8,0	8,2
30	С 32(6)	6,9	9,0	8,7
31	С 33	8,5	4,8	6,0
32	С 34	8,0	8,9	8,0
33	С 35	7,0	7,9	6,8

продолжение табл. 4.2.5.1

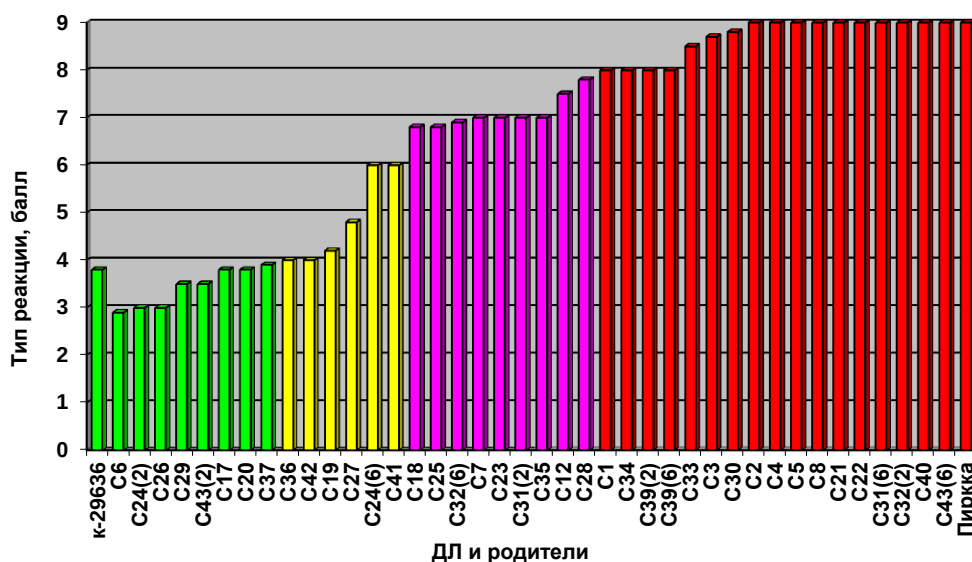
34	С 36	4,0	6,5	4,0
35	С 37	3,9	3,9	5,2
36	С 39(2)	8,0	8,0	8,0
37	С 39(6)	8,0	8,8	8,0
38	С 40	9,0	7,8	8,9
39	С 41	6,0	3,8	3,2
40	С 42	4,0	3,0	3,0
41	С 43(2)	3,5	3,9	3,2
42	С 43(6)	9,0	8,3	8,9
Родители:	Пиркка (P1)	9,0	8,8	8,6
	Aidas (P2)	3,8	3,0	3,0

Расщепление по устойчивости к трем изолятам *C. sativus* соответствовало теоретически ожидаемому 1 : 1, то есть моногенному контролю признака (табл. 4.2.5.2). Подавляющее большинство линий проявили одинаковый уровень устойчивости при заражении тремя изолятами различного происхождения.

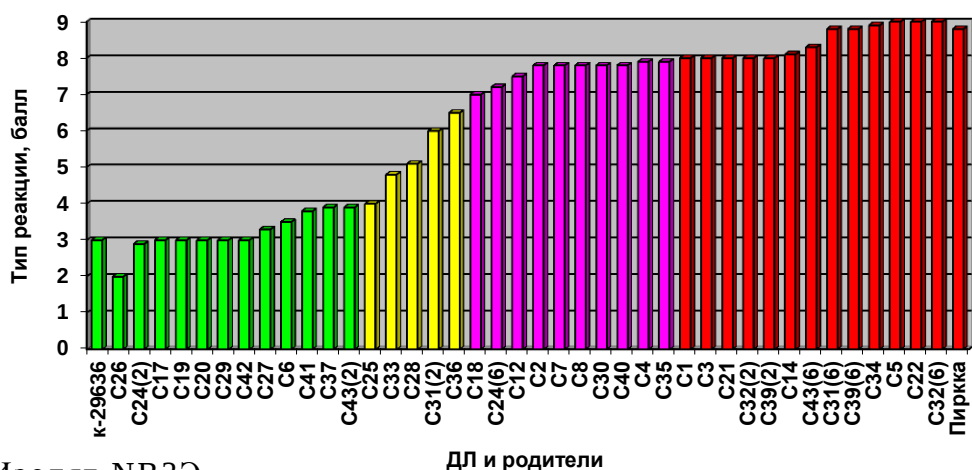
Контрастные типы реакций родительских компонентов скрещивания к использованным изолятам *C. sativus* и промежуточный тип реакции у примерно трети ДЛ, что хорошо видно на рис. 4.2.5.1 свидетельствует об участии в паразит-хозяинных отношениях «малых» генов устойчивости. Для многих патосистем злаковые – гемибiotрофные патогены и, в том числе, ячмень – *C. sativus* было показано наличие нескольких QTL, которые, наряду с «главными» генами контролируют устойчивость к патогену (Bovil et al., 2010).

По-видимому, контрастные реакции устойчивости и восприимчивости являются показателем наличия или отсутствия «главного» гена(ов), тогда как промежуточный тип реакции детерминируется малыми генами (QTL) при отсутствии «главных» генов.

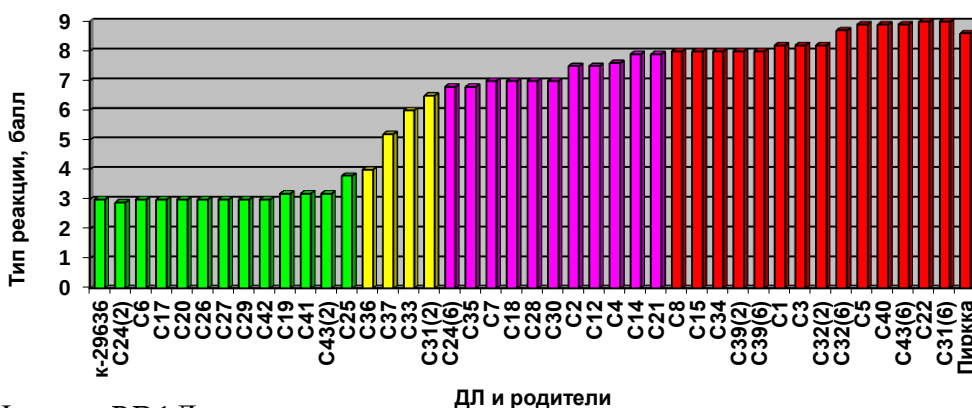
На рис.4.2.5.1 показано распределение по устойчивости ДЛ комбинации «С» к трем изолятам возбудителя.



Изолят LB1M



Изолят NB3Э



Изолят RB1Д

Рис. 4.2.5.1. Реакции проростков ДЛ и родителей к темно-бурой пятнистости в комбинации скрещивания «С» при инокуляции различными изолятами *Cochliobolus sativus*

Условные обозначения:

- | | |
|--|---|
| - устойчивые; | - средневосприимчивые; |
| - среднеустойчивые; | - восприимчивые |

На диаграммах (рис. 4.2.5.1.) видно, что внутри популяции ДЛ комбинации скрещивания «С» преобладает класс восприимчивых ДЛ (сиреневый и красный цвет).

Таблица 4.2.5.2. Расщепление по устойчивости растений в фазе проростков к различным изолятам *C. sativus* в популяции ДЛ «С»

Изолят	Тип реакции родителей		Число линий		Теоретически ожидаемое расщепление	χ^2	Р
	Пиркка (В)	Aidas (У)	У	В			
LB1M	9,0	3,8	14	26	1:1	3,6	0,05
NB3Э	8,8	3,0	17	23	1:1	0,9	0,50
PB1Д	8,6	3,0	16	25	1:1	1,98	0,20

$P > 0,05$ при $\chi^2 < 3,84$

В таблице 4.2.5.3 представлена оценка взрослых растений ДЛ к возбудителю темно-бурой пятнистости.

Таблица 4.2.5.3. Характеристика устойчивости взрослых растений ДЛ к изолятам *Cochliobolus sativus* комбинации скрещивания «С»

№ п/п	ДЛ	Тип реакции на заражение <i>C. sativus</i> , средний балл по трем повторностям (по шкале Фетча, Стеффенсона, 1999)	
		LB8M	PB1Д
1	С 1	8,0	8,0
2	С 2	6,5	6,5
3	С 3	7,8	7,8
4	С 4	7,8	7,8
5	С 5	8,0	8,0
6	С 6	4,0	5,0
7	С 7	6,5	6,5
8	С 8	7,2	8,0
9	С 12	8,0	7,8
10	С 14	7,8	7,9

продолжение табл. 4.2.5.3

11	C 15	6,0	6,5
12	C 17	4,8	6,0
13	C 18	8,0	8,0
14	C 19	3,8	3,8
15	C 20	8,0	8,0
16	C 21	8,0	8,0
17	C 22	8,0	8,0
18	C 23	8,0	8,0
19	C 24(2)	3,8	3,8
20	C 24(6)	7,2	7,8
21	C 25	4,0	6,0
22	C 26	3,8	3,9
23	C 27	3,2	3,8
24	C 28	8,0	8,0
25	C 29	-	7,8
26	C 30	7,8	7,8
27	C 31(2)	6,5	6,0
28	C 31(6)	8,0	8,0
29	C 32(2)	7,2	6,9
30	C 32(6)	7,8	8,0
31	C 33	6,0	6,0
32	C 34	8,0	7,8
33	C 35	7,8	7,9
34	C 36	6,5	6,0
35	C 37	6,0	6,0
36	C 39(2)	8,0	8,0
37	C 39(6)	8,0	8,0
38	C 40	8,0	8,0
39	C 41	3,8	3,0
40	C 42	3,9	3,8
41	C 43(2)	3,9	3,9
42	C 43(6)	8,0	8,0
Родители:	Пиркка (P1)	8,0	8,0
	Aidas (P2)	3,9	3,8

Таблица 4.2.5.4. Расщепление по устойчивости взрослых растений к изолятам *C. sativus* в популяции ДЛ «С»

Изолят	Тип реакции родителей		Число линий		Теоретически ожидаемое расщепление	χ^2	Р
	Пиррка (В)	Aidas (У)	У	В			
LB8M	8,0	3,9	17	24	1:1	1,20	0,25
PB1Д	8,0	3,8	17	25	1:1	1,52	0,20

$P > 0,05$ при $\chi^2 < 3,84$

Оценка устойчивости взрослых растений комбинации «С» показала полное соответствие типов реакции ДЛ к двум изолятам возбудителя темно-бурой пятнистости (табл. 4.2.5.5). Расщепление по устойчивости, также как и в стадии проростков, было моногенным (табл. 4.2.5.4).

Сравнение типов реакции проростков и взрослых растений ДЛ комбинации «С» показало, что большинство линий, отнесенных к классу устойчивых в проростках, были устойчивы и в фазе взрослых растений. Только 2 ДЛ С20 и С29 были устойчивы в фазе проростков и восприимчивы в фазе флаг-листа. Возможно, это связано с погрешностью эксперимента.

Таким образом, по-видимому, один и тот же ген детерминирует устойчивость проростков и взрослых растений у сорта Aidas.

Выделенные по устойчивости ДЛ могут быть использованы в качестве исходного материала для селекции.

Таблица 4.2.5.5. Характеристика устойчивости проростков и взрослых растений к возбудителю темно-бурой пятнистости в комбинации скрещивания «С»

№п/п	ДЛ	Тип реакции на заражение <i>C. sativus</i> - изолят РВ1Д (по шкале Фетча, Стеффенсона, 1999)			
		проростков	характеристика устойчивости	взрослых растений	характеристика устойчивости
1	С1	8,2	В	8,0	В
2	С2	7,5	В	6,9	В
3	С3	8,2	В	7,8	В
4	С4	7,6	В	7,8	В
5	С5	8,9	В	8,0	В
6	С6	3,0	У	5,0	У
7	С7	7,0	В	6,5	У
8	С8	8,0	В	8,0	В
9	С12	7,5	В	7,8	В
10	С14	7,9	В	7,9	В
11	С15	8,0	В	6,5	У
12	С17	3,0	У	6,0	У
13	С18	7,0	В	8,0	В
14	С19	3,2	У	3,8	У
15	С20	3,0	У	8,0	В
16	С21	7,9	В	8,0	В
17	С22	9,0	В	8,0	В
18	С23	-		8,0	В
19	С24(2)	2,9	У	3,8	У
20	С24(6)	6,8	В	7,8	В
21	С25	3,8	У	6,0	У
22	С26	3,0	У	3,9	У
23	С27	3,0	У	3,8	У
24	С28	7,0	В	8,0	В
25	С29	3,0	У	7,8	В
26	С30	7,0	В	7,8	В
27	С31(2)	6,5	У	6,0	У
28	С31(6)	9,0	В	8,0	В
29	С32(2)	8,2	В	6,5	У
30	С32(6)	8,7	В	8,0	В
31	С33	6,0	У	6,0	У
32	С34	8,0	В	7,8	В
33	С35	6,8	В	7,9	В
34	С36	4,0	У	6,0	У
35	С37	5,2	У	6,0	У

продолжение табл. 4.2.5.5

36	C39(2)	8,0	B	8,0	B
37	C39(6)	8,0	B	8,0	B
38	C40	8,9	B	8,0	B
39	C41	3,2	Y	3,0	Y
40	C42	3,0	Y	3,8	Y
41	C43(2)	3,2	Y	3,9	Y
42	C43(6)	8,9	B	8,0	B
Родители:	Пиркка (P1)	8,6	B	8,0	B
	Aidas (P2)	3,0	Y	3,8	Y

Условные обозначения: **Y** – устойчивость, **B** – восприимчивость.

4.2.6. Оценка ювенильной и взрослой устойчивости ДЛ к возбудителю сетчатой пятнистости в комбинации скрещивания «F» (к-20019 х CI 739)

В комбинации «F» оба родителя отличались расоспецифической устойчивостью к возбудителю сетчатой пятнистости. Однако в потомстве из 8 ДЛ одна линия отличалась восприимчивостью к 9 изученным изолятам (F9) и две (F1и F3) были более восприимчивы, чем родители (табл.4.2.6.1). Незначительная выборка анализируемых линий не позволяет нам сделать вывод о характере генных взаимодействий, но не исключена супрессия признака при объединении генов устойчивости образцов к-20019 и CI 739.

Оценка устойчивости флаг-листа и проростков при инокуляции изолятом L5 показала одинаковые результаты (табл.4.2.6.2).

Таблица 4.2.6.1. Характеристика ювенильной устойчивости ДЛ к *P. teres f. teres* в комбинации скрещивания «F» в лабораторных условиях

№п/п	ДЛ	Тип реакции к изолятам <i>P. teres f.teres</i> , средний балл по трем повторностям (по шкале Афанасенко, 1977)								
		L5	L9	L11	A5	N10	Bel7	Bel23	Sw13.2	Can15
1	F 1	2,5	2,4	2,5	2,8	2,4	2,3	2,3	2,3	2,3
2	F 3	2,0	2,5	2,5	2,5	2,5	1,8	2,5	2,3	2,5
3	F 4	2,0	2,0	2,0	1,8	2,0	2,0	2,1	2,0	2,0
4	F 5	2,5	2,0	2,5	2,3	1,9	2,3	2,1	2,1	2,1
5	F 6	2,0	2,0	2,0	2,0	2,0	2,0	2,1	2,0	2,0
6	F 7	2,0	2,0	2,0	2,0	2,4	2,0	2,0	2,0	2,0
7	F 8	2,2	2,5	2,2	2,2	2,5	2,2	2,5	2,5	2,5
8	F 9	2,7	2,5	2,5	2,8	2,8	2,5	2,5	2,8	2,5
Родители:	к-20019 (P1)	2,0	2,0	2,0	2,0	2,5	2,0	2,0	2,0	1,9
	CI 739 (P2)	2,0	2,0	2,2	2,0	2,5	2,0	2,0	2,0	2,0

Таблица 4.2.6.2. Характеристика устойчивости взрослых растений к сетчатой пятнистости в комбинации скрещивания «F» при использовании метода микрокамер и проростков при использовании капельного метода

№п/п	ДЛ	Тип реакции на заражение <i>P. teres f. teres</i> , изолят – L5, средний балл по трем повторностям (по шкале Афанасенко, 1977)	
		флаг-листа (метод микрокамер)	проростков (капельный метод)
1	F 1	1,8	2,5
2	F 3	2,5	2,0
3	F 4	2,1	2,0
4	F 5	2,0	2,5
5	F 6	2,0	2,0
6	F 7	2,2	2,0
7	F 8	1,5	2,2
8	F 9	2,5	2,7
Родители:	к-20019 (P1)	2,0	2,0
	CI 739 (P2)	1,8	2,0

4.2.7. Оценка ювенильной и взрослой устойчивости ДЛ к возбудителю сетчатой пятнистости в комбинации скрещивания «Н» (к-20019 x CI 4207)

Родительские компоненты скрещивания «Н» отличаются расоспецифической устойчивостью к возбудителю сетчатой пятнистости. По результатам фитопатологического теста они имеют различные гены устойчивости. Анализ данных многолетних исследований популяций *P. teres* свидетельствует, что в природных популяциях патогена из 764 изученных изолятов 26,7% вирулентны к образцу к-20019 и 19,0% вирулентны к CI 4207. Изоляты, вирулентные одновременно к обоим образцам, встречаются с частотой 2,9%. Целесообразность объединения генов устойчивости этих образцов была показана ранее (Афанасенко и др., 2010). Все 4 ДЛ были устойчивы к девяти изолятам *P. teres* f. *teres*. Линии Н3 и Н4 отличались более высокой устойчивостью ко всем испытанным изолятам, что позволяет предположить объединение в этих линиях генетических факторов устойчивости обоих родителей.

Все линии были устойчивы и в фазе флаг-листа (табл.4.2.7.1 и 4.2.7.2). Эти линии представляют несомненный интерес для селекции устойчивых сортов.

**Таблица 4.2.7.1. Характеристика ювенильной устойчивости ДЛ
в комбинации скрещивания «Н» (к-20019 х CI 4207)
к *P. teres f. teres* в лабораторных условиях**

№п/п	ДЛ	Тип реакции к изолятам <i>P. teres f. teres</i> , средний балл по трем повторностям (по шкале Афанасенко, 1977)								
		L5	L9	L11	A5	N10	Bel7	Bel23	Sw13.2	Can15
1	Н 1	2,0	2,1	2,0	2,0	2,0	2,0	2,0	2,3	2,0
2	Н 2	2,0	2,0	2,0	2,0	2,0	2,1	2,0	2,0	2,0
3	Н 3	1,7	1,8	1,9	1,8	1,8	1,8	1,8	2,1	1,8
4	Н 4	1,5	2,0	2,0	1,4	1,9	1,9	1,9	2,0	2,0
Родители:	к-20019 (P1)	2,0	2,0	2,0	2,0	2,5	2,0	2,0	2,5	1,9
	CI4207 (P2)	2,0	2,0	2,3	2,1	2,1	2,1	2,0	2,3	2,0

**Таблица 4.2.7.2. Характеристика устойчивости ДЛ
к сетчатой пятнистости в комбинации скрещивания «Н»
по реакции флаг-листа взрослых растений и реакции
проростков на заражение *P. teres f. teres***

№п/п	ДЛ	Тип реакции на заражение <i>P. teres f. teres</i> , изолят L5 (по шкале Афанасенко, 1977)	
		проростков	флаг-листа
	Н 1	2,0	2,0
	Н 2	2,0	1,5
	Н 3	1,7	2,0
	Н 4	1,5	1,0
Родители:	к-20019 (P1)	2,0	2,1
	CI4207 (P2)	2,0	2,1

4.2.8. Полевая оценка устойчивости ДЛ к пятнистостям по всем полученным комбинациям скрещиваниям

Дигаплоидные линии ячменя, отобранные по устойчивости к возбудителям сетчатой и темно-бурой пятнистостям в лаборатории, были оценены в условиях опытных полей ВИЗР (2009-2010 гг.) и ЛНИИСХ (2011-2013 гг.) на естественном инфекционном фоне в фазу молочной и молочно-восковой спелости зерна.

В годы исследований на опытных полях ВИЗР и ЛНИИСХ погодные условия благоприятствовали развитию на ячмене как сетчатой, так и темно-бурой пятнистостей. Развитие данных болезней на восприимчивом сорте-стандарте Пиркка достигало 20-40%. Несмотря на это и родительские компоненты скрещиваний, и ДЛ были слабо поражены пятнистостями (табл. 4.2.8.1 и табл. 10 Приложение).

Таблица 4.2.8.1. Развитие пятнистостей ячменя на родителях ДЛ на опытном поле ВИЗР (естественный инфекционный фон)

Родитель	Развитие болезни, %			
	сетчатая пятнистость		темно-бурая пятнистость	
	2009г.	2010г.	2009г.	2010г.
к-23874	0	0	10	10
к-20019	1	0	5	10
Зерноградский 813	10	5-10	0	5
Aidas	10	5	0	5
Ранний 1	0	0	10	5-10
CI 739	10	0	10	10-15
CI 4207	3	0	10	10
Пиркка	30-40	20-30	30	40

Следует отметить, что в 2009 году на коллекционных посевах ячменя ВИЗР было зафиксировано эпифитотийное развитие стеблевой ржавчины. Практически все изучаемые нами ДЛ ячменя были поражены данным патогеном.

На опытном поле ЛНИИСХ (2011 г.) развитие пятнистостей на сортах-стандартах Суздалец и Ленинградский не превышало 10-15%. По наблюдениям в течение 3-х лет (2008-2010 г.г.) отмечено, что сорт Ленинградский в благоприятные для развития болезней годы поражается пятнистостями не более чем на 15-20%, в отличие от сорта Суздалец, пораженность которого может достигать 30-60%. В связи с незначительным развитием сетчатой пятнистости на опытных делянках ЛНИИСХ не представилось возможным провести объективную оценку устойчивости. Из 62 оцененных линий только у девяти: A14, B6, B181, G48, D1, D3, D5, D6 и H1, были отмечены единичные пятна *P. teres* (до 1-3%).

В 2011 г. было зафиксировано сильное поражение коллекционных посевов ячменя мучнистой росой, в том числе и изучаемых ДЛ линий. Так, до 30-60% развития мучнистой росы было отмечено на линиях A7, B28, B40, B87, B91, B122, C27, G30, G31, D3, E1 и F1. До 20% были поражены линии A10, A14, A59, B7, B133, D4, F6 и F8. Также на коллекционном материале отмечено сильное развитие стеблевой ржавчины. Сильно восприимчивыми к ней были линии A2, B24, E1, F1, F7 и H4.

Все полученные данные полевых учетов за годы исследований представлены в таблице 10 Приложения.

4.2.8.1. Оценка дигаплоидных линий ячменя по хозяйственно-ценным признакам

62 дигаплоидные линии ячменя, отобранные по результатам лабораторных и полевых оценок на базе ВИЗР, были переданы в

ЛНИИСХ для оценки хозяйственно-ценных признаков (табл. 4.2.8.1.1), которая также включает в себя оценку устойчивости к болезням. В этот набор были включены ДЛ отличающиеся, прежде всего, групповой устойчивостью к возбудителям сетчатой и темно-бурой пятнистостей (комбинация «В») и линии, устойчивые, как в проростках, так и в фазе флаг-листа.

Таблица 4.2.8.1.1. Характеристика устойчивости родительских компонентов и количество изученных по хозяйственно-ценным признакам ДЛ

Дигиплоидная популяция ячменя	Реакция родителей (балл поражения по шкале Текауза (1985) для сетчатой пятнистости, по шкале Фетча, Стеффенсона (1999) для темно-бурой пятнистости) к возбудителю								Кол-во линий для анализа
	сетчатой пятнистости				темно-бурой пятнистости				
	P1		P2		P1		P2		
	проростки	флаг-лист	проростки	флаг-лист	проростки	флаг-лист	проростки	флаг-лист	
Пиркка (P1) x к-23874 (P2) «A»	9,0(B)	8,9(B)	1,5(Y)	1,5(Y)	8,9(B)	8,0(B)	8,0(B)	8,0(B)	7
Зерноградский 813 (P1) x Ранний 1 (P2) «B»	7,8(B)	8,0(B)	2,3(Y)	3,0(Y)	3,0(Y)	2,3(Y)	8,0(B)	8,0(B)	25
Пиркка (P1) x Aidas (P2) «C»	9,0(B)	8,9(B)	7,8(B)	7,6(B)	8,9(B)	8,0(B)	3,8(Y)	3,8(Y)	5
Пиркка (P1) x Зерноградский 813 (P2) «D»	9,0(B)	8,9(B)	7,8(B)	7,8(B)	8,9(B)	8,0(B)	3,0(Y)	3,0(Y)	7
Ранний 1(P1) x Пиркка (P2) «E»	2,3(Y)	3,0(Y)	8,0(B)	8,9(B)	8,0(B)	8,0(B)	8,9(B)	8,0(B)	5
к-20019 (P1) x CI 739 (P2) «F»	3,0(Y)	3,2(Y)	2,0(Y)	2,0(Y)	8,0(B)	8,0(B)	7,8(B)	7,6(B)	6
Зерноградский 813 (P1) x Пиркка (P2) «G»	7,8(B)	8,0(B)	9,0(B)	8,9(B)	3,0(Y)	3,0(Y)	8,9(B)	8,0(B)	4
к-20019 (P1) x CI 4207 (P2) «H»	3,0(Y)	3,2(Y)	3,0(Y)	3,0(Y)	8,0(B)	8,0(B)	7,6(B)	7,5(B)	3

Условные обозначения: У – устойчивость, В - восприимчивость

В лаборатории селекции зерновых яровых культур ЛенНИИСХ сделан анализ структуры урожая, определены основные хозяйственно-биологические признаки, от которых зависит урожайность ячменя: высота растений, продуктивная кустистость, длина колоса, число и масса зерна главного колоса, масса зерна с растения. Полученные данные представлены в таблице 4.2.8.1.2.

В 2011г. начало вегетации складывалось благоприятно для растений ярового ячменя. Средняя температура воздуха была +10°C, достаточное количество осадков, выпавших в III декаду мая, способствовало формированию развитой корневой системы и хорошей кустистости.

Жаркая и сухая погода июня и июля отрицательно сказалась на формировании генеративных органов, цветении и наливе зерна ячменя, что отразилось на продуктивности растений и привело к череззернице и мелкозерности.

Восковая спелость у изучаемых линий отмечена в конце июля - начале августа.

Жаркое и сухое лето 2011 г. обусловило некоторое ингибирование процессов роста ячменя.

Таблица 4.2.8.1.2. Структурный анализ урожая дигаплоидных линий гибридных комбинаций (2011г.)

№ пп	Сорта-стандарты (St) Дигаплоидные линии	Рядность	Высота растений, см	Длина колоса, см	Продуктивная кустистость, шт.	Число зерен в колосе, шт.	Масса зерна с колоса, г	Масса зерна с растения, г	Вегетационный период, дней	Устойчивость к сетчатой пятнистости			Устойчивость к темно-бурой пятнистости		
										проростки (балл поражения по шкале Такауэ, 1985)	взрослые растения (балл поражения по шкале Такауэ, 1985)	Развитие болезни в поле, %	проростки (балл поражения по шкале Фетча, Стеффенсона, 1999)	взрослые растения (балл поражения по шкале Фетча, Стеффенсона, 1999)	Развитие болезни в поле, %
	St Ленинградский, pallidum	6	78.0	5.0	3.0	42.0	1.6	3.9	68	-	-	5	-	-	10-15
	St Суздалец, nutans	2	68.0	8.0	5.0	24.0	1.3	5.7	80	-	-	1	-	-	5-10
Гибридная комбинация «А» (Пиркка х к-23874)															
1	A 2	6	53.0	5.0	4.0	28.0	1.0	2.1	83	2.0	3.0	0	-	-	3
2	A 7	6	39.0	4.0	1.0	10.0	0.2	0.2	80	1.0	2.0	0	-	-	1
3	A 10	6	57.0	5.0	4.0	27.0	1.2	3.4	79	4.0	4.0	0	-	-	1
4	A 14	6	70.0	8.0	5.0	41.0	1.4	4.3	80	1.7	3.0	0	-	-	1
5	A 36	6	67.0	7.0	4.0	42.0	1.3	3.9	79	4.0	4.8	1	-	-	1
6	A 39	6	68.0	6.0	5.0	33.0	2.0	5.1	82	2.8	1.5	0	-	-	1
7	A 59	6	53.0	5.0	3.0	44.0	1.3	3.0	79	1.8	-	0	-	-	1

продолжение табл. 4.2.8.1.2

Гибридная комбинация «В» (Зерноградский 813 х Ранний 1)															
8	В 6	2	60.0	6.0	4.0	17.0	1.0	3.1	78	3.5	2.6	3	7.0	7.5	1
9	В 7 *	2	67.0	8.0	3.0	23.0	1.0	1.8	78	2.8	5.0	1	3.0	2.0	3
10	В 19	2	71.0	8.0	5.0	19.0	1.0	2.6	79	6.5	4.3	1	-	3.0	1
11	В 28	2	69.0	6.0	3.0	20.0	1.0	2.8	80	4.7	5.0	0	6.0	3.0	3
12	В 31	2	82.0	8.0	5.0	22.0	1.1	4.2	78	4.4	5.5	0	6.0	7.5	5
13	В 32 *	2	65.0	7.0	5.0	19.0	1.1	3.2	78	4.3	3.0	0	5.0	3.1	1
14	В 33	2	83.0	7.0	6.0	19.0	1.0	4.6	77	5.0	5.7	0	2.5	3.0	5
15	В 39	2	70.0	7.0	6.0	21.0	1.0	4.8	77	3.8	5.0	0	-	7.0	3
16	В 40	2	33.0	5.0	2.0	8.0	0.3	0.5	83	2.6	5.0	0	4.0	5.2	5
17	В 48 *	2	78.0	9.0	3.0	29.0	1.6	3.2	77	4.0	1.5	0	3.2	2.8	3
18	В 50	2	80.0	7.0	3.0	21.0	1.3	3.0	78	2.7	5.0	0	-	5.0	3
19	В 64	2	57.0	4.0	4.0	15.0	0.6	2.1	77	4.1	2.0	0	6.3	5.5	5-10
20	В 87	2	69.0	6.0	4.0	21.0	1.1	3.8	77	3.8	4.0	0	6.0	4.0	5-10
21	В 91	2	63.0	6.0	3.0	21.0	1.0	2.6	78	5.2	3.3	0	4.8	3.0	5
22	В 103	2	70.0	6.0	4.0	18.0	1.0	3.2	78	3.3	3.0	0	6.8	7.0	3

продолжение табл. 4.2.8.1.2

23	B 122	2	65.0	6.0	5.0	21.0	1.4	5.2	78	4.5	3.0	0	7.3	8.0	5
24	B 124	2	50.0	6.0	2.0	10.0	0.6	0.9	79	2.0	3.5	0	4.0	5.0	1
25	B 133	2	72.0	8.0	5.0	19.0	1.2	4.0	79	4.0	3.8	0	-	6.5	1
26	B 142	2	73.0	9.0	5.0	22.0	1.4	6.2	79	3.8	2.7	0	5.6	5.0	5
27	B 152 *	2	67.0	6.0	5.0	19.0	1.0	3.7	79	2.0	4.0	0	5.0	4.0	3
28	B 154 *	2	72.0	6.0	3.0	18.0	1.0	2.9	75	2.0	1.8	0	4.5	3.0	3
29	B 181 *	2	62.0	7.0	4.0	22.0	1.0	3.7	78	4.0	4.0	3	4.0	3.8	3
30	B 190 *	2	50.0	5.0	2.0	8.0	0.5	0.8	78	2.1	2.5	0	5.0	4.0	1
31	B 200	2	59.0	6.0	4.0	17.0	0.8	2.1	77	3.9	2.1	0	6.0	6.0	1
32	B 203	2	63.0	7.0	5.0	21.0	1.1	4.3	78	2.2	-	0	7.0	7.0	3
Гибридная комбинация «С» (Пиркка x Aidas)															
33	C 24	6	61.0	7.0	3.0	39.0	1.1	3.1	81	-	-	0	2.9	3.8	1
34	C 26	2	70.0	8.0	4.0	20.0	1.2	3.9	80	-	-	0	3.0	3.9	1
35	C 27	2	38.0	6.0	1.0	20.0	0.4	0.4	79	-	-	0	3.0	3.8	0
36	C 41	6	71.0	7.0	3.0	38.0	1.6	4.7	79	-	-	0	3.2	3.0	1
37	C 43	6	68.0	8.0	5.0	38.0	1.6	5.8	77	-	-	0	3.2	3.9	1

продолжение табл. 4.2.8.1.2

Гибридная комбинация «G» (Зерноградский 813 x Пиркка)															
38	G 19	2	72.0	8.0	6.0	24.0	1.3	6.4	76	-	-	0	5.0	4.7	3
39	G 30	2	30.0	5.0	1.0	8.0	0.3	0.3	79	-	-	0	6.0	4.7	0
40	G 31	6	61.0	8.0	2.0	46.0	2.0	3.0	79	-	-	0	5.0	4.7	1
41	G 48	6	67.0	7.0	5.0	51.0	1.1	4.6	76	-	-	1	3.8	4.0	1
Гибридная комбинация «D» (Пиркка x Зерноградский 813)															
42	D 1	6	63.0	9.0	4.0	58.0	1.9	4.8	77	-	-	1	4.0	3.9	1
43	D 2	6	31.0	4.0	1.0	6.0	0.3	0.3	78	-	-	0	3.8	4.0	0
44	D 3	6	62.0	9.0	2.0	42.0	1.7	3.1	78	-	-	3	6.8	6.0	1
45	D 4	2	71.0	10.0	3.0	25.0	1.4	3.3	80	-	-	0	3.8	3.8	1
46	D 5	2	75.0	8.0	6.0	21.0	1.3	6.0	77	-	-	3	6.0	4.7	3
47	D 6	2	62.0	8.0	3.0	22.0	1.3	3.0	78	-	-	3	8.5	4.7	3
48	D 8	6	61.0	6.0	3.0	48.0	1.6	3.8	79	-	-	0	6.6	8.0	3
Гибридная комбинация «E» (Ранний 1 x Пиркка)															
49	E 1	2	82.0	8.0	4.0	25.0	1.2	4.6	76	2.3**	1.0**	0	-	-	3
50	E 3	2	68.0	6.0	4.0	16.0	0.9	2.8	76	2.3**	2.0**	0	-	-	3

продолжение табл. 4.2.8.1.2

51	Е 5	2	74.0	6.0	3.0	21.0	1.0	1.9	76	1.9**	1.9**	0	-	-	1
52	Е 6	2	81.0	7.0	4.0	20.0	1.1	2.6	77	2.0**	1.0**	0	-	-	3
53	Е 9	2	70.0	9.0	5.0	26.0	1.3	5.0	77	2.5**	2.5**	0	-	-	3
Гибридная комбинация «F» (к-20019 хСІ 739)															
54	F 1	2	67.0	6.0	3.0	22.0	1.6	2.8	76	2.5**	1.8**	0	-	-	1-3
55	F 5	2	62.0	6.0	3.0	21.0	0.9	1.8	76	2.5**	2.0**	0	-	-	3
56	F 6	6	57.0	6.0	3.0	34.0	1.0	2.7	77	2.0**	2.0**	0	-	-	3
57	F 7	2	65.0	4.0	4.0	15.0	0.8	1.8	77	2.0**	2.2**	0	-	-	1
58	F 8	2	56.0	5.0	4.0	15.0	0.9	2.1	77	2.2**	1.5**	0	-	-	1
59	F 9	2	50.0	6.0	4.0	21.0	1.0	2.9	78	2.7**	2.5**	0	-	-	3
Гибридная комбинация «H» (к-20019 хСІ 4207)															
60	H 1	2	49.0	3.0	2.0	16.0	0.9	1.8	77	2.0**	2.0**	1	-	-	3
61	H 3	2	52.0	8.0	2.0	10.0	0.8	1.2	83	1.7**	2.0**	0	-	-	3
62	H 4	2	56.0	5.1	4.0	17.0	1.0	2.8	78	1.5**	1.0**	1	-	-	3

* - линии с групповой устойчивостью

** - балл поражения по шкале Афанасенко, 1977

По высоте растений большинство изучаемых линий **шестирядного ячменя** отнесены к группе очень низких (41-60 см) и низкорослых (61-70 см). Линии А7, С27 (менее 41 см) вошли в группу карликовых. Стандарт Ленинградский имел высоту 78 см.

Большинство изучаемых линий **двурядного ячменя** отнесены к группе низкорослых (61-70 см) и средненизких (71-80 см). Линии В40, G30 и D2 (менее 41 см) относились к группе карликовых растений. Стандарт Суздалец (68 см) - к низкорослой группе.

В Северо-Западном регионе одним из ведущих признаков, определяющих урожайность ячменя, является продуктивная кустистость. У большинства изученных линий отмечено сильное (3.0-4.0 шт.) и очень сильное (более 4.0 шт.) продуктивное кущение. Среди линий шестирядного ячменя по этому признаку выделялись линии А2, А10, А36, А14, А39, полученные из гибридной комбинации Пиркка × к-23874, линии С43, в комбинации скрещивания Пиркка х Aidas, G48 (Зерноградский 813 х Пиркка) и D1 (Пиркка х Зерноградский 813). Они сформировали 4-5 продуктивных стеблей (у стандартного сорта Ленинградский - 3.0 стебля). Кустистость линии А59, С24, С41 и, D8 была на уровне стандарта (табл. 4.2.8.1.2.).

Двурядный ячмень отличался большей интенсивностью кущения. По этому показателю превысили Суздалец (5.0 продуктивных стеблей) линии, полученные из гибридной комбинации «В» скрещивания (Зерноградский 813 х Ранний 1), В33, В39, В142, G19 и D5 - 6.0 продуктивных стеблей на растение. Не отличались от стандарта линии В19, В31, В32, В122, В133, В142, В152, D203 и E9.

Длина колоса - один из важных элементов структуры урожая зерновых культур. Все изучаемые линии имели короткий (5.1-7 см)

или средний (7.1-10 см) колос. Среди линий шестирядного ячменя по длине колоса превысили короткоколосый сорт Ленинградский (длина колоса 5 см) семь линий: A33, C24, G48- 7 см; A14, G31- 8 см и D1, D3- 9 см. Более длинным колосом характеризовались также линии: B48, B142, E9 - 9 см и D4 - 10 см, превывсившие по этому признаку сорт Суздалец (8 см).

Число зерен в колосе во многом определяет продуктивность растений ячменя, а, значит, и урожайность сорта. В условиях дефицита влаги и повышенного температурного фона 2011 г. проявилась череззерница, линии ячменя имели низкие или средние показатели по данному признаку. По числу зерен в колосе превысили сорт Ленинградский (42 зерна в главном колосе) линии шестирядного ячменя: A59- 44 шт., G31- 46 шт., D8- 48 шт., G48-51 шт. Самый озерненный колос отмечен у линии D1 - 58 зерен в главном колосе.

Среди линий двурядного ячменя выделены 4 линии: B48 - 29 шт., E1, D4- 25 шт., E9-26 шт. У стандартного сорта Суздалец число зерен в колосе было 24 шт.

Условия жаркой и сухой погоды в период формирования и налива зерна отрицательно сказались на ведущем признаке продуктивности ярового ячменя - массе зерна с главного колоса. Особенно пострадали линии шестирядного ячменя. Они имели, в основном, очень малую (менее 1 г) и малую массу зерна колоса (1.2-1.8 г).

Более продуктивный колос, чем у стандарта Ленинградский (1.6 г) отмечен у линий A39, G31- 2.0 г, D1-1.9 г. Линии двурядного ячменя сформировали, в основном, среднюю массу зерна колоса (1.1-1.4 г). Более продуктивным колосом по

отношению к стандартному сорту Суздалец (1.3 г) отличались линии В48, С43- 1.6 г, В122- 1.4 г (гибридная комбинация Зерноградский 813 х Ранний 1), а также линии D4- 1.4 г и F1- 1.6 г.

По важнейшему признаку "масса зерна с растения" выделено 5 линий шестирядного ячменя, превысивших стандартный сорт Ленинградский (масса зерна 3.9 г). Это линии А14- 4.3 г, А39- 5.1 г, С41- 4.7 г, G48- 4.6 г, D1- 4.8 г. Линии двурядного ячменя в 2011 году были более продуктивными, что связано с большей продуктивной кустистостью и формированием у ряда линий более полновесного колоса, крупного зерна. Выделились по данному признаку 3 линии ячменя: В142- 6.2 г, G19- 6.4 г, D5- 6.0 г, у Суздальца масса зерна с растения была 5.7 г.

Для Северо-Запада России важнейшим признаком, во многом определяющим ценность селекционного материала ячменя является продолжительность вегетационного периода. Создание скороспелых сортов ярового ячменя для почвенно-климатических условий региона определено как приоритетное направление селекционной работы (Лоскутов и др., 2007). Изучаемые 62 линии различались по продолжительности вегетации (76-83 дня), что не позволяет отнести их в одну группу с сортом Ленинградский, у которого вегетационный период составил 68 дней, однако отмечены линии с более коротким периодом вегетации, чем у сорта Суздалец. Это линии В154, G48, Е1, Е3, Е5, F1 и F5. Их вегетационный период составил 75-76 дней, у стандартного сорта Суздалец - 80 дней.

По итогам изучения 62 ДЛ ячменя по комплексу хозяйственно-биологических признаков выделено 9 линий, что составило 14.5% от проходивших полевую оценку. Линии

шестирядного ячменя А14, А39, С41, G48, D1 (табл.4.2.8.1.2) превосходят стандартный сорт Ленинградский по продуктивности растений, они более короткостебельные, выделяются по отдельным элементам структуры урожая (длина колоса, продуктивная кустистость, число зерен в колосе). Наиболее ценной является линия D1, которая отличается комплексом хозяйственно-биологических признаков (табл.4.2.8.1.3). Однако следует отметить, что все выделенные ДЛ линии созревают позже стандарта на 9-14 дней.

Таблица 4.2.8.1.3. Лучшие ДЛ, выделенные по хозяйственно-ценным признакам, урожай 2011г.

Линия	Высота растений, см	Длина колоса, см	Продуктивная кустистость, шт.	Число зёрен в колосе, шт.	Масса зерна с колоса, г	Масса зерна с растения, г	Вегетационный период, дней	Сетчатая пятнистость, %	Тёмно-бурая пятнистость, %
Шестирядные образцы									
St Ленинградский, pallidum	78.0	5.0	3.0	42.0	1.6	3.9	68	5	10-15
A 14	70.0	8.0	5.0	41.0	1.4	4.3	80	0	1
A 39	68.0	6.0	5.0	33.0	2.0	5.1	82	0	1
G 31	61.0	8.0	2.0	46.0	2.0	3.0	79	0	1
G 48	67.0	7.0	5.0	51.0	1.1	4.6	76	1	1
D 1	63.0	9.0	4.0	58.0	1.9	4.8	77	1	1
Двурядные образцы									
St Суздалец, nutans	68.0	8.0	5.0	24.0	1.3	5.7	80	1	5-10
B 48	78.0	9.0	3.0	29.0	1.6	3.2	77	0	3
B 142	73.0	9.0	5.0	22.0	1.4	6.2	79	0	5
D 4	71.0	10.0	3.0	25.0	1.4	3.3	80	0	1
E 9	70.0	9.0	5.0	26.0	1.3	5.0	77	0	3

Оценка проводилась по международному классификатору СЭВ рода *Hordeum* L. (подрод *Hordeum*), Ленинград. 1983г.

Среди линий двурядного ячменя по продуктивности растений выделяются линии В142, G19, D5, среди которых В142 превосходит сорт Суздалец по длине колоса, и массе зерна с колоса, а по продуктивной кустистости находится на уровне стандарта. Более коротким вегетационным периодом по сравнению со стандартом характеризуются ДЛ G19 и D5 (табл.4.2.8.1.2).

Таким образом, из созданных нами 341 ДЛ в восьми комбинациях скрещиваний отличаются устойчивостью к сетчатой пятнистости 65 ДЛ, 105 ДЛ к темно-бурой и 17 ДЛ с групповой устойчивостью к обоим патогенам. Все ДЛ, особенно с групповой устойчивостью являются исходным материалом для селекции ячменя на устойчивость к наиболее распространенным и вредоносным болезням ячменя, вызываемых возбудителями пятнистостей листьев. Выделенные по устойчивости и по хорошим агрономическим характеристикам в условиях Северо-Западного региона линии являются наиболее ценным исходным материалом для предбридинговой селекции. Все линии переданы для использования в селекционном процессе в ЛНИИСХ. Эти линии могут быть использованы в широком экологическом испытании в других регионах РФ.

Заключение

Возделывание сортов ячменя устойчивых к вредоносным болезням решает проблемы экологической безопасности и ресурсосбережения. Полученный с использованием удвоенных гаплоидов исходный материал шестирядного и двурядного ячменя с групповой устойчивостью и удовлетворительными хозяйственно-биологическими характеристиками позволит значительно сократить время селекции и повысить ее эффективность. Созданные дигаплоидные линии могут быть использованы в широких экологических испытаниях в различных агроклиматических зонах России. Полученный материал в виде дигаплоидных картирующих популяций от четырех комбинаций скрещиваний будет способствовать развитию принципиально нового для России направления по изучению структурной и функциональной организации генетических детерминант устойчивости к болезням в геноме ячменя.

Выводы

1. Из 176 сортов скандинавского происхождения выделены 23 сорта с групповой ювенильной устойчивостью к сетчатой и темно-бурой пятнистостям: Frost, Herta, Stallar, Ellinor, Welam Weibu (Швеция), Denso abed (Дания), Mojar (Норвегия), Rauto, Laari (Финляндия) и др. Эти сорта могут быть использованы в качестве исходного материала, как наиболее адаптированного к климатическим условиям Северо-Запада России.

2. Для создания исходного материала для селекции ячменя с групповой устойчивостью к возбудителям *P. teres f. teres* и *S. sativus* в комбинациях скрещиваний 7 источников устойчивости с продуктивными сортами получены 341 дигаплоидная линия, в том числе четыре дигаплоидные картирующие популяции от комбинаций скрещиваний Зерноградский 813 х Ранний 1 (178 линий), Пиркка х Aidas (42 линии), Зерноградский 813 х Пиркка (52 линии) и Пиркка х к-23874 (51 линия).

3. Эффективность регенерации в культуре пыльников *in vitro* у родительских форм ячменя была ниже, чем у гибридов F_1 . Не выявлено корреляции между интенсивностью каллусообразования и регенерационной способностью.

4. По эффективности регенерации изученные комбинации скрещиваний разделены на группы: высокая – 3,8 – 9,6 % растений-регенерантов от числа пассированных пыльников (Пиркка х Aidas, Пиркка х к-23874, к-20019 х CI 739 и Зерноградский 813 х Ранний 1); средняя – 1,3 – 3,0% (Пиркка х Зерноградский 813, к-20019 х CI 4207, Ранний 1 х Пиркка и Зерноградский 813 х Пиркка) и низкая – 0,1– 0,9% (Задонский 8 х Пастбишный, Оренбургский 15 х NDB112, Задонский 8 х Ingve, Оренбургский 15 х к-29709 и Ingve х Оренбургский 15).

Комбинации в каждой группе достоверно не различались по изучаемому признаку.

5. Выявлен моногенный характер наследования ювенильной устойчивости к 10 изолятам и взрослой устойчивости к одному изоляту *P. teres* f. *teres* у высокоустойчивого образца к-23874. Один и тот же ген детерминировал устойчивость проростков и взрослых растений.

6. Ювенильная устойчивость к различным изолятам возбудителя сетчатой пятнистости сорта Ранний 1 (дигаплоидная популяция Зерноградский 813 х Ранний 1) контролируется, как двумя комплементарными генами, так и «малыми» генами (QTL), устойчивость взрослых растений - двумя независимыми генами.

7. Устойчивость к различным изолятам возбудителя темно-бурой пятнистости сорта Зерноградский 813 (комбинации «В», «D» и «G») и сорта Aidas (комбинация «С») контролируется одним геном. Наличие большого числа линий с промежуточным типом реакции свидетельствует об участии «малых» генов в детерминации признака устойчивости к *C. sativus*. Одни и те же гены контролируют устойчивость к возбудителю темно-бурой пятнистости проростков и взрослых растений у сортов Зерноградский 813 и Aidas (комбинации «В», «С», «D» и «G»).

8. Создан исходный материал для селекции ячменя на устойчивость к пятнистостям листьев: 65 дигаплоидных линий гомозиготных по генам устойчивости к возбудителю сетчатой пятнистости, 105 – к возбудителю темно-бурой пятнистости и 17 линий - с групповой устойчивостью к обоим возбудителям.

9. По комплексу хозяйственно-биологических признаков (ювенильной и взрослой устойчивости, продуктивной кустистости, высоте растений, массе зерна с колоса и со всего растения) выделено 5 линий шестирядного ячменя, которые превосходят

стандартный сорт Ленинградский и 4 линии двурядного ячменя, превосходящие стандартный сорт Суздалец по продолжительности вегетационного периода, длине колоса и массе зерна с колоса. Эти линии являются ценным исходным материалом для селекции ячменя на устойчивость к пятнистостям листьев в условиях Северо-Запада России.

Практические рекомендации

Созданный в культуре пыльников *in vitro* гомозиготный по устойчивости к гельминтоспориозным пятнистостям исходный материал позволит сократить время селекции ячменя на устойчивость к болезням на 3-4 года.

Для селекции ячменя на устойчивость к пятнистостям листьев предлагается использовать 65 дигаплоидных линий гомозиготных по генам устойчивости к возбудителю сетчатой пятнистости, 105 – к возбудителю темно-бурой пятнистости и 17 линий - с групповой устойчивостью к обоим возбудителям: В 7, В 11, В 32, В 48, В 66, В 85, В 89, В 98, В 104, В 106, В 125, В 152, В 154, В 157, В 172, В 181, В 190.

В качестве исходного материала для предбридинговой селекции в условиях Северо-Запада РФ могут быть использованы 5 дигаплоидных линий шестирядного ячменя, которые превосходят по комплексу хозяйственно-биологических признаков стандартный сорт Ленинградский и 4 линии двурядного ячменя, превосходящие стандартный сорт Суздалец. Эти линии могут быть использованы в широких экологических испытаниях и в других агроклиматических зонах России.

Список литературы

1. Акинина, В. Н. Гаплоидия и микроклональное размножение - методы ускорения селекционного процесса / В.Н. Акинина // Инновационное развитие АПК в России: сб. докл. Межд. конференции молодых ученых и специалистов (12-13 марта 2013), ГНУ НИИСХ Юго-Востока. - Саратов, 2013. - С.8-12.
2. Акинина, В. Н. Использование клеточных биотехнологий для создания линий тритикале с хозяйственно-ценными признаками: автореф. дис. ... канд. биол. наук / Акинина В.Н. - Саратов, 2013. - 19с.
3. Анисимова, А. В. Характеристика генетического разнообразия ячменя по устойчивости к возбудителям пятнистостей листьев и создания исходного материала для селекции: автореф. дис. ... канд. биол. наук / Анисимова А.В. - СПб. - Пушкин, 2006. - 19 с.
4. Анисимова, А. В. Первая находка гриба *Pyrenophora teres* f. *maculate* в Краснодарском крае / А.В. Анисимова, Н.В. Мироненко, С.А. Левштанов // Вестник защиты растений. - 2011. - №3. - С. 53-56.
5. Арькова, Ж.А. Селекция и генетика ячменя: лекции для самостоятел. изучения курсов "Частная селекция и генетика полевых культур" / Ж.А. Арькова, А.А.Крюков; Мичурин. ГАУ. - Мичуринск, 2008. - 24с.
6. Афанасенко, О. С. Лабораторный метод оценки устойчивости сортообразцов ячменя к возбудителю сетчатого гельминтоспориоза / О.С. Афанасенко // Сельхоз. биология. - 1977. - Т. 12, №2. - С. 297-299.
7. Афанасенко, О. С. Методические указания по диагностике и методам полевой оценки устойчивости ячменя к возбудителям пятнистостей листьев / О. С. Афанасенко; РАСХН, ВИЗР. - Л. - Пушкин, 1987. - 20с.

8. Афанасенко, О. С. Наследование устойчивости к возбудителю сетчатой пятнистости у некоторых сортов ячменя / О.С. Афанасенко, И.Ю. Кушниренко // Генетика. - 1989. - Т. 25, №11. - С. 1994-2000.
9. Афанасенко, О. С. Характеристика устойчивости некоторых сортообразцов ячменя к различным популяциям возбудителя сетчатой пятнистости *Pyrenophora teres* (Died.) Drechsler f. sp. *teres* / О.С. Афанасенко // Микология и фитопатология. - 1995. - Т. 29, вып. 4. - С. 27-32.
10. Афанасенко, О. С. Изменчивость популяций гельминтоспориозных пятнистостей ячменя и генетический контроль устойчивости к *Pyrenophora teres* Drechs.: автореф. дис. ... д-ра биол. наук / Афанасенко О.С. - СПб., 1996. - 41с.
11. Афанасенко, О. С. Диагностика гельминтоспориозных пятнистостей листьев ячменя / О.С. Афанасенко // Агро XXI. - 1997. - №3. - С. 10-11.
12. Афанасенко, О. С. Современное состояние и перспективы исследований по генетике иммунитета ячменя к болезням / О.С. Афанасенко // Науч. проблемы создания новых сортов с.-х. культур, адаптированных к соврем. условиям переработки. - СПб., 1998. - С. 29-32.
13. Афанасенко, О. С. Устойчивость ячменя к гемибiotрофным патогенам / О.С. Афанасенко // Идентифицированный генофонд растений и селекция. - СПб., 2005. - С. 592-614.
14. Афанасенко, О. С. Проблемы рационального использования генетических ресурсов устойчивости растений к болезням / О.С. Афанасенко, К.В. Новожилов // Экологическая генетика. - 2009. - Т. 7, № 2. - С. 38-43.
15. Афанасенко, О. С. Проблемы создания сортов сельскохозяйственных культур с длительной устойчивостью к

болезням / О.С. Афанасенко // Защита и карантин растений. - 2010. - № 3. - С. 4-9.

16. Афанасенко, О. С. Устойчивость районированных и перспективных для районирования сортов ячменя и пшеницы к листовым болезням на Государственных сортоучастках (ГСУ) в Северо-Западном регионе РФ / О.С. Афанасенко [и др.] // Технология создания и использования сортов и гибридов с групповой и комплексной устойчивостью к вредным организмам в защите растений. - СПб., 2010. - С. 199-211.

17. Афанасенко, О. С. Современное состояние исследований генетики устойчивости ячменя к болезням / О.С. Афанасенко // Тр. по приклад. бот., ген. и селек. - СПб., 2013. - Т. 171. - С. 3-8.

18. Белинская, Е. В. Проявление генотипических особенностей морфогенеза в культуре пыльников ярового ячменя / Е.В. Белинская // Цитология и генетика. - 2010. - №2. - С. 38-44.

19. Бенкен, А. А. Сетчатый гельминтоспориоз ячменя / А.А. Бенкен, М.В. Гайке, Л.К. Хацкевич // Тр. 5-го Всесоюз. совещ. по иммунитету растений. – Киев, 1969. - Вып. 5, № 2. - С. 38-42.

20. Брискина, О. С. Оценка сортов ячменя, районированных и перспективных для районирования, на устойчивость к ринхоспориозу / О.С. Брискина // Вклад молодых ученых в решение задач научного обеспечения АПК СЗРФ: тез. науч. - практ. конф. молодых ученых и специалистов. - Пушкин, 1999. - С. 19.

21. Брискина, О. С. Скрининг коллекции ячменя на устойчивость к ринхоспориозу / О.С. Брискина, И.А. Терентьева // Вестник защиты растений. - СПб - Пушкин, 2000. - С. 105-106.

22. Бутенко, Р. Г. Культура клеток и тканей растений в практической генетике и селекции / Р.Г. Бутенко // Доклады ВАСХНИЛ. - 1982. - №7. - С. 5-7.

23. Бутенко, Р. Г. Биотехнология растений: культура клеток / Р.Г. Бутенко. - М.: Агропромиздат, 1989. - 280с.
24. Бутенко, Р. Г. Биотехнологии на основе культивируемых *in vitro* клеток растений / Р.Г. Бутенко // Аграрная наука. - 1993. - №4. - С. 25-27.
25. Бутенко, Р. Г. Биология клеток высших растений *in vitro* и биотехнология на их основе / Р.Г. Бутенко. - М.: ФБК ПРЕСС, 1999. - 160с.
26. Вавилов, Н. И. Законы естественного иммунитета растений к инфекционным заболеваниям. (Ключи к нахождению иммунных форм) / Н.И. Вавилов // Изв. АН СССР, сер. биол. - 1961. - Т. 1. - С. 117-157.
27. Вавилов, Н. И. Проблема иммунитета культурных растений / Н.И. Вавилов. - Избранные труды. - М.-Л., 1964. - Т. 4. - 518с.
28. Выприцкая, А. А. Внутривидовая дифференциация популяции *Drechslera teres* Shoem. в Центрально-Чернозёмной зоне и Среднем Поволжье / А.А. Выприцкая, В.В. Плахотник // Первая Всерос. конф. по иммунитету растений к болезням и вредителям. - СПб., 2002. - С. 78-79.
29. Гешеле, Э. Э. Отношение ячменей к паразитному грибу *Helminthosporium teres* / Э.Э. Гешеле // Тр. по приклад. бот., ген. и селек. - 1928. - Т. 19, вып.1. - С. 371-384.
30. Гриб, О. М. Преимущества гаплоидии в селекции ярового ячменя / О.М. Гриб, С.И. Гриб // Состояние и развитие с.-х. биотехнологии. - Л., 1986. - С. 114-116.
31. Грибные болезни зерновых культур и фитосанитарная обстановка на посевах [Электронный ресурс] (<http://www3.syngenta.com>).
32. Дьячук, Т. И. Гаплоидия в селекции пшеницы и ячменя в НИИСХ Юго-Востока / Т.И. Дьячук [и др.] // Второй съезд

- Вавиловского о-ва генетиков и селекционеров. - СПб., 2001. - Т. 1. - С. 145.
33. Дьячук, Т. И. Цитологическое подтверждение спорофитного развития микроспор в культуре пыльников тритикале без холодового воздействия / Т.И. Дьячук, О.В. Хомякова, Т.О. Дугина // Сельхоз. биология. - 2010. - № 5. - С. 61-65.
34. Захаренко, В. А. Карты распространения вредных организмов, патотипов, генов вирулентности возбудителей болезней, фитофагов, энтомопатогенов на территории Российской Федерации / В.А. Захаренко [и др.]; Россельхозакадемия. - М., 2003. - Вып. 5 - 64с.
35. Злотина, М. М. Использование аллель-специфичных маркеров генов *PPd* и *Vrn* для прогнозирования продолжительности вегетационного периода сортов ячменя / М.М. Злотина, О.Н. Ковалева, И.Г. Лоскутов, Е.К. Потокина // Вавиловский журнал генетики и селекции. - 2013. - Том 17, № 1. - С.50-62.
36. Иванов, Г. И. Биотехнологические аспекты создания исходного материала для селекции зерновых колосовых культур: автореф. дис. ... докт. биол. наук / Иванов Г.И. - Краснодар, 2006. - 45с.
37. Иванов, М. В. Биотехнологические основы создания исходного материала ярового ячменя. / М.В. Иванов. - СПб. - Пушкин: Изд-во ГНЦ ВИР, 2001. - 205с.
38. Иванова, Н. В. Источники хозяйственно-биологических признаков ячменя для целей селекции / Н.В. Иванова, Т.Н. Радюкевич, А.В. Анисимова. - Белогорка, 2010. - 14с.
39. Игнатова, С. А. Клеточные биотехнологии: основа, достижения, практическое использование, проблемы / С.А. Игнатова // Геном растений: тез. 4-ой Междунар. конф. - Одесса, 2003. - 46с.

40. Игнатова, С. А. Клеточные биотехнологии в растениеводстве, генетике и селекции растений: задачи, возможности разработки систем *in vitro* / С.А. Игнатова // Одесса: Астропринт, 2011. - 224с.
41. Ишкова, Т. И. Диагностика основных грибных болезней хлебных злаков / Т.И. Ишкова [и др.]. - СПб., 2002. - 76с.
42. Ишкова, Т. И. Фитосанитарная обстановка на посевах серых хлебов в Северо-Западном регионе России / Т.И. Ишкова, Л.А. Назаровская // Агротех. метод в защите растений от вредных организмов. - Краснодар, 2002. - С. 13-15.
43. Ишкова, Т. И. Грибные болезни зерновых культур на северо-западе России / Т.И. Ишкова, Е.И. Гульяева, М.М. Левитин // Защита и карантин растений. - 2004. - №12. - С. 15-18.
44. Ишкова, Т. И. Болезни зерновых и крупяных культур / Т.И. Ишкова, А.Е. Чумаков // Болезни культурных растений. - СПб., 2005. - С. 21-38.
45. Каталог мировой коллекции ВИР. Ячмень: характеристика сортов по выносливости к корневым гнилям и сетчатой пятнистости / под ред. М.Ф. Григорьева; ГНУ ВИР Россельхозакадемии. - Л., 1989. - Вып. 517. - 119с.
46. Кашемирова, Л. А. Фитосанитарные диагностические системы защиты ярового ячменя от тёмно-бурого и сетчатого «гельминтоспориозов»: автореф.дис. ... канд. биол. наук / Кашемирова Л.А. - Большие Вяземы, 1995. - 33с.
47. Круглова, Н. Н. Морфогенетический потенциал спорогенных клеток пыльника злаков / Н.Н Круглова, Т.Б. Батыгина // Биотехнологии *in vitro*. - 2006. - 22с.
48. Крупнов, В. А. Сравнительная оценка биотехнологических методов в селекции злаков / В.А. Крупнов // Вестн. с.-х. науки. - 1989. - №3. - С. 24-29.

49. Кушниренко, И. Ю. Сетчатая пятнистость ячменя на Южном Урале и исходный материал для создания болезнеустойчивых сортов: автореф. дис. ... канд. биол. наук / Кушниренко И.Ю. - Л., 1987. - 19с.
50. Лебедева, Л. В. Внутривидовое разнообразие фитопатогенного гриба *Rhynchosporium secalis* (Oud.) J.J.Davis: автореф. дис. ... канд. биол. наук / Лебедева Л.В. - СПб., 2005. - 18с.
51. Лоскутов, И. Г. Итоги и перспективы исследований мировой коллекции овса, ржи и ячменя / И.Г. Лоскутов, В.Д. Кобылянский, О.Н. Ковалева // Тр. по приклад. бот., ген. и селек. - СПб., 2007. - Т. 164. - С. 80-100.
52. Лукьянова, М. В. Источники устойчивости к сетчатому гельминтоспориозу, видам голови, карликовой ржавчине / М.В. Лукьянова [и др.]. - Каталог мировой коллекции ВИР. Ячмень. - СПб., 1996. - Вып. 684. - 45с.
53. Лукьянова, М. В. Новые источники и доноры для селекции ячменя / М.В. Лукьянова // Бюл. ВИР. - 1990. - Вып. 201. - С. 26-30.
54. Лукьянюк, С. Ф. Получение гаплоидов ячменя с помощью гаплопродюсеров : метод. реком./ С.Ф. Лукьянюк - Одесса, 1988.- 21с.
55. Лукьянюк, С. Ф. Получение гаплоидов пшеницы с помощью гаплопродюсера *Hordeum bulbosum* / С.Ф. Лукьянюк, А.И. Слепченко // Методы биотехнологии в селекции с.-х. растений: сб. науч. тр. - Одесса, 1992. - С. 13-16.
56. Лутова, Л. А. Биотехнология высших растений / Л.А. Лутова - СПб: Изд-во СПбГУ, 2003. - 228 с.
57. Мережко, А. Ф. Эффективный метод опыления зерновых культур : метод. указ. / А.Ф. Мережко, Л.М. Ерохин, А.Е. Юдин - Л.: ВИР, 1973. - 11с.

58. Мироненко, Н. В. Методические особенности генетического анализа признака вирулентности у *Pyrenophora teres* / Н.В. Мироненко, О.С. Афанасенко // Микология и фитопатология. - 2011. - Т. 45, вып. 1. - С. 82-91.
59. Мишуткина, Я. В. Удвоенные гаплоиды ячменя и их использование в генетико-селекционных исследованиях / Я.В. Мишуткина, Я.Б. Нескородов, М. Г. Новокрещенова, С.Г. Малахо, А.М. Тураев [Электронный ресурс] // Современные проблемы науки и образования. - 2013. - № 5. - (www.science-education.ru/111-10252).
60. Наволоцкий, В. Д. Выявление доноров устойчивости к мучнистой росе и гельминтоспориозным пятнистостям ярового ячменя / В.Д. Наволоцкий, В.Е. Сечняк // Науч.-техн. бюл. СГИ. - Одесса, 1992. - №2. - С. 24-26.
61. Неттевич, Э. Д. Новое в селекции ячменя на устойчивость к пыльной головне / Э.Д. Неттевич, В.П. Смолин, Л.М. Молчанова // Вестн. РАСХН. - 1994. - №1. - С. 15-17.
62. Обухович, Е. М. Вредоносность сетчатого гельминтоспориоза ячменя в условиях Белоруссии / Е.М. Обухович, В.К. Мицкевич // Науч.-метод. аспекты создания высокопродуктивных с.-х. культур: тез. докл. науч.-метод. конф. - Жодио, 1982. - С. 81-82.
63. Паушева, З. П. Практикум по цитологии растений / З.П. Паушева. - М.: Агропромиздат, 1988. - 98с.
64. Пересыпкин, В. Ф. Атлас болезней полевых культур / В.Ф. Пересыпкин. - Киев: Урожай, 1987. - 143с.
65. Петрова, А. Н. Вирулентность популяций возбудителей тёмно-бурой и сетчатой пятнистостей ячменя и принципы создания инфекционных фонов: автореф. дис. ... канд. биол. наук / Петрова А.Н. - Л., 1985. - 17с.

66. Плохинский, Н. А. Биометрия / Н.А. Плохинский. - М.: Изд-во МГУ, 1964. - 367с.
67. Попов, О. В. Доклад координатора Российской Технологической Платформы «Биоиндустрия и биоресурсы – BioTech2030» [Электронный ресурс] (<http://www.fp7bio.ru/techplatforms/russian/biotech2030.php>).
68. Потокина, Е. К. Картирование QTL (Quantitative Trait Loci), детерминирующих устойчивость к сетчатой пятнистости ячменя / Е.К. Потокина [и др.] // Технологии созд. и использ. сортов и гибридов с групповой и комплексной устойчивостью к вредным организмам в защ. раст. - СПб., 2010. - С. 229-236.
69. Пухальский, А. В. К 100-летию научной селекции растений в России / А.В. Пухальский, В.А. Пухальский // Селекция и семеноводство. - 2003. - №2. - С. 16-32.
70. Радюкевич, Т. Н. Селекционная ценность образцов ярового ячменя – источников устойчивости к сетчатой пятнистости в условиях Северо-Западного региона России / Т.Н. Радюкевич, Н.В. Иванова, О.С. Афанасенко // Вестник защиты растений. - 2002. - №2. - С. 63-66.
71. Рочев, М. В. Устойчивость сортообразцов ячменя к *Bipolaris sorokiniana* (Sacc.) Shoem. в условиях среднего Урала / М.В. Рочев, М.М. Левитин // Сибирский вестн. с.-х. науки. - 1986. - №6. - С. 18-21.
72. Саладунова, О. А. Прогноз фитосанитарного состояния с.-х. культур в Московской области на 2011 год / О.А. Саладунова [и др.]; ФГУ Россельхозцентр по Моск. обл. - Москва, 2011. - 87с.
73. Сафронова, Н. Ф. Получение гаплоидов ячменя в культуре пыльников / Н.Ф. Сафронова // Новые методы биотехнологии растений: тез. докл. II Рос. симп. - Пущино, 1993. - С. 167.

74. Сиренко, А. С. Защита озимого ячменя от болезней в интенсивном земледелии Краснодарского края: автореф. дис. ... канд. биол. наук / Сиренко А.С. - СПб., 1994. - 22с.
75. Соловьёва, Н. Н. Генетический контроль устойчивости коллекционных образцов и соматоклональных вариантов ярового ячменя к тёмно-бурой листовой пятнистости и обыкновенной корневой гнили: автореф. дис. ... канд. биол. наук / Соловьёва Н.Н. - СПб., 2004. - 20с.
76. Сортовые ресурсы зернофуражных культур Нечерноземной зоны России (каталог) / под ред. Г.А. Баталовой, Н.Н. Зезина; ГНУ Уральский НИИСХ. - Екатеринбург, 2010. - 175с.
77. Тернюк, И. Г. Изучение устойчивости сортов ячменя к пыльной головне / И.Г. Тернюк // Современные проблемы иммунитета раст. к вредным организмам: материалы второй Всерос. конф. (29 сентября – 2 октября 2008). - СПб., 2008. - С. 178-179.
78. Трофимовская, А. Я. Источники устойчивости ячменя к возбудителю сетчатой пятнистости / А.Я. Трофимовская, О.С. Афанасенко // Докл. ВАСХНИЛ. - 1983. - №3. - С. 19-21.
79. Тырышкин, Л. Г. Наследование устойчивости к листовой пятнистости, вызываемой *Bipolaris sorokiniana* сорта мягкой пшеницы 181-5 / Л.Г. Тырышкин, Л.А. Михайлова // Тр. по приклад. бот., ген. и селек. - 1993. - Т. 147. - С. 35-39.
80. Тырышкин, Л. Г. Генетика устойчивости пшеницы и ячменя к тёмно-бурой листовой пятнистости / Л.Г. Тырышкин, Д.Н. Шевченко // Генетика. - 1994. - Т. 30. - С. 160.
81. Тырышкин, Л. Г. Устойчивость ячменя к карликовой ржавчине, тёмно-бурой пятнистости и обыкновенной корневой гнили: методы изучения и характеристика коллекционных образцов / Л.Г. Тырышкин, Н.Н. Соловьёва // Тр. по приклад. бот., ген. и селек. - 2001. - Т. 159. - С. 93-100.

82. Уровни и тенденции изменения видового состава и внутривидовой структуры, ареалы комплексов вредных и полезных организмов и прогноз опасных фитосанитарных ситуаций по зонам страны / под. ред. К.В. Новожилова, В.А. Захаренко. - СПб.: ВИЗР, 2000. - 100 с.
83. Устойчивость ячменя к возбудителям пятнистостей листьев. (Каталог ВИЗР) / под. ред. М.М. Левитина; сост. О.С. Афанасенко и др. - СПб.: ВИЗР, 2013. - 63с.
84. Филатова, О. А. Доноры устойчивости ячменя к возбудителю сетчатой пятнистости и генетический контроль взаимоотношений в системе растение-патоген: автореф. дис. ... канд. биол. наук / Филатова О.А. - СПб., 2005. - 22с.
85. Хасанов, Б. А. Несовершенные грибы как возбудители основных заболеваний злаков в Средней Азии и Казахстане: автореф. дис. ... д-ра биол. наук / Хасанов Б.А. - М., 1992. - 44с.
86. Чистякова, В. Н. Гаплоиды неполных пшенично-пырейных амфидиплоидов, мягкой пшеницы и ячменя: получение и использование / В.Н. Чистякова. - М.: Макс-Пресс, 2000. - 355с.
87. Чумаков, А. Е. Вредоносность болезней сельскохозяйственных культур / А.Е. Чумаков, Т.И. Захарова. - М.: Агропромиздат, 1990. - 127с.
88. Шевелуха, В. С. Сельскохозяйственная биотехнология: учеб. для ВУЗов / В.С. Шевелуха. - М.: Высшая школа, 2008. - 713с.
89. Шишлов, М. П. Создание дигаплоидов зерновых культур и их использование в селекции / М.П. Шишлов [и др.] // Вестн. НАН Беларуси. Серия биол. наук. - 2007. - №2. - С. 49-58.
90. Щербаченко, Т. А. Вирулентность популяций возбудителей сетчатой и темно-бурой пятнистостей листьев ярового ячменя и выявление эффективных доноров устойчивости к *Drechslera teres* и *B.sorokiniana* в условиях северо-восточной лесостепи

Украины / Т.А. Щербаченко // Первая Всерос. конф. по иммунитету раст. к болезням и вредителям. - СПб., 2002. - С. 129-130.

91. Abu Qamar, M. A region of barley chromosome 6H harbors multiple major genes associated with net type net blotch resistance / M. Abu Qamar [e.a.] // Theor. Appl. Gen. - 2008. - Vol. 117. - P. 1261-1270.

92. Afanasenko, O. S. A set of differentials to characterize populations of *Pyrenophora teres* Drechs. for international use / O.S. Afanasenko [e.a.] // J. Phytopathol. - 1995. - Vol. 143. - P. 501-507.

93. Afanasenko, O. S. Investigations on populations of *Pyrenophora teres* f. *teres*, the cause of net blotch of barley / O. Afanasenko // J. Russian Phytopathol. Soc. - 2001. - Vol. 2. - P. 9-18.

94. Afanasenko, O. S. Genetics of host-pathogen interactions in the *Pyrenophora teres* f. *teres* (net form) - barley (*Hordeum vulgare*) pathosystem / O.S. Afanasenko [e.a.] // Europ. J. Plant Pathol. - 2007. - Vol. 117. - P. 267-280.

95. Afanasenko, O. S. Development of an international standard set of barley differential genotypes for *Pyrenophora teres* f. *teres* / O.S. Afanasenko [e.a.] // Plant Pathol. - 2009. - Vol. 58. - P. 665-676.

96. Alsop, B. P. Linkage analysis and inheritance of multiple disease resistance in intra-specific wild x cultivated barley populations: diss. / B.P. Alsop. - St. Paul (USA), 2009.

97. Arabi, M. I. E. Inheritance of partial resistance to net blotch in barley / M.I.E. Arabi, A. Sarrafi, G. Barrault, L. Albertini // Plant Breed. - 1990. - Vol. 105. - P. 150-155.

98. Arabi, M. I. E. Variation in the resistance of barley cultivars and in the pathogenicity of *Drechslera teres* f. sp. *maculate* and *D. teres* f. sp. *teres* isolates from France / M.I.E. Arabi, G. Barrault, A. Sarrafi, L. Albertini // Plant Pathol. - 1992. - Vol. 41. - P. 180-186.

99. Arabi, M. I. E Barley reaction to *Cochliobolus sativus* based on detached first leaf / M.I.E. Arabi, M. Jawhar // Austral. Plant Pathol. - 2007. - Vol. 36. - P. 475-477.
100. Arabi, M. I. E A greenhouse method for assessing spot blotch resistance in barley / M.I.E. Arabi, M. Jawhar // The Plant Pathol. - 2010. - Vol. 26. - P. 421-423.
101. Arabi, M. I. E. A Simple method for determining barley reaction to spot blotch disease / M.I.E. Arabi, M. Jawhar // Res. Plant Biol. - 2013. - Vol.3, N 2. - P. 1-5.
102. Arru, L. Isolate-specific QTLs of resistance to leaf stripe (*Pyrenophora graminea*) in the Steptoe $\times$ Morex spring barley cross/ L. Arru, E. Francia, N. Pecchioni // Theor. Appl. Gen. - 2003. - Vol. 106. - P. 668-675.
103. Bakonyi, J. Genetic relationship of *Pyrenophora graminea*, *P. teres* f. *maculate* and *P. teres* f. *teres* assessed by RAPD analysis / J. Balkonyi, A.F. Justesen // J. Phytopathol. - 2007. - Vol. 155. - P. 76-83.
104. Banttari, E. E. Helminthosporium headblight resistance in six-row spring barleys / E.E. Banttari, W.H. Anderson, D.C. Rasmusson // Plant Dis. Rep. - 1975. - Vol. 59. - P. 274-277.
105. Bilgic, H. Differential expression of seedling and adult plant resistance to spot blotch in different genetic backgrounds of barley / H. Bilgic, B. J. Steffenson, P. Hayes // Theor. Appl. Gen. - 2005. - Vol. 111. - P. 1238-1250.
106. Bilgic, H. Molecular mapping of loci conferring resistance to different pathotypes of the spot blotch pathogen in barley / H. Bilgic, B.J. Steffenson, P.M. Hayes // Phytopathology. - 2006. - Vol. 96, N 7. - P. 699-708.
107. Bockelman, H. E. Trisomic analysis of genes for resistance to scald and net blotch in several barley cultivars / H.E. Bockelman, E.L.

- Sharp, R.F. Eslik // *Canad. J. Bot.* - 1977. - Vol. 55, N 15. - P. 2142-2148.
108. Bockelman, H. E. Isolates of *Pyrenophora teres* from Montana and the Mediterranean region that produce spot-type lesions on barley / H.E. Bockelman, E.L. Sharp, M.E. Bjarko // *Plant Dis.* - 1983. - Vol. 67. - P. 696-697.
109. Bovill, J Mapping spot blotch resistance genes in four barley populations / J. Bovill [e.a.] // *Molec. Breed.* - 2010. - Vol. 26. - P. 653-666.
110. Brandl, F. P. Differential of physiological races of *Drechslera teres* (Sacc.) Shoem. pathogen of net blotch of barley / F.P. Brandl, G.M. Hoffman // *Z. Pflzenkrankheiten Pflzenschutz.* - 1991. - Bd. 98, H. 1. - S. 47-66.
111. Cakir, M. Mapping and QTL analysis of the barley population Tallon × Kaputar / M. Cakir [e.a.] // *Austral. J. Agric. Res.* - 2003. - Vol. 54. - P. 1155-1162.
112. Cakir, M. Mapping and validation of the genes for resistance to *Pyrenophora teres* f. *teres* in barley (*Hordeum vulgare* L.) / M. Cakir [e.a.] // *J. Agric. Res.* - 2003. - Vol. 54. - P. 1369-1377.
113. Campbell, G. F. *Pyrenophora teres* f. *maculata*, the cause of *Pyrenophora* leaf spot of barley in South Africa. / G.F. Campbell, P.W. Crows, J.A. Lucas // *Mycol. Res.* - 1999. - Vol. 103. - P. 257-267.
114. Choo, T. M. Use of haploids in breeding barley / T.M. Choo, E. Reinbergs, K.J. Kasha // *Plant Breed. Rev.* - 1985. - Vol. 3. - P. 219-252.
115. Clapham, D Haploid *Hordeum* plants from anthers *in vitro* / D. Clapham // *Z. Pflzenkrankheiten Pflzenschutz.* - 1973. - Bd. 69. - S. 142-155.

116. COST 851 (European Cooperation in Science and Technology) [Электронный ресурс] (www.scri.sari.ac.uk/assoc/cost851/default.htm)
117. Datta, K. S. Androgenic haploids: Factors controlling development and its application in crop improvement / K.S. Datta // Current Sci. - 2005. - Vol. 89, N 11. - P. 1870-1878.
118. Davies, D. R. The embryo cultures of interspecific hybrids of *Hordeum* / D.R. Davies // New Phytol. - 1960. - Vol. 59, N 1. - P. 9-14.
119. Deadman, M. L. The effect of *Drechslera teres* seed infection on spring barley seedling growth / M.L. Deadman, B.M. Cooke // Ann. Appl. Biol. - 1988. - Vol. 112. - P. 385-388.
120. Devaux, P. The *Hordeum bulbosum* (L.) method /P. Devaux // Doubled haploid production in crop plants: A Manual. - Dordrecht-London, 2003. - P. 15-20.
121. Dubcovsky, J. Marker-assisted selection in public breeding programs: the wheat experience / J. Dubcovsky // Crop Sci. - 2004. - Vol. 44. - P. 1895-1897.
122. Dunwell, J. M. Anther and ovary culture / J.M. Dunwell, S.W. Bright, M.K. Jones // Cereal Tiss. Cell Culture. - Dordrecht. Netherlands, 1985. - P. 1-44.
123. Dunwell, J. M. Haploids in flowering plants: origins and exploitation / J.M. Dunwell // Plant Biotechnol J. - 2010. - Vol. 8. - P. 377-424.
124. Emebiri, L. C. Disease resistance genes in a doubled haploid population of two-rowed barley segregating for malting quality attributes / L.C. Emebiri, G. Platz, D.B. Moody // Austral. J. Agric. Res. - 2005. - Vol. 56. - P. 49-56.
125. Faiad, M. G. R. Evaluation of fungi in seed germplasm before long term storage / M.G.R. Faiad, M.M.V.S. Wetzel, A.N. Salomao, R. Cunha // Seed Sci.Technol. - 1996. - Vol. 24. - P. 505-511.

126. Fetch, T. G. Jr. Identification of *Cochliobolus sativus* isolates expressing differential virulence on two-row barley genotypes from North Dakota / T.G.Jr. Fetch, B.J. Steffenson // Canad. J. Plant Pathol. - 1994. - Vol. 16. - P. 202-206.
127. Fetch, T. G. Jr. Rating scales for assessing infection responses of barley infected with *Cochliobolus sativus* / T.G.Jr. Fetch, B.J. Steffenson // Plant Dis. - 1999. - Vol. 83. - P. 213-217.
128. Fetch, T. G. Jr. Spring barley accessions with dual spot blotch and net blotch resistance / T.G.Jr. Fetch, B.J. Steffenson, H.E. Bockelman, D.M. Wesenberg // Canad. J. Plant Pathol. - 2008. - Vol. 30. - P. 534-542.
129. Foroughi-Wehr, B. On the genetic improvement of androgenetic haploid formation in *Hordeum vulgare* L. / B. Foroughi-Wehr, W. Friedt, G. Wenzel // Theor. Appl. Gen. - 1982. - Vol. 62. - P. 233-239.
130. Friedt, W. Molecular markers for gene pyramiding and disease resistance breeding in barley / W. Friedt, F. Ordon // Genom.-Assisted Crop Improvement. - 2007. - Vol. 2. - P. 81-101.
131. Gamba, F. First report of differential virulence in Uruguayan isolates of *Pyrenophora teres* / F. Gamba, A. Tekauz // Proc. 8th Intern. barley genetics sym. (22-27 October 2000). - Adelaide, 2000. - P. 113-114.
132. Gamba, F. Variation in virulence within a Uruguayan population of *Cochliobolus sativus* / F. Gamba, E. Estramil // Second Intern. workshop on barley leaf blights, ICARDA (7-11 April 2002): abst. - Aleppo, 2002. - P. 20-21.
133. Germana, M. A. Anther culture for haploid and doubled haploid production / M.A. Germana // Plant Cell Tiss. Organ Cult. - 2011. - Vol. 104. - P. 283-300.

134. Ghazvini, H. Virulence diversity in populations of *Bipolaris sorokiniana* / H. Ghazvini, A Tekauz // Plant Dis. - 2007. - Vol. 91. - P. 814-821.
135. Graner, A. RFLP mapping of a gene in barley conferring resistance to net blotch (*Pyrenophora teres*) / A. Graner, B. Foroughi-Wehr, A. Tekauz // Euphytica. - 1996. - Vol. 91. - P. 229-234.
136. Grewal, T. S. Mapping quantitative trait loci associated with barley net blotch resistance / T.S. Grewal, B.G. Rossnagel, C.J. Pozniak, G.J. Scoles // Appl. Gen. - 2008. - Vol. 116. - P. 529-539.
137. Grewal, T. S. Mapping quantitative trait loci associated with spot blotch and net blotch resistance in a doubled-haploid barley population / T.S. Grewal, B.G. Rossnagel, G.J Scoles //Molec. Breed. - 2012. - Vol. 30, N 1. - P. 267-279.
138. Guha, S In vitro production of embryos from anthers of Dature / S. Guha, S. C. Maheshwari // Nature. - 1964. - Vol. 204. - P. 497.
139. Gupta, S. Gene distribution and SSR Markers linked with net type net blotch resistance in barley / S. Gupta [e.a.] // Proc. 9th Intern. barley gen. symp. (20–26 June 2004). - Brno, 2004. - P. 668-673.
140. Gupta, S. Quantitative trait loci and epistatic interactions in barley conferring resistance to net type net blotch (*Pyrenophora teres* f. *teres*) isolates / S. Gupta [e.a.] // Plant Breed. - 2010. - Vol. 129, N 4. - P. 362-368.
141. Gupta, S. Characterisation and diversity of *Pyrenophora teres* f. *maculata* isolates in Western Australia / S. Gupta, R. Loughman, M. D'Antuono, J. Bradley // Austral. Plant Pathol. - 2012. - Vol. 41. - P. 31-40.
142. Harabi, M. Evidence for race-non-specific resistance and transgressive segregation to net blotch in barley / M. Harabi, M. Cherif, O. Slama // Durability disease resistance. - Netherlands, 1993. - P. 231-234.

143. Harranger, J. Les taches brunes de l'orge / J. Harranger // Phytoma. - 1982. - Vol. 334. - P. 17-19.
144. Hayes, P. Doubled haploid production in barley using the *Hordeum bulbosum* (L.) technique / P. Hayes, A. Corey, J. DeNoma // Doubled haploid production in crop plants: A Manual. - Dordrecht-London, 2003. - P. 5-14.
145. Hassawi, D. S. Evaluation of Jordanian wheat and barley genotypes for anther culture response / D.S. Hassawi // Food Agric. Environm. - 2004. - Vol. 2, N 1. - P. 193-197.
146. Herdam, H. Symptome der Netzfleckenkrankheit (*Perenophora teres*) und der Helminthosporium – Blattfleckenkrankheit (*Cochliobolus sativus*) an Gerste / H. Herdam, E. Richter // Nachrichtenbl. Pflzenschutz. DDR. - 1983. - Bd. 37, H. 10. - S. 203-205.
147. Ho, K. M. Genetic control of chromosome elimination during haploid formation in barley / K.M. Ho, K.J. Kasha // Genetics. - 1975. - Vol. 81, N 10. - P. 111-118.
148. Hu, H. In vitro induced haploids in wheat / H. Hu // In Vitro haploid production in higher plants. - Dordrecht, 1997. - Vol. 4. - P. 73-97.
149. Huang, B. Temperature-stress pretreatment in barley anther culture / B. Huang, N. Sunderland // Annals Bot. - 1982. - Vol. 49, N 1. - P. 77-88.
150. Jacquard, C. Barley anther culture: effects of annual cycle and spike position on microspore embryogenesis and albinism / C. Jacquard [e.a.] // Plant Cell Rep. - 2006. - Vol.25. - P. 375-381.
151. Jähne-Gärtner, A. Protocols for anther and microspore culture of barley / A. Jähne-Gärtner, H. Lörz // Plant cell culture protocols methods molecular biology. - 1999. - Vol.111. - P. 269-279.

152. Jayasena, K.W. Yield reduction in barley in relation to spot-type net blotch / K.W. Jayasena [e.a.] // Australasian Plant Pathol. - 2007. - Vol. 36. - P. 429-433.
153. Jensen, C. J. Producing haploid plants by chromosome elimination / C.J. Jensen, L. Pollard, X.W. Lee // Cell and tissue techniques for cereal crop improvement. - 1983. - P. 55-79.
154. Kasha, K. J. Recent developments in the production and utilization of haploids in barley / K.J. Kasha, E. Reinberg // Proc.4th Intern. barley genet. symp. - Edinburg, 1982 - P. 655-665.
155. Kasha, K. J. Nuclear fusion leads to chromosome doubling during mannitol pretreatment of barley (*Hordeum vulgare* L.) microspores / K.J. Kasha [e.a.] // J. Experiment. Bot. - 2001. - Vol. 52, N 359. - P. 1227-1238.
156. Khan, T. N. Effect of spot-type net blotch (*Drechslera teres* (Sacc.) Shoem) infection on barley yield in short season environment of northern cereal belt of Western Australia / T.N. Khan // Austr. J. Agric. Res. - 1989. - Vol. 40. - P. 745-752.
157. Khan, T. N. Inheritance of resistance to net blotch in barley. II. Genes conditioning resistance against race WA-2 / T.N. Khan, W.J. Boyd // Canad. J. Gen. Cytol. - 1969 a. - Vol. 11. - P. 592-597.
158. Khan, T. N. Resistance to spot-type net blotch in barley / T.N. Khan, Gilmour R., P.A. Portmann // 9th Austr. plant breed. conf. - Sydney, 1988. - P. 79-80.
159. Knudsen, S. Components of response in barley anther culture / S. Knudsen, I.K. Due, S.B. Andersen // Plant Breed. - 1989. - Vol. 103. - P. 241-246.
160. Larsen, E. T. Nuclear genes affecting percentage of green plants in barley (*Hordeum vulgare* L.) anther culture. / E.T. Larsen, I.K.D. Tuveesson, S.B. Andersen // Theor. Appl. Gen. - 1991. - Vol. 82. - P. 417-420.

161. Le Gouis, J. Rym15 from the Japanese cultivar 'Chikurin Ibaraki 1' is a new Barley Mild Mosaic Virus (BaMMV) resistance gene mapped on chromosome 6H / J. Le Gouis [e.a.] // Theor. Appl. Gen. - 2004. - Vol. 108. - P. 1521-1525.
162. Lehmensiek, A. Mapping of adult plant resistance to net form of net blotch in three Australian barley populations / A. Lehmensiek [e.a.] // Austr. J. Agric. Res. - 2007. - Vol. 58. - P. 1191-1197.
163. Leisova, L. Genetic diversity of *Pyrenophora teres* isolates as detected by AFLP analysis / L. Leisova, V. Minarikova, L. Kusera, J. Ovesna // J. Phytopathol. - 2005. - Vol. 153 - P. 569-578.
164. Ma, Z. Q. QTL mapping of net blotch resistance genes in a doubled-haploid population of six-rowed barley / Z.Q. Ma, N.L.V. Lapitan, B. J. Steffenson // Euphytica. - 2004. - Vol. 137. - P. 291-296.
165. Manninen, O. M. Optimizing anther culture for barley breeding / O. M. Manninen // Agric. Food Sci. Finland. - 1997. - Vol. 6. - P. 389-398.
166. Manninen, O. Mapping of major spot-type and net-type net blotch resistance genes in the Ethiopian barley line CI 9819 / O. Manninen [e.a.] // Genome. - 2006. - Vol. 49. - P. 1564-1571.
167. Marcel, T. C. Dissection of the barley 2L1.0 region carrying the «Laevigatum» quantitative resistance gene to leaf rust using near-isogenic lines (NIL) and subNIL / T.C. Marcel, R. Aghnoum [e.a.] // Molec. Plant Microbe Interact. - 2007. - Vol. 20, N 12. - P. 1604-1615.
168. McLean, M. S. Epidemiology and control of spot form of net blotch (*Pyrenophora teres* f. *maculata*) of barley: a review. / M.S. McLean, B.J. Howlett, G.J. Hollaway // Crop Pasture Sci. - 2009. - Vol. 60. - P. 303-315.

169. McLean, M. S. Genetic and pathogenic diversity in *Pyrenophora teres* f. *maculata* in barley crops of Victoria, Australia / M.S. McLean, F. J. Keiper, G. J. Hollaway // Australasian Plant Pathol. - 2010. - Vol. 39. - P. 319-325.
170. McLean, M. S. Spot form of net blotch, caused by *Pyrenophora teres* f. *maculata*, is the most prevalent foliar disease of barley in Victoria, Australia / M.S. McLean, B.J. Howlett, G.J. Hollaway // Australasian Plant Pathol. - 2010. - Vol. 39. - P. 46-49.
171. Miedaner, T. Marker-assisted selection for disease resistance in wheat and barley breeding / T. Miedaner, V. Korzun // Phytopathology. - 2012. - Vol.102, N 6. - P. 560-600.
172. Minarikova, V. Analysis of populations of *Pyrenophora teres* on Barley in the Czech Republic / V. Minarikova, I. Polisenska // Plant Protect. Sci. - 1999. - Vol. 35. - P. 115-120.
173. Mode, C. Y. Two additional factors for host resistance to net blotch in barley / C.Y. Mode, C.W. Schaller // Agron. J. - 1958. - Vol. 50. - P. 15-18.
174. Mogensen, H. L. Double fertilization in barley and the cytological explanation for haploid embryo formation, embryo less caryopses and ovule abortion / H.L. Mogensen // Carlsberg Res. Comm. - 1982. - Vol. 47. - P. 313-354.
175. Murashige, T. A. Revised medium for rapid growth and bioassays with tobacco tissue cultures / T. Murashige, F. Skoog // Physiol. Plantarum. - 1962. - Vol. 15. - P. 473-497.
176. Murray, G. M. Estimating disease losses to the Australian barley industry / G.M. Murray, J.P. Brennan // Australasian Plant Pathol. - 2009. - Vol. 39, N 1. - P. 85-96.
177. Oleszczuk, S. Androgenic response to preculture stress in microspore cultures of barley / S.Oleszczuk, S. Sowa, J. Zimny // Protoplasma. - 2006. - Vol. 228, N 1-3. - P. 95-100.

178. Olofsson, B. Bladflaksjukdomar pa korn och havre / B. Olofsson // Vaxtskyddsrapport konsulentavd. Vaxtskydd. inst. vaxt-och skogsskyold. – Jordbruk, 1982. - Vol. 20. - P. 134-146.
179. Olsen, F. L. Induction of microspore embryogenesis in cultured anthers of *Hordeum vulgare*. The effects of ammonium nitrate, glutamine and asparagin as nitrogen sources / F.L. Olsen // Carlsberg Res. Commun. - 1987. - Vol. 52. - P. 393-404.
180. Olsen, F. L. Isolation and cultivation of embryogenic microspores from barley (*Hordeum vulgare* L.) / F.L. Olsen // Hereditas - 1991. - Vol. 115. - P. 255-266.
181. Orshinsky, B. Improved embryoid induction and green shoot regeneration from wheat anthers cultured in medium with maltose / B. Orshinsky, L. McGregor, I. Johnson, P. Hucle // Plant Cell Rep. - 1990. - Vol. 9. - P. 365-369.
182. Peever, T. L. Genetic structure of *Pyrenophora teres* populations determined with random amplified polymorphic DNA markers / T.L. Peever, M. G. Milgroom // Canad. J. Bot. - 1994. - Vol. 72, N 7. - P. 915-923.
183. Piening, L. J. Comparison of the effects of net blotch and leaf removal on yield in barley / L.J. Piening, M.L. Kaufmann // Canad. J. Plant. Sci. - 1969. - Vol. 49. - P. 731-735.
184. Platz, G. J. Pathotype variation of the Australian net blotch population / G.J. Platz, K.L. Bell, R.G. Rees, V.J. Galea // Proc. 8th Intern. barley genet. symp. (22-27 October 2000). - Adelaide, 2000. - P. 160-162.
185. Powell, W. Genetical analysis of microspore derived plants of barley (*Hordeum vulgare* L.) / W. Powell [e.a.] // Theor. Appl. Gen. - 1986. - Vol. 72. - P. 619-626.
186. Powell, W. Diallel analysis of barley anther culture response / W. Powell // Genome. - 1988. - Vol. 30. - P. 152-157.

187. Powell, W. The effect of anther orientation on microspore-derived plant production in barley (*Hordeum vulgare* L.) / W. Powell, E.M. Borrino, V. Goodal // Euphytica. - 1988. - Vol. 38. - P. 159-163.
188. Price, A. M. Registration of "Callao" barley / A.M. Price, C.A. Griffey, W.L. Sisson, D.E. Brann // Crop Sci. - 1996 c. - Vol. 36. - P. 1077.
189. Price, A. M. Registration of "Pamunkey" barley / A.M. Price, C.A. Griffey, W.L. Sisson, D.E. Brann // Crop Sci. - 1996 b. - Vol. 36. - P. 1078.
190. Price, A. M. Registration of "Starling" barley / A.M. Price, C.A. Griffey, W.L. Sisson, D.E. Brann // Crop Sci. - 1996 a. - Vol. 36. - P. 1077.
191. Raman, H. Mapping of genomic regions associated with net form of net blotch resistance in barley / H. Raman, G.J. Platz, K.J. Chalmers, R. Raman, B.J. Read, A.R. Barr, D.B. Moody // Austr. J. Agric. Res. - 2003. - Vol. 54. - P. 1359-1367.
192. Rau, D. Population genetic structure of *Pyrenophora teres* Drechs. the causal agent of net blotch in Sardinian landraces of barley (*Hordeum vulgare* L.) / D. Rau [e.a.] // Theor. Appl. Gen. - 2003. - Vol. 106, N 5. - P. 947-959.
193. Rau, D. Phylogeny and evolution of mating-type genes from *Pyrenophora teres*, the causal agent of barley "net blotch" disease / D. Rau [e.a.] // Current Gen. - 2007. - Vol. 51. - P. 377-392.
194. Roy, J. K. Associating mapping of spot blotch resistance in wild barley // J.K. Roy [e.a.] // Molec. Breed. - 2010. - Vol. 26. - P. 243-256.
195. Salmenkallio-Marttila, M. Culture conditions for efficient induction of green plants from isolated microspores of barley /M. Salmenkallio-Marttila, U. Kurten, V. Kauppinen // Plant Cell. Tiss. Organ Culture. - 1995. - Vol. 43. - P. 79-81.

196. San Noeum, L. H. Haploides d'*Hordeum vulgare* L. par culture *in vitro* d'ovaries non fecondes / L.H. San Noeum // Ann. Amelior Plant. - Paris, 1976. - Vol. 26. - P. 751-754.
197. Sato, K. Sources of resistance to net blotch in barley germplasm / K. Sato, K. Takeda // Bull. Res. Inst. Bioresour. Okayama Univ. - 1994. - Vol. 2. - P. 91-102.
198. Schaller, C. W. Inheritance of resistance to net blotch of barley / C.W. Schaller // Phytopathology. - 1955. - Vol. 45. - P. 174-176.
199. Semeane, Y. Importance and control of barley leaf blights in Ethiopia / Y.Semeane // Rachis. - 1995. - Vol. 14. - P. 83-89.
200. Serenius, M. Genetic variation, occurrence of mating types and different forms of *Pyrenophora teres* causing net blotch of barley in Finland / M. Serenius, N. Mironenko, O. Manninen // Mycol. Res. - 2005. - Vol. 109. - P. 809-817.
201. Shipton, W. A. Effect of net blotch infection of barley on grain yield and quality / W.A. Shipton // Austr. J. Exp. Agric. Anim.Husb. - 1966. - Vol. 6. - P.437-440.
202. Silva, A. L. S. Production of androgenetic barley doubled haploid lines / A.L.S. Silva [e.a.] // Pesquisa Agropecuária Brasileira. - 1997. - Vol. 32. - P. 1159-1166.
203. Smedegård-Petersen, V. *Pyrenophora teres* f. *maculate* f. nov. and *Pyrenophora teres* f. *teres* on barley in Denmark / V. Smedegård-Petersen // Rew. Royal Vet. Agric. Univ. - Copenhagen (Denmark), 1971. - P. 124-144.
204. Smedegård-Petersen, V. Reduction in yield and grain size of barley due to attack by net blotch fungus *Pyrenophora teres* / V. Smedegård-Petersen // Rev. Plant Pathol. - 1974. - Vol. 53, N 9. - P. 108-117.
205. Smedegård-Petersen, V. Isolation of two toxins produced by *Pyrenophora teres* and their significance in disease development of

- net-spot blotch of barley / V. Smedegård-Petersen // *Physiol. Plant Pathol.* - 1977. - Vol. 10. - P. 203-208.
206. Smilde, W. D. Development of a high resolution map for the Rh and Pt resistance on barley chromosome 3H / W.D. Smilde, A. Tekauz, A. Graner // *Proc. 8th Intern. barley genet. symp.* (22-27 October 2000). - Adelaide, 2000. - P. 178-180.
207. Spaner, D. Mapping of disease resistance loci in barley on the basis of visual assessment of naturally occurring symptoms / D. Spaner [e.a.] // *Crop Sci.* - 1998. - Vol. 38. - P. 843-850.
208. Steffenson, B. J. Investigations on *Pyrenophora teres* f. *teres*, the cause of net blotch of barley: pathotypes, host resistance, yield loss, and comparative epidemiology to *Rhynchosporium secalis* by time series analysis / B.J. Steffenson; Univ. California, Davis. - 1988. - PhD thesis.
209. Steffenson, B. J. Quantitative resistance to *Perenophora teres* f. *teres* in barley / B.J. Steffenson, R.K. Webster // *Phytopathology.* - 1992. - Vol. 82. - P. 407-411.
210. Steffenson, B. J. Genetics of seedling and adult plant resistance to net blotch (*Pyrenophora teres* f. *teres*) and spot blotch (*Cochliobolus sativus*) in barley / B.J. Steffenson, P.M. Hayes, A. Kleinhofs // *Theor. Appl. Gen.* - 1996. - Vol. 92. - P. 552-558.
211. Steffenson, B. J. Durable resistance to spot blotch and stem rust in barley / B.J. Steffenson // *Proc. 8th Intern. barley genet. symp.* (22-27 October 2000). - Adelaide, 2000. - P. 39-44.
212. Szarejko, I. Anther culture for doubled haploid production in barley (*Hordeum vulgare* L.) / I. Szarejko // *Doubled haploid production in crop plants: A Manual.* - Dordrecht - London, 2003. - P. 35-42.

213. Tekauz, A. A numerical scale to classify reactions of barley to *Pyrenophora teres* / A. Tekauz // Canad. J. Plant Pathol. - 1985. - Vol. 7. - P. 181-183.
214. Tekauz, A. Characterization and distribution of pathogenetic variation in *Pyrenophora teres* f. *teres* and *P. teres* f. *maculata* from Western Canada / A. Tekauz // Canad. J. Plant Pathol. - 1990. - Vol. 12. - P. 141-148.
215. Tekauz, A. A spot blotch (*Cochliobolus sativus*) infection responses in selected north American barley cultivars at the seedling and adult-plant stages / A. Tekauz // Abstr. second Intern. workshop on barley leaf blights, ICARDA (7-11 April 2002). - Aleppo, 2002. - P. 31.
216. Valjavec-Gratian, M. Genetics of virulence in *Cochliobolus sativus* and resistance in barley / M. Valjavec-Gratian, B.J. Steffenson // Phytopathology. - 1997. - Vol. 87. - P. 1140-1143.
217. Valjavec-Gratian, M. Pathotypes of *Cochliobolus sativus* on barley in North Dakota / M. Valjavec-Gratian, B.J. Steffenson // Plant Dis. - 1997. - Vol. 81, N 11. - P. 1275-1278.
218. Wagner, C. The complex quantitative barley - *Rhynchosporium secalis* interaction: newly identified QTL may represent already known resistance genes / C. Wagner [e.a.] // Theor. Appl. Gen. - 2008. - Vol. 118, N 1. - P. 113-122.
219. Weyen, J. Barley and wheat doubled haploids in breeding / J. Weyen // Advan. haploid product. higher plants. - 2009. - P. 179-187.
220. Wheatley, W. G. Microspore growth and anther staging in barley anther culture / W.G. Wheatley, A.A. Marsolais, K.J. Kasha // Plant Cell Rep. - 1986. - Vol. 5. - P. 47-49.
221. Whittle, A. M. *Cochliobolus sativus* on barley in Scotland / A.M. Whittle // Plant Pathol. - 1977. - Vol. 25, N 2. - P. 67-74.

222. Wilcoxson, R. D. Development of barley resistant to spot blotch and genetics of resistance / R.D. Wilcoxson, D.C. Rasmusson, M.R. Miles // Plant Dis. - 1990. - Vol. 74. - P. 207-210.
223. Wilcoxson, R. D. Inheritance of resistance to *Pyrenophora teres* in Minnesota Barley / R.D. Wilcoxson, D.C. Rasmusson, L.M. Treefue, T. Suganda // Plant Dis. - 1992. - Vol. 76. - P. 367-369.
224. Williams, K. J. Identification and mapping of a gene conferring resistance to the spot form of net blotch (*Pyrenophora teres* f. *maculata*) in barley / K.J. Williams [e.a.] // Theor. Appl. Gen. - 1999. - Vol. 99. - P. 323-327.
225. Williams, K. J. Development and use of an assay based on the polymerase chain reaction that differentiates the pathogens causing spot form and net form of net blotch of barley / K.J. Williams [e.a.] // Australasian Plant Pathol. - 2001. - Vol. 30. - P. 37-44.
226. Williams, K. J. A comparison of the genetics of seedling and adult plant resistance to the spot form of net blotch (*Pyrenophora teres* f. *maculata*) / K. J. Williams [e.a.] // Austr. J. Agric. Res. - 2003. - Vol. 54. - P. 1387-1394.
227. Yahyaoui, A. H. Screening for resistance to Scald (*Rhynchosporium secalis*) in barley / A.H. Yahyaoui, Z. Alamdar, S. Ceccarelli, S. Grando // Abstr. 2nd Intern. workshop on barley leaf blights, ICARDA (7-11 April 2002). - Aleppo, 2002. - P. 124.
228. Youcefbenkada, M. Effects of inoculation of barley inflorescences with *Drechslera teres* upon the location of seed-borne inoculum and its transmission to seedlings as modified by temperature and soil moisture / M. Youcefbenkada, B.S. Bendahmane, G. Barrault, L. Albertini // Plant Pathol. - 1994. - Vol. 43, N 2. - P. 350-355.
229. Yun, S. J. Quantitative trait loci for multiple disease resistance in wild barley / S.J. Yun [e.a.] // Crop Sci. - 2005. - Vol. 45, N 6. - P. 2563-2572.

230. Yun, S. J. Validation of quantitative trait loci for multiple disease resistance in barley using advanced backcross lines developed with a wild barley / S.J. Yun [e.a.] // Crop Sci. - 2006. - Vol. 46. - P. 1179-1186.

Приложение

**Таблица 1. Характеристика устойчивости сортов ячменя
скандинавского происхождения и из других стран
к сетчатой и тёмно-бурой пятнистостям**

№ п/п	№ каталога ВИР	Название сорта	Разновидность	Происхождение	Характеристика устойчивости сортов к		
					сетчатой пятнистости, средний балл (по шкале Афанасенко, 1977)		тёмно-бурой пятнистости, средний балл (по шкале Тырышкина, Михайловой, 1993)
					изолитSw10 (Швеция)	изолитL5 (Лен. обл.)	изолитLB10 (Лен. обл.)
1	1013	Albert	Nigripallidum	Германия	2,8	2,7	2,8
2	1070	Chevalier	Nutans	Швеция	2,1	2,2	2,0
3	3537	English archer	Nutans	Великобритания	2,8	2,7	2,7
4	4249	Donnes	Pallidum	Норвегия	2,9	3,0	3,0
5	4656	Bjorneby	Pallidum	Норвегия	2,6	2,8	2,6
6	6496	Svanhals	Erectum	Швеция	2,2	2,1	1,7
7	8506	Maskin	Pallidum	Норвегия	2,2	2,6	2,8
8	11544	Olli	Pallidum	Финляндия	2,8	2,8	1,9
9	13260	Asplund	Parallelum	Норвегия	2,7	3,0	3,0
10	13261	Jotum	Pallidum	Норвегия	2,2	2,3	2,5
11	13294	Prentice	Nutans	Великобритания	1,9	2,5	2,9
12	15355	Bore	Pallidum	Австралия	2,6	2,6	3,0
13	15364	Abed maja	Nutans	Дания	2,4	2,1	1,6
14	15536	Dore	Pallidum	Швеция	2,6	2,5	2,8
15	15623	Numaen	Pallidum	Норвегия	2,8	3,0	3,0
16	15921	Abed opal	Nutans	Дания	2,1	2,3	2,4
17	16494	Vega	Pallidum	Швеция	1,9	1,4	2,8
18	16497	Stella	Pallidum	Швеция	2,0	2,0	1,8
19	16742	Abed maria	Nutans	Дания	2,5	2,2	1,8
20	16893	Louhi	Nutans	Финляндия	2,0	2,0	2,7
21	16932	Tammi	Parallelum	Финляндия	2,4	2,9	2,9
22	16933	Vankkuri	Nutans	Финляндия	2,0	1,9	2,8

продолжение табл. 1

23	16937	Rex	Medicum	Канада, Онтарио	1,9	2,0	1,6
24	17009	Freja	Nutans	Швеция	2,0	2,2	1,5
25	17013	Varde	Parallelum	Норвегия	3,0	3,0	3,0
26	17016	Herse	Parallelum	Норвегия	2,6	2,7	2,9
27	17017	Bonus	Parallelum	Норвегия	2,1	2,7	2,9
28	17264	Spratt archer	Nutans	Великобрита ния	1,4	1,6	2,0
29	17442	Kenia	Nutans	Дания	2,2	2,3	1,5
30	17451	Rigel	Nutans	Дания	2,3	2,3	2,5
31	17454	Prefect	Rikotense	Великобрита ния	2,3	2,3	3,0
32	17507	Golden archer	Nutans	Австралия, Тасмания	1,9	1,9	2,2
33	17557	Tikkurilla	Pallidum	Финляндия	1,5	2,0	2,2
34	18045	Chevalier	Nutans	Великобритания	1,8	2,2	2,0
35	18409	Bore	Pallidum	Швеция	2,2	2,2	2,1
36	18410	Heimdal	Nutans	Швеция	2,3	2,5	2,7
37	18411	Herta	Nutans	Швеция	2,0	2,0	1,0
38	18412	Rica	Nutans	Швеция	2,1	1,8	1,8
39	18413	Stallar	Nutans	Швеция	2,0	2,0	1,5
40	18419	Balder	Nutans	Швеция	2,8	2,9	3,0
41	18502	Asa	Pallidum	Швеция	2,4	2,5	2,1
42	18530	Pirkka	Pallidum	Финляндия	3,0	3,0	3,0
43	18815	Carlsberg 2	Nutans	Дания	2,2	2,4	2,8
44	18816	Denso abed	Nutans	Дания	2,0	2,1	1,8
45	18819	Drost Pajbjerg	Nutans	Дания	2,1	2,1	2,5
46	18902	Presto	Pallidum	Швеция	2,0	2,2	2,7
47	19009	Domen	Nutans	Норвегия	2,8	3,0	2,6
48	19010	Ingrid	Nutans	Швеция	2,1	2,3	1,8
49	19031	Opal B.tetrapl.	Nutans	Швеция	3,0	3,0	2,3
50	19035	Jadar 2	Pallidum	Норвегия	2,8	3,0	2,9
51	19037	Jotun	Pallidum	Норвегия	2,5	3,0	2,8
52	19123	Pallas	Nutans	Швеция	3,0	3,0	1,9
53	19178	Lenta	Nutans	Дания	3,0	3,0	2,8
54	19353	Foma svalofs	Nutans	Швеция	3,0	3,0	3,0

продолжение табл. 1

55	19354	Mari svalofs	Nutans	Швеция	3,0	3,0	2,6
56	19359	Otra	Pallidum	Финляндия	3,0	3,0	2,8
57	19360	Paavo	Parallelum	Финляндия	2,8	3,0	3,0
58	19370	Edda II	Pallidum	Швеция	2,9	2,4	3,0
59	19381	Weibulls puke	Nutans	Швеция	2,1	2,1	2,5
60	19447	Anita	Glabriparallelum	Норвегия	3,0	3,0	3,0
61	19460	Sunna	Nutans	Германия	1,5	1,6	3,0
62	19485	Puke II	Nutans	Швеция	2,9	3,0	2,8
63	19658	Birgitta	Nutans	Швеция	2,8	2,8	1,9
64	19664	Ariel	Nutans	Франция	2,7	3,0	1,4
65	19807	Drake	Nutans	Швеция	2,7	3,0	3,0
66	19808	Deba abed	Nutans	Дания	2,2	2,1	2,7
67	19912	PajbjergPend	Nutans	Дания	3,0	3,0	3,0
68	19958	Arvo	Nutans	Финляндия	2,8	3,0	2,8
69	20267	Seta	Nutans	Дания	3,0	3,0	2,8
70	20316	Vigdis	Rikotense	Норвегия	2,7	3,0	2,8
71	20316	Lise	Glabriparallelum	Норвегия	2,9	3,0	3,0
72	20320	Hellas	Erectum	Швеция	2,2	2,8	2,0
73	20321	Кристина	Nutans	Швеция	2,7	2,5	2,6
74	20458	Clara	Nutans	Швеция	2,7	3,0	2,0
75	20478	Nordlys	Parallelum	Норвегия	2,8	3,0	2,8
76	20483	Britta	Nutans	Германия	2,6	3,0	2,7
77	20489	Mala Abed	Nutans	Дания	2,5	2,8	2,6
78	20490	LofaAbed	Nutans	Дания	2,5	3,0	3,0
79	20508	Arla	Erectum	Швеция	2,8	3,0	2,8
80	20510	Dore	Nutans	Швеция	2,3	2,5	2,7
81	20866	WW cilla	Nutans	Швеция	3,0	3,0	2,8
82	20923	Arabische	Duplinigrum	Германия	2,3	2,3	2,4
83	21669	Gunilla	Nutans	Швеция	2,9	3,0	1,4
84	21670	Visir	Nutans	Швеция	2,8	2,8	2,9
85	21671	Mona	Nutans	Швеция	3,0	2,8	2,1
86	21674	Karri	Nutans	Финляндия	2,8	3,0	3,0

продолжение табл. 1

87	21682	Paloma	Nutans	Франция	2,8	3,0	3,0
88	21687	WW wing	Nutans	Швеция	2,4	2,5	1,2
89	21690	WW Tellus	Nutans	Швеция	1,5	1,5	1,5
90	21834	Etu	Pallidum	Финляндия	2,5	2,5	2,6
91	21879	Rupal (sv 655)	Erectum	Швеция	2,5	2,3	2,7
92	21887	Bomi	Nutans	Дания	2,5	2,2	1,7
93	21931	Senat SV VG	Nutans, Erectum	Швеция	2,4	1,8	1,3
94	21992	Suvi Jo 0747	Parallelum	Финляндия	2,1	1,8	1,8
95	22004	Ansgar	Nutans	Швеция	2,5	2,8	2,5
96	22007	Siri	Nutans	Дания	2,1	2,4	1,9
97	22127	Nordal	Nutans	Дания	2,0	2,2	1,9
98	22312	Mojar	Nutans	Норвегия	2,2	2,0	1,9
99	22323	Flavina	Nutans	Швеция	2,3	2,0	2,4
100	22344	Simba	Nutans	Швеция	2,7	2,4	2,6
101	23664	Ringue	Pallidum	Норвегия	2,3	2,4	2,7
102	23898	Olve	Nutans	Швеция	2,2	3,0	2,5
103	23902	Prisca (WW62)	Nutans	Швеция	2,2	2,5	2,6
104	23922	Ida (WW6405)	Nutans	Швеция	2,0	3,0	3,0
105	24004	Tunga	Pallidum	Норвегия	3,0	2,5	3,0
106	24005	Griar	Parallelum	Норвегия	3,0	3,0	3,0
107	25108	Duks	Nutans	Дания	3,0	3,0	3,0
108	25118	Zita Pajbjerg	Nutans	Дания	2,4	2,2	1,8
109	25119	Salka	Nutans	Дания	2,0	2,4	2,8
110	25128	Welam Weibu	Nutans	Швеция	1,5	2,0	1,7
111	25960	Tron Sejet	Nutans	Дания	2,3	2,6	2,3
112	25962	Nery Sejet	Nutans	Дания	1,9	2,6	2,4
113	26192	Pokko (Hanki)	Parallelum	Финляндия	2,0	2,2	2,8
114	26209	Potra (Hankija)	Parallelum	Финляндия	2,0	1,8	2,9
115	26806	Gula Abed	Nutans	Дания	2,7	2,6	2,3
116	26913	Silja	Parallelum	Финляндия	2,1	2,4	2,9
117	26916	Harry	Erectum	Швеция	2,3	2,7	3,0
118	27406	Moyjar	Nutans	Норвегия	1,9	2,7	2,8

продолжение табл. 1

119	27407	Yrjar	Pyramidatum	Норвегия	2,6	2,4	3,0
120	27465	Susan	Nutans	Франция	2,8	2,8	2,7
121	27566	Gunhild	Nutans	Дания	2,2	2,6	2,9
122	27567	Caja	Nutans	Дания	2,3	2,3	2,3
123	27568	Jonna	Nutans	Дания	2,7	2,5	2,8
124	27712	Ola	Pallidum	Швеция	2,3	2,3	2,7
125	27936	Lina	Nutans	Швеция	2,0	2,7	3,0
126	27949	Keti	Nutans	Дания	3,0	3,0	1,9
127	27955	Porter	Nutans	Великобритания	2,5	2,4	2,8
128	27972	Simon	Nutans	Франция	1,7	2,4	1,9
129	28001	Apex	Nutans	Нидерланды	2,5	2,3	2,8
130	28149	Birka	Nutans	Швеция	1,6	1,6	2,2
131	28190	Kilta	Parallelum	Финляндия	2,6	2,8	3,0
132	28909	Mikkel Sejet	Nutans	Дания	2,5	2,5	2,7
133	28910	Odin	Nutans	Дания	1,8	2,0	2,8
134	28912	Romi Abed	Nutans	Дания	3,0	3,0	2,3
135	28940	SuneSejet	Nutans	Дания	1,9	2,3	2,6
136	28944	Robert Sejet	Nutans	Дания	2,5	2,4	2,6
137	28947	Arena	Nutans	Германия	2,5	2,5	2,8
138	28990	Drost A	Nutans	Дания	2,4	2,8	2,5
139	29161	Hulda	Nutans	Швеция	2,1	2,5	2,5
140	29162	Benedicte	Nutans	Швеция	1,4	1,0	1,5
141	29191	Bamse	Pallidum	Швеция	1,8	1,9	2,3
142	29234	Bingo Carlsbe	Erectum	Дания	2,2	2,3	2,3
143	29421	Patrik	Nutans	Швеция	2,0	3,0	2,5
144	29615	Canor Carlsbe	Nutans	Дания	2,3	3,0	1,8
145	29761	Magda	Nutans	Швеция	2,0	3,0	1,2
146	29774	Galant Carlsbe	Nutans	Дания	2,8	3,0	2,7
147	29775	Canut Carlsbe	Nutans	Дания	2,2	2,4	1,7
148	29776	Camir Carlsbe	Nutans	Дания	1,7	3,0	1,8
149	29876	Rauto	Pallidum	Финляндия	1,2	1,0	2,1
150	29877	Laari	Pallidum	Финляндия	1,3	1,3	2,3

продолжение табл. 1

151	29878	Haaraniemi	Pallidum, Parallelum	Финляндия	1,7	2,3	2,0
152	29879	AbedAnna	Nutans	Дания	3,0	3,0	3,0
153	29880	Trysil	Pallidum, Parallelum	Норвегия	1,5	1,0	2,7
154	29969	Frost	Pallidum	Швеция	2,0	2,1	2,1
155	29984	Gunnar	Nutans	Швеция	3,0	3,0	3,0
156	29993	Verner (WW-7)	Pallidum	Швеция	1,4	2,1	2,5
157	30046	Frag	Pallidum	Норвегия	3,0	3,0	3,0
158	30048	Polar	Pallidum	Норвегия	2,3	3,0	3,0
159	30050	Refsum	Nutans	Норвегия	1,8	1,5	2,5
160	30051	Formula	Nutans	Швеция	1,8	2,8	1,7
161	30052	Annika	Nutans	Швеция	2,3	1,3	2,4
162	30053	Stallar II	Nutans	Швеция	3,0	3,0	2,5
163	30054	Gute	Nutans	Швеция	1,3	1,0	1,4
164	30056	Ellinor	Nutans	Швеция	1,7	2,0	2,0
165	30061	Caruso	Nutans	Дания	2,7	2,1	2,3
166	30067	Goldie	Nutans	Швеция	1,9	2,1	3,0
167	30374	Caminant	Nutans	Эстония	1,5	1,5	1,5
168	30431	Princesse	Nutans	Германия	1,9	2,0	3,0
169	30491	Acta Abed	Nutans	Дания	3,0	3,0	3,0
170	30574	Filippa	Nutans	Швеция	2,0	2,4	2,2
171	30575	Karin	Pallidum	Швеция	2,0	2,2	2,9
172	30576	Kinnan	Nutans	Швеция	2,8	2,7	2,5
173	30577	Svani	Nutans	Швеция	3,0	2,6	2,7
174	30821	Annabel	Nutans	Германия	1,6	2,3	2,9
175	30873	Mentor	Nutans	Дания	2,3	2,1	2,8
176	30948	Cecilia	Nutans	Швеция	2,5	2,2	3,0

Таблица 2. Результаты полевых скрещиваний между устойчивыми к возбудителям пятнистостей и восприимчивыми образцами ячменя

№п/п	Комбинация скрещивания	Кол-во полученных зерен, шт.
1	Ingve x Pirkka	15
2	NDB 112 x к-15811	12
3	NDB 112 x к-19979	17
4	Pirkka x Aidas *	80
5	Pirkka x к-23874 *	75
6	Ранний 1 x Pirkka *	68
7	Ранний 1 x к-15812	12
8	Зерноградский 813 x Ранний 1 *	76
9	Зерноградский 813 x Pirkka *	62
10	Pirkka x Зерноградский 813 *	71
11	NDB 112 x к-15812	20
12	Pirkka x Зерноградский 584	29
13	Pirkka x Оренбургский 15	13
14	Pirkka x к-29709	12
15	Ingve x Pirkka	15
16	CI 9819 x CI 4929	34
17	к-20019 x CI 9825	38
18	к-20019 x CI 4207 *	70
19	к-20019 x CI 739 *	85
20	CI 8755 x к-25282	25
21	CI 4207 x Tifang	18
22	CI 9825 x CI 4929	31
23	CI 9825 x CI 739	15
24	CI 9825 x Tifang	10
25	Pirkka x Пастбищный	18
26	Ingve x Ранний 1	28
27	Pirkka x к-30451	11
28	Pirkka x Ранний 1	18
29	Harrington x к-29192	50
30	Harrington x Ранний 1	27
31	Harbin x CI 5791	19
32	Harrington x CI 5791	21
33	Harrington x CI 2330	19
34	Pirkka x Оренбургский 15	23
35	Harrington x CI 8755	22
36	Pirkka x Пастбищный	29

продолжение табл. 2

37	Pirkka x к-15812	15
38	Harrington x CI 9825	50
39	Ранний 1 x Оренбургский 15	51
40	Ранний 1 x Пастбищный	12
41	Пастбищный x Ранний 1	54
42	CI 9825 x CI 9819	53
43	CI 9825 x CI 5791	30
44	CI 5791 x Prior	10
45	CI 9825 x Harrington	16
46	Harrington x Пастбищный	17
47	Pirkka x Зерноградский 584	18
48	Задонский 8 x Pirkka	12
49	Оренбургский 15 x Зерноградский 584 *	65
50	Оренбургский 15 x Нутанс 778 *	68
51	Оренбургский 15 x Задонский 8 *	66
52	Нутанс 778 x Оренбургский 15 *	79
53	Оренбургский 15 x к-29709 *	65
54	Пастбищный x Нутанс 778 *	60
55	Задонский 8 x Оренбургский 15 *	56
56	Ingve x Оренбургский 15 *	57
57	Задонский 8 x Ingve *	60
58	Оренбургский 15 x NDB 112 *	65
59	Morex x к-15812 *	65
60	Morex x к-15811 *	62
61	CI 798 x Bowman	12
62	к-19979 x NDB 112 *	69
63	Bowman x CI 798 *	70
64	к-19979 x Bowman *	63
65	Нутанс 778 x Пастбищный *	60
66	Задонский 8 x Пастбищный *	65
67	к-27577 x Зерноградский 584 *	61

*** - комбинации скрещивания, отобранные для работы в культуре пыльников
ячменя**

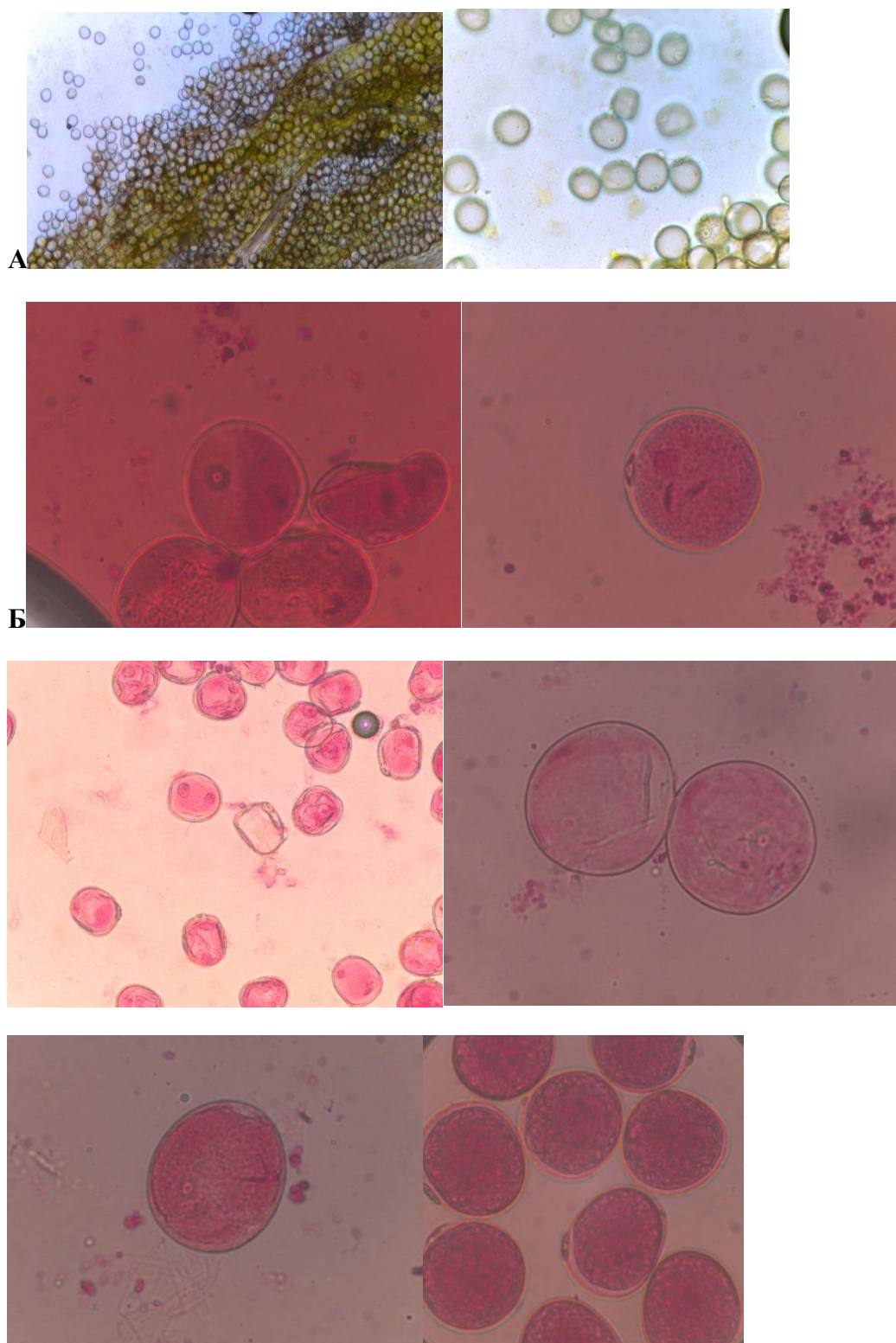


Рис. 1. Пыльцевые зерна ячменя: **А** - неокрашенные микроспоры в тканях пыльника; **Б** – окрашенные микроспоры с видимыми оболочками, порами и ядрами

Таблица 3. Характеристика ювенильной устойчивости ДЛ к изолятам гриба *P. teres f. teres* разного географического происхождения в комбинации скрещивания «А»

№п/п	ДЛ	Тип реакции на заражение изолятами <i>P. teres f. teres</i> , средний балл по трем повторностям (по шкале Афанасенко, 1977)								
		L5	L9	L11	A5	N10	Bel7	Bel23	Sw13.2	Can15
1	A 1	2,0	2,1	2,0	2,0	2,3	-	2,0	2,2	2,3
2	A 2	2,0	1,8	1,9	1,8	1,7	1,6	1,7	1,8	1,8
3	A 3	2,3	2,3	2,1	2,0	2,0	-	2,2	2,1	2,1
4	A 4	3,0	3,0	3,0	3,0	2,8	3,0	3,0	3,0	3,0
5	A 5	2,7	2,7	2,5	2,5	2,7	2,7	3,0	2,5	2,5
6	A 7	2,0	2,3	2,0	2,3	2,0	2,3	2,3	2,0	2,0
7	A 8	2,3	2,3	3,0	2,3	2,4	2,4	2,5	2,7	2,7
8	A 10	2,0	2,0	2,2	2,0	2,0	2,0	2,2	2,0	2,4
9	A 11	2,7	2,5	2,5	2,5	2,5	-	2,5	2,7	2,7
10	A 12	2,0	2,8	2,1	2,0	2,0	2,0	2,0	2,6	2,4
11	A 14	2,0	2,0	2,0	2,0	2,0	2,0	2,0	2,0	2,3
12	A 16	2,8	2,7	2,8	2,8	2,8	3,0	3,0	3,0	3,0
13	A 17	2,0	2,3	2,5	2,1	2,5	2,5	2,5	2,5	2,2
14	A 18	3,0	3,0	2,8	3,0	3,0	-	-	2,8	2,8
15	A 19	2,2	2,5	2,5	2,5	2,7	2,5	2,7	2,7	2,7
16	A 20	2,5	2,5	2,5	2,5	2,5	2,7	2,5	2,5	2,5
17	A 21	2,7	2,7	2,8	2,8	2,7	3,0	2,8	2,8	3,0
18	A 22	3,0	3,0	3,0	3,0	3,0	3,0	3,0	3,0	3,0
19	A 23	2,3	2,5	2,3	2,2	2,2	2,5	2,5	-	2,5
20	A 25	2,7	2,9	2,7	2,7	2,9	2,7	2,9	3,0	3,0
21	A 26	3,0	3,0	3,0	3,0	3,0	3,0	3,0	3,0	3,0
22	A 27	2,0	2,0	2,0	2,0	2,5	2,0	2,0	2,0	2,0
23	A 28	3,0	2,5	3,0	2,7	2,7	3,0	2,8	-	3,0
24	A 29	3,0	3,0	-	-	3,0	-	-	-	-
25	A 30	3,0	3,0	3,0	3,0	3,0	3,0	3,0	3,0	3,0

продолжение табл. 3

26	A 31	2,5	2,8	2,8	2,5	2,5	2,7	2,8	2,8	2,8
27	A 32	3,0	3,0	-	-	3,0	-	-	-	-
28	A 34	2,1	2,6	2,3	2,2	2,6	2,3	2,3	2,5	2,3
29	A 35	3,0	3,0	3,0	3,0	3,0	3,0	2,8	3,0	3,0
30	A 36	2,0	2,2	2,0	2,2	2,2	2,0	2,3	2,0	2,2
31	A 39	2,0	2,0	2,0	2,2	2,0	2,2	2,	2,3	2,8
32	A 40	2,0	2,2	2,0	2,0	1,8	2,0	2,0	-	2,2
33	A 41	3,0	3,0	3,0	2,8	3,0	2,7	3,0	3,0	2,8
34	A 43	2,3	2,3	2,0	2,5	2,5	2,3	2,5	-	2,0
35	A 44	2,7	2,7	2,8	2,8	2,8	2,9	2,7	2,9	2,8
36	A 45	3,0	3,0	3,0	3,0	-	-	-	-	-
37	A 46	3,0	3,0	3,0	3,0	3,0	3,0	3,0	3,0	2,9
38	A 47	2,9	3,0	2,9	3,0	-	-	-	-	-
39	A 48	3,0	3,0	3,0	3,0	3,0	3,0	3,0	2,9	3,0
40	A 49	2,4	2,5	2,5	2,5	2,8	2,7	2,3	2,5	2,5
41	A 51	2,6	2,7	2,5	2,2	2,3	2,0	2,3	2,3	2,3
42	A 53	2,0	2,3	2,3	2,5	2,3	2,5	2,7	2,5	2,5
43	A 54	2,2	2,2	2,3	2,2	2,3	2,3	2,2	2,3	2,3
44	A 55	2,5	2,5	2,5	2,5	2,8	2,5	2,5	2,5	2,3
45	A 56	2,4	2,2	2,2	2,2	2,4	2,5	2,5	2,8	2,5
46	A 58	2,0	2,2	2,0	2,2	2,3	2,0	2,2	2,3	2,2
47	A 59	2,0	2,2	2,0	2,1	2,5	1,5	2,0	2,1	2,2
48	A 60	3,0	3,0	3,0	3,0	3,0	3,0	3,0	3,0	3,0
49	A 62	2,0	2,5	2,0	2,6	2,5	2,3	2,3	2,3	2,4
50	A 63	2,0	2,0	2,0	2,0	2,2	2,2	2,0	2,0	2,2
51	A 64	3,0	3,0	3,0	3,0	3,0	3,0	3,0	3,0	3,0
Родители:	Пиркса (P1)	3,0	3,0	2,8	3,0	3,0	3,0	3,0	3,0	2,9
	к-23874 (P2)	2,0	1,7	1,8	2,0	2,0	1,8	1,8	2,0	1,9

**Таблица 4. Характеристика устойчивости проростков ДЛ в комбинации скрещивания «В» к
изолятам гриба *P.teres f. teres* разного географического происхождения**

№п/п	ДЛ	Тип реакции к изолятам <i>P.teres f. teres</i> , средний балл по трем повторностям (по шкале Афанасенко, 1977)								
		L5	L9	L11	A5	N10	Bel7	Bel23	Sw13.2	Can15
1	В 1	3,0	3,0	2,8	3,0	2,8	3,0	3,0	3,0	3,0
2	В 2	2,8	3,0	2,7	2,8	3,0	3,0	3,0	2,8	3,0
3	В 3	2,3	3,0	2,3	2,0	2,0	3,0	3,0	2,3	3,0
4	В 4	3,0	3,0	3,0	3,0	3,0	3,0	3,0	3,0	3,0
5	В 5	2,5	2,8	1,5	2,3	2,7	3,0	3,0	3,0	2,8
6	В 6	2,6	2,4	2,4	2,5	2,5	2,7	2,5	2,5	2,5
7	В 7	2,0	1,5	1,8	2,2	2,0	2,2	2,0	2,0	2,2
8	В 8	2,7	3,0	2,9	2,9	3,0	2,9	2,9	2,9	3,0
9	В 9	2,9	3,0	2,6	3,0	3,0	3,0	3,0	2,9	2,9
10	В 11	1,8	2,3	2,2	2,5	2,6	2,6	2,3	2,6	2,6
11	В 12	1,0	2,0	1,0	1,3	1,8	2,0	2,2	2,0	2,0
12	В 13	1,9	2,0	1,6	1,6	2,3	2,5	2,0	2,5	2,5
13	В 16	2,3	2,6	2,9	3,0	2,6	2,6	2,6	3,0	2,6
14	В 17	2,6	3,0	3,0	3,0	3,0	3,0	3,0	3,0	3,0
15	В 18	2,8	3,0	3,0	2,8	3,0	2,8	2,8	3,0	3,0
16	В 19	2,3	2,5	2,3	2,5	2,5	2,5	2,5	2,8	2,5
17	В 20	2,3	2,4	2,4	2,4	2,5	3,0	2,8	2,5	2,4
18	В 21	2,8	2,2	2,1	2,5	2,5	2,5	2,5	2,5	2,5
19	В 22	2,3	1,8	1,8	2,0	2,2	2,2	2,2	2,2	2,2
20	В 23	2,5	2,5	2,5	2,8	2,5	2,5	2,5	2,5	2,5
21	В 24	3,0	3,0	2,8	2,8	2,8	3,0	2,8	2,6	2,8
22	В 27	2,5	2,8	2,5	2,7	2,7	2,7	2,6	2,7	2,7
23	В 28	2,5	2,5	2,5	2,5	2,5	2,7	2,5	2,8	2,5
24	В 29	2,0	2,0	3,0	2,5	2,5	2,5	2,5	2,5	3,0
25	В 30	2,5	2,5	2,8	2,5	2,5	2,5	2,5	2,5	2,8

продолжение табл. 4

26	B 31	2,0	2,5	1,5	1,9	2,5	2,0	2,5	2,0	2,0
27	B 32	2,0	2,5	1,6	2,0	2,4	2,5	2,3	2,3	2,0
28	B 33	2,3	2,8	2,2	2,3	2,2	2,8	2,5	2,6	2,5
29	B 34	2,5	2,8	2,3	2,0	2,5	2,3	2,5	2,6	2,5
30	B 35	2,8	3,0	2,7	3,0	3,0	3,0	3,0	3,0	3,0
31	B 36	3,0	2,8	3,0	2,8	3,0	2,8	3,0	2,8	3,0
32	B 37	2,8	3,0	2,9	2,8	3,0	2,9	3,0	2,8	2,8
33	B 38	2,9	2,5	2,8	2,8	2,9	3,0	2,9	3,0	3,0
34	B 39	2,0	2,3	2,1	2,5	2,0	2,5	1,8	2,0	2,2
35	B 40	1,5	1,9	2,3	2,1	2,1	2,4	2,2	2,0	2,0
36	B 41	2,9	3,0	3,0	2,9	3,0	3,0	2,9	2,9	3,0
37	B 42	3,0	3,0	3,0	3,0	2,8	2,8	3,0	3,0	3,0
38	B 44	2,8	2,4	2,5	2,8	2,5	2,7	2,5	2,8	2,5
39	B 45	2,5	2,5	2,6	2,5	2,5	2,5	2,5	2,5	2,6
40	B 46	2,7	2,8	2,7	2,8	2,8	2,6	2,6	2,6	2,6
41	B 48	2,0	1,5	1,5	2,0	2,2	2,2	2,0	2,2	2,0
42	B 49	2,7	1,8	1,3	2,3	2,5	2,1	2,3	2,3	2,0
43	B 50	2,0	2,2	1,8	2,0	2,2	2,0	2,0	2,0	2,1
44	B 51	2,5	2,7	2,7	2,8	2,7	2,8	2,8	2,7	2,7
45	B 52	2,8	3,0	3,0	2,8	3,0	3,0	2,5	3,0	3,0
46	B 53	2,6	3,0	3,0	3,0	2,8	2,9	3,0	3,0	3,0
47	B 54	2,9	2,6	3,0	2,9	3,0	3,0	3,0	3,0	2,9
48	B 55	2,4	2,5	2,4	2,4	2,5	2,7	2,4	2,6	2,5
49	B 56	2,4	3,0	2,5	2,6	2,8	2,6	2,8	2,8	2,8
50	B 57	2,5	2,5	2,7	2,7	2,7	3,0	2,9	2,9	2,5
51	B 58	2,8	2,5	2,8	3,0	2,8	3,0	2,8	2,8	3,0
52	B 59	2,3	2,7	2,7	2,5	2,7	2,5	2,5	2,5	2,5
53	B 60	2,0	2,0	1,6	1,5	2,0	2,1	1,9	2,0	2,0
54	B 61	3,0	3,0	2,7	3,0	3,0	2,9	2,9	3,0	3,0

продолжение табл. 4

55	B 62	2,7	2,6	2,5	2,7	2,5	2,7	2,9	2,9	2,9
56	B 63	2,7	2,8	2,8	3,0	2,7	2,8	2,8	2,8	2,8
57	B 64	2,1	2,2	2,0	2,0	2,0	2,2	2,2	2,0	2,1
58	B 66	2,1	1,6	2,0	2,1	2,1	1,8	2,1	2,1	2,5
59	B 67	2,9	2,7	2,7	2,1	2,1	2,6	2,6	2,5	2,5
60	B 69	2,8	3,0	3,0	2,8	3,0	2,8	3,0	2,8	2,8
61	B 70	2,6	2,5	2,2	2,2	2,6	2,5	2,5	2,8	2,6
62	B 71	3,0	3,0	2,9	2,7	3,0	3,0	3,0	3,0	2,8
63	B 73	3,0	3,0	2,7	2,6	3,0	2,9	3,0	2,9	2,8
64	B 74	3,0	2,8	3,0	3,0	3,0	2,8	3,0	3,0	3,0
65	B 75	2,5	2,0	2,5	2,5	2,5	2,5	2,5	2,5	2,5
66	B 77	2,8	2,8	2,6	2,6	2,8	2,7	3,0	2,8	2,8
67	B 78	2,5	2,6	2,0	2,5	2,0	2,2	2,5	2,0	2,6
68	B 79	2,4	2,5	2,9	2,8	2,8	3,0	2,8	2,8	2,8
69	B 80	1,9	1,5	2,2	1,6	2,3	2,0	2,3	2,0	2,0
70	B 81	2,9	2,7	2,9	3,0	2,8	2,8	2,9	2,7	2,9
71	B 82	2,7	2,5	2,0	2,5	2,3	2,5	2,5	2,3	2,5
72	B 83	1,8	2,3	2,0	2,0	2,3	2,0	2,0	2,3	2,0
73	B 84	2,6	2,6	3,0	2,7	2,7	2,6	2,6	2,7	2,8
74	B 85	2,0	2,0	2,0	2,5	2,2	2,8	2,3	2,3	2,0
75	B 86	2,8	2,8	2,5	2,8	3,0	3,0	2,8	2,6	2,6
76	B 87	2,3	2,4	2,4	2,5	2,3	2,3	2,2	2,2	2,5
77	B 88	3,0	3,0	2,8	3,0	3,0	3,0	2,8	3,0	3,0
78	B 89	1,8	1,7	2,0	2,0	2,0	2,0	2,3	2,0	2,0
79	B 90	2,0	2,0	1,6	2,5	2,6	2,7	2,6	2,4	2,4
80	B 91	2,2	2,0	2,7	2,0	2,3	2,5	2,2	2,5	2,5
81	B 92	2,9	3,0	2,9	3,0	2,7	3,0	2,7	3,0	3,0
82	B 93	2,5	2,5	2,5	2,3	2,3	2,2	2,5	2,5	2,5
83	B 94	2,4	2,3	2,5	2,2	2,4	2,4	2,4	2,5	2,7

продолжение табл. 4

84	B 96	2,5	2,3	2,5	2,3	2,5	2,3	2,5	2,6	2,6
85	B 97	2,7	2,0	2,3	3,0	2,8	2,3	2,5	2,5	2,5
86	B 98	2,0	2,0	1,5	2,0	2,0	2,2	2,1	2,1	2,0
87	B 99	2,8	2,5	2,8	2,8	2,7	2,6	2,7	2,7	2,7
88	B 100	3,0	2,9	3,0	2,9	3,0	3,0	2,9	3,0	3,0
89	B 101	1,8	2,0	1,7	1,8	2,0	2,1	2,2	2,0	2,0
90	B 102	2,6	2,5	2,6	2,6	2,6	2,6	2,6	2,8	2,6
91	B 103	2,1	1,8	1,6	2,0	2,2	2,5	2,0	2,0	2,0
92	B 104	1,8	1,9	2,0	2,0	2,0	2,5	2,1	2,1	2,1
93	B 105	1,8	1,5	1,3	2,0	2,0	1,8	2,0	1,5	2,0
94	B 106	2,0	2,3	1,8	2,0	2,3	2,3	2,0	2,3	2,3
95	B 107	2,8	2,8	2,5	2,5	2,8	2,5	2,6	2,8	2,8
96	B 108	2,9	2,9	2,9	3,0	3,0	2,8	3,0	3,0	3,0
97	B 109	2,8	2,8	1,9	2,6	2,8	2,6	2,6	2,7	2,8
98	B 110	2,8	3,0	3,0	2,9	2,9	3,0	3,0	2,8	3,0
99	B 111	1,8	1,8	1,0	1,8	1,8	2,3	2,0	2,0	2,0
100	B 113	2,6	3,0	2,6	2,6	3,0	2,8	3,0	2,6	2,8
101	B 115	2,6	3,0	3,0	2,6	2,8	2,4	2,8	2,7	2,8
102	B 117	2,7	3,0	2,8	3,0	2,8	3,0	2,8	3,0	3,0
103	B 118	2,7	2,8	3,0	3,0	3,0	2,8	3,0	2,8	3,0
104	B 119	2,8	3,0	2,8	3,0	2,8	2,8	3,0	3,0	3,0
105	B 121	2,0	2,5	2,3	2,0	2,3	2,2	2,2	2,2	2,5
106	B 122	2,5	2,5	2,0	2,5	2,5	2,5	2,5	2,5	2,7
107	B 123	2,4	2,1	2,4	2,5	2,5	2,5	2,4	2,4	2,4
108	B 124	2,0	1,7	1,7	2,2	2,5	2,0	2,2	2,0	2,1
109	B 125	2,0	2,1	1,0	1,8	2,0	2,0	2,1	2,1	2,0
110	B 128	2,8	3,0	2,2	2,6	2,6	2,6	2,0	2,5	2,5
111	B 129	2,5	2,5	2,3	2,5	2,5	2,5	2,5	2,5	2,5
112	B 130	2,8	2,7	2,7	2,6	2,8	2,5	2,6	2,8	2,7

продолжение табл. 4

113	B 131	3,0	2,8	3,0	2,9	3,0	3,0	3,0	3,0	3,0
114	B 132	2,7	2,8	2,7	3,0	2,8	2,8	2,8	2,8	3,0
115	B 133	2,3	2,0	2,3	2,5	2,5	2,5	2,8	2,5	2,5
116	B 134	2,5	2,3	2,5	2,3	2,5	2,5	2,8	2,5	2,5
117	B 135	3,0	2,8	2,7	2,8	2,8	3,0	3,0	2,8	3,0
118	B 136	2,6	2,6	2,9	2,9	2,6	2,8	2,6	2,8	2,8
119	B 137	2,9	2,7	3,0	3,0	2,9	3,0	3,0	2,8	2,9
120	B 138	2,8	2,8	2,2	2,3	2,3	3,0	2,5	2,5	2,8
121	B 140	3,0	2,7	3,0	3,0	3,0	2,6	3,0	3,0	3,0
122	B 142	2,7	2,7	2,5	2,5	2,7	2,5	2,5	2,7	2,7
123	B 143	3,0	2,7	3,0	2,8	2,7	3,0	3,0	2,8	3,0
124	B 144	2,5	2,7	2,5	2,6	2,7	2,5	2,7	2,5	2,5
125	B 145	2,3	2,5	1,5	2,3	2,0	2,3	2,5	2,3	2,0
126	B 146	2,5	2,7	3,0	2,7	3,0	3,0	2,7	2,9	2,9
127	B 147	2,8	3,0	2,8	3,0	2,8	3,0	3,0	3,0	3,0
128	B 148	2,9	2,9	2,9	2,9	2,9	2,8	3,0	3,0	3,0
129	B 150	2,0	1,8	2,0	2,0	2,3	2,3	2,0	2,0	2,0
130	B 151	2,8	2,6	2,8	2,5	2,5	2,5	2,6	2,8	2,5
131	B 152	2,0	1,6	2,0	1,8	2,0	2,0	1,6	2,0	2,2
132	B 154	2,0	2,0	2,3	2,0	2,3	2,0	2,2	2,0	2,0
133	B 155	3,0	3,0	2,9	3,0	3,0	2,9	2,9	3,0	3,0
134	B 156	3,0	2,9	2,9	2,7	2,8	3,0	3,0	3,0	3,0
135	B 157	2,0	1,5	2,0	2,3	2,0	2,1	2,1	2,3	2,3
136	B 158	2,6	3,0	3,0	2,6	3,0	3,0	2,9	2,9	3,0
137	B 159	2,9	3,0	2,8	2,7	3,0	3,0	3,0	2,8	2,7
138	B 160	3,0	2,5	2,7	2,5	2,7	2,5	2,8	2,5	2,8
139	B 161	2,2	2,0	2,3	1,5	2,0	2,2	2,0	2,2	2,0
140	B 162	2,0	2,0	2,5	2,0	2,0	2,5	2,0	2,1	2,2
141	B 163	3,0	3,0	2,8	3,0	2,7	3,0	3,0	3,0	2,8

продолжение табл. 4

142	B 164	3,0	2,8	3,0	3,0	2,8	3,0	2,8	3,0	3,0
143	B 165	2,2	2,7	2,5	2,8	2,8	2,8	2,5	2,5	2,5
144	B 166	2,7	2,7	2,8	2,8	2,8	3,0	3,0	2,8	3,0
145	B 167	2,8	2,3	2,5	3,0	2,5	2,7	2,5	2,5	2,7
146	B 168	3,0	2,2	2,6	2,5	3,0	3,0	3,0	3,0	2,6
147	B 169	2,0	2,0	1,5	2,0	2,5	2,0	2,5	2,0	2,0
148	B 170	3,0	2,7	3,0	2,9	2,9	3,0	2,5	2,5	3,0
149	B 171	3,0	3,0	3,0	2,7	3,0	3,0	3,0	3,0	2,9
150	B 172	1,8	1,5	1,0	2,0	1,8	2,0	2,0	1,8	2,0
151	B 173	2,8	2,5	2,7	2,5	2,7	3,0	2,5	2,8	2,7
152	B 174	3,0	2,8	2,3	3,0	2,8	2,5	3,0	3,0	2,8
153	B 175	1,8	2,0	1,5	2,0	2,0	2,1	2,3	2,0	2,0
154	B 177	2,8	3,0	3,0	3,0	2,8	3,0	3,0	2,9	3,0
155	B 178	3,0	3,0	3,0	2,8	3,0	3,0	2,9	3,0	3,0
156	B 180	3,0	3,0	2,9	2,9	2,9	2,9	3,0	3,0	3,0
157	B 181	2,3	2,0	2,0	2,3	2,0	2,5	2,3	2,0	2,0
158	B 183	3,0	3,0	2,9	2,9	2,9	3,0	3,0	2,9	3,0
159	B 184	2,5	3,0	2,5	2,7	3,0	2,7	2,5	2,5	2,5
160	B 186	3,0	3,0	2,6	3,0	2,8	3,0	3,0	3,0	3,0
161	B 187	1,8	2,1	1,0	1,0	2,1	2,0	2,0	1,7	2,0
162	B 188	2,0	1,8	1,3	2,0	2,0	2,1	2,0	2,0	2,0
163	B 189	1,8	1,8	1,8	2,0	2,0	2,0	2,0	2,0	2,3
164	B 190	2,0	1,5	1,5	2,0	2,3	2,0	2,0	2,0	2,0
165	B 191	3,0	2,8	2,5	2,8	2,3	2,5	2,8	2,8	2,8
166	B 195	2,8	2,8	2,8	2,8	3,0	2,9	3,0	2,8	2,8
167	B 196	2,7	2,5	2,8	2,8	2,8	2,5	2,8	2,8	2,7
168	B 198	1,8	2,0	1,5	1,8	2,0	2,0	2,1	1,9	2,0
169	B 199	2,8	2,8	3,0	3,0	3,0	2,8	3,0	2,8	2,7
170	B 200	1,6	2,3	2,4	2,5	2,3	2,7	2,5	2,5	2,5

продолжение табл. 4

171	В 201	3,0	2,5	2,5	2,8	3,0	3,0	2,8	2,7	2,7
172	В 203	2,0	2,0	1,5	2,0	2,0	2,0	2,0	2,0	2,0
173	В 204	3,0	2,9	3,0	2,9	3,0	3,0	2,9	3,0	3,0
174	В 205	2,1	2,7	2,0	2,5	2,0	2,5	2,0	2,0	2,0
175	В 206	2,4	1,8	2,4	2,2	2,3	2,3	2,5	2,3	2,3
176	В 208	2,8	2,8	2,5	2,7	2,8	3,0	3,0	2,8	2,8
177	В 209	2,8	2,6	2,8	3,0	3,0	2,8	2,7	3,0	3,0
178	В 210	2,7	2,7	3,0	3,0	2,9	2,9	2,9	3,0	2,9
Родители:	Зерноградский 813 (Р1)	3,0	3,0	2,7	2,8	3,0	3,0	3,0	3,0	3,0
	Ранний 1 (Р2)	2,0	2,0	2,0	1,8	2,2	2,0	2,0	2,1	2,0

Таблица 5. Характеристика устойчивости проростков ДЛ к сетчатой пятнистости в комбинации скрещивания «В» с использованием двух методов заражения

№п/п	ДЛ	Тип реакции к <i>P. teres f. teres</i> (изолят – L5), средний балл по трем повторностям			
		метод опрыскивания (по шкале Текауза, 1985)	характеристика устойчивости	капельный метод (по шкале Афанасенко, 1977)	характеристика устойчивости
1	В 1	7,8	В	3,0	В
2	В 2	7,5	В	2,8	В
3	В 3	7,5	В	2,3	П
4	В 4	8,0	В	3,0	В
5	В 5	7,5	В	2,5	В
6	В 6	3,5	У	2,6	В
7	В 7	2,8	У	2,0	У
8	В 8	7,1	В	2,7	В
9	В 9	7,5	В	2,9	В
10	В 11	5,5	П	1,8	У
11	В 12	3,0	У	1,0	У
12	В 13	5,0	У	1,9	У
13	В 16	7,5	В	2,3	П
14	В 17	7,5	В	2,6	В
15	В 18	7,7	В	2,8	В
16	В 19	6,5	В	2,3	П
17	В 20	5,7	В	2,3	П
18	В 21	5,0	У	2,8	В
19	В 22	4,0	У	2,3	П
20	В 23	5,0	У	2,5	В
21	В 24	7,5	В	3,0	В
22	В 27	7,5	В	2,5	В
23	В 28	4,7	У	2,5	В
24	В 29	6,9	В	2,0	У
25	В 30	4,8	У	2,5	В
26	В 31	4,4	У	2,0	У
27	В 32	4,3	У	2,0	У
28	В 33	5,0	У	2,3	П
29	В 34	7,4	В	2,5	В
30	В 35	8,2	В	2,8	В
31	В 36	7,5	В	3,0	В
32	В 37	7,5	В	2,8	В
33	В 38	7,8	В	2,9	В
34	В 39	3,8	У	2,0	У
35	В 40	2,6	У	1,5	У
36	В 41	8,4	В	2,9	В
37	В 42	8,4	В	3,0	В
38	В 44	7,1	В	2,8	
39	В 45	3,5	У	2,5	В
40	В 46	7,0	В	2,7	В
41	В 48	4,0	У	2,0	У

продолжение табл. 5

42	B 49	3,7	У	2,7	В
43	B 50	2,7	У	2,0	У
44	B 51	7,5	В	2,5	В
45	B 52	7,6	В	2,8	В
46	B 53	7,1	В	2,6	В
47	B 54	7,2	В	2,9	В
48	B 55	6,3	В	2,4	П
49	B 56	7,5	В	2,4	П
50	B 57	7,0	В	2,5	В
51	B 58	7,2	В	2,8	В
52	B 59	4,7	У	2,3	П
53	B 60	3,5	У	2,0	У
54	B 61	7,5	В	3,0	В
55	B 62	4,0	У	2,7	В
56	B 63	5,2	П	2,7	В
57	B 64	4,1	У	2,1	У
58	B 66	4,0	У	2,1	У
59	B 67	7,3	В	2,9	В
60	B 69	8,0	В	2,8	В
61	B 70	7,5	В	2,6	В
62	B 71	8,0	В	3,0	В
63	B 73	7,5	В	3,0	В
64	B 74	8,0	В	3,0	В
65	B 75	6,0	В	2,5	В
66	B 77	5,0	У	2,8	В
67	B 78	4,0	У	2,5	В
68	B 79	7,8	В	2,4	П
69	B 80	3,8	У	1,9	У
70	B 81	7,8	В	2,9	В
71	B 82	7,1	В	2,7	В
72	B 83	2,8	У	1,8	У
73	B 84	7,1	В	2,6	В
74	B 85	5,0	У	2,0	У
75	B 86	7,0	В	2,8	В
76	B 87	3,8	У	2,3	П
77	B 88	8,1	В	3,0	В
78	B 89	4,5	У	1,8	У
79	B 90	5,5	П	2,0	У
80	B 91	5,2	П	2,2	П
81	B 92	7,6	В	2,9	В
82	B 93	6,8	В	2,5	В
83	B 94	4,0	У	2,4	П
84	B 96	4,6	У	2,5	В
85	B 97	7,0	В	2,7	В
86	B 98	2,6	У	2,0	У
87	B 99	6,5	В	2,8	В
88	B 100	8,1	В	3,0	В
89	B 101	2,7	У	1,8	У

продолжение табл. 5

90	B 102	4,6	У	2,6	В
91	B 103	3,3	У	2,1	П
92	B 104	4,0	У	1,8	У
93	B 105	3,0	У	1,8	У
94	B 106	5,8	П	2,0	У
95	B 107	4,9	У	2,8	В
96	B 108	7,8	В	2,9	В
97	B 109	6,0	В	2,8	В
98	B 110	7,7	В	2,8	В
99	B 111	2,3	У	1,8	У
100	B 113	5,7	В	2,6	В
101	B 115	6,8	В	2,6	В
102	B 117	7,7	В	2,7	В
103	B 118	8,0	В	2,7	В
104	B 119	7,0	В	2,8	В
105	B 121	4,1	У	2,0	У
106	B 122	4,5	У	2,5	В
107	B 123	4,2	У	2,4	П
108	B 124	2,0	У	2,0	У
109	B 125	3,0	У	2,0	У
110	B 128	5,8	В	2,8	В
111	B 129	5,7	П	2,5	В
112	B 130	4,0	У	2,8	В
113	B 131	8,0	В	3,0	В
114	B 132	7,8	В	2,7	В
115	B 133	4,0	У	2,3	П
116	B 134	3,3	У	2,5	В
117	B 135	7,8	В	3,0	В
118	B 136	5,3	П	2,6	В
119	B 137	8,0	В	2,9	В
120	B 138	5,1	П	2,8	В
121	B 140	7,8	В	3,0	В
122	B 142	3,8	У	2,7	В
123	B 143	7,8	В	3,0	В
124	B 144	4,3	У	2,5	В
125	B 145	4,0	У	2,3	П
126	B 146	5,0	У	2,5	В
127	B 147	8,0	В	2,8	В
128	B 148	8,2	В	2,9	В
129	B 150	2,5	У	2,0	У
130	B 151	5,6	В	2,8	В
131	B 152	2,0	У	2,0	У
132	B 154	2,0	У	2,0	У
133	B 155	8,0	В	3,0	В
134	B 156	8,1	В	3,0	В
135	B 157	3,5	У	2,0	У
136	B 158	7,0	В	2,6	В
137	B 159	7,0	В	2,9	В

продолжение табл. 5

138	В 160	5,3	П	3,0	В
139	В 161	4,5	У	2,2	П
140	В 162	3,0	У	2,0	У
141	В 163	7,8	В	3,0	В
142	В 164	8,1	В	3,0	В
143	В 165	6,8	В	2,2	П
144	В 166	7,5	В	2,7	В
145	В 167	6,8	В	2,8	В
146	В 168	6,9	В	3,0	В
147	В 169	2,8	У	2,0	У
148	В 170	7,7	В	3,0	В
149	В 171	8,0	В	3,0	В
150	В 172	2,0	У	1,8	У
151	В 173	4,6	У	2,8	В
152	В 174	6,8	В	3,0	В
153	В 175	2,5	У	1,8	У
154	В 177	7,9	В	2,8	В
155	В 178	8,0	В	3,0	В
156	В 180	7,8	В	3,0	В
157	В 181	4,0	У	2,3	П
158	В 183	8,0	В	3,0	В
159	В 184	7,1	В	2,5	В
160	В 186	8,1	В	3,0	В
161	В 187	2,5	У	1,8	У
162	В 188	2,3	У	2,0	У
163	В 189	2,0	У	1,8	У
164	В 190	2,1	У	2,0	У
165	В 191	6,5	В	3,0	В
166	В 195	6,6	В	2,8	В
167	В 196	6,8	В	2,7	В
168	В 198	2,3	У	1,8	У
169	В 199	7,7	В	2,8	В
170	В 200	3,9	У	1,6	У
171	В 201	7,0	В	3,0	В
172	В 203	2,2	У	2,0	У
173	В 204	7,8	В	3,0	В
174	В 205	2,8	У	2,1	П
175	В 206	5,8	В	2,4	П
176	В 208	7,5	В	2,8	В
177	В 209	7,8	В	2,8	В
178	В 210	7,5	В	2,7	В
Родители:	Зерноградский 813(P1)	7,8	В	3,0	В
	Ранний 1 (P2)	2,3	У	2,0	У

Условные обозначения: У – устойчивость; В – восприимчивость;
П – промежуточный тип реакции; «-» - отсутствие данных

Таблица 6. Характеристика устойчивости взрослых растений к сетчатой пятнистости в комбинации скрещивания «В» по реакции флаг-листа на заражение *P. teres f. teres* при использовании метода микрокамер и ювенильной устойчивости при заражении капельным методом

№п/п	ДЛ	Тип реакции на заражение <i>P. teres f. teres</i> (изолят –L5), средний балл по трем повторностям (по шкале Афанасенко, 1977)			
		капельный метод заражения проростков	характеристика устойчивости	метод микрокамер при заражении флаг-листа	характеристика устойчивости
1	В 3	2,3	П	2,5	П
2	В 9	2,9	В	3,0	В
3	В 15	-	-	1,0	У
4	В 16	2,3	П	3,0	В
5	В 17	2,6	П	1,0	У
6	В 19	2,3	П	2,0	У
7	В 27	2,5	П	2,0	У
8	В 40	1,5	У	1,5	У
9	В 41	2,9	В	2,7	В
10	В 42	3,0	В	2,5	П
11	В 45	2,5	П	2,5	П
12	В 52	2,8	В	1,0	У
13	В 60	2,0	У	2,0	У
14	В 70	2,6	П	3,0	В
15	В 78	2,5	П	1,0	У
16	В 89	1,8	У	2,0	У
17	В 102	2,6	П	2,7	В
18	В 118	2,7	П	1,5	У
19	В 124	2,0	У	2,6	П
20	В 130	2,8	В	1,5	У
21	В 132	2,7	П	1,0	У
22	В 133	2,3	П	1,5	У
23	В 134	2,5	П	2,8	В
24	В 142	2,7	П	3,0	В
25	В 145	2,3	П	1,0	У
26	В 151	2,8	В	1,0	У
27	В 152	2,0	У	1,0	У
28	В 154	2,0	У	1,0	У
29	В 157	2,0	У	2,5	П
30	В 160	3,0	В	1,0	У
31	В 162	2,0	У	1,0	У

продолжение табл. 6

32	В 166	2,7	П	2,5	П
33	В 170	3,0	В	3,0	В
34	В 172	1,8	У	1,0	У
35	В 178	3,0	В	1,0	У
36	В 180	3,0	В	3,0	В
37	В 187	1,8	У	2,5	П
38	В 188	2,0	У	2,0	У
39	В 199	2,8	В	3,0	В
40	В 203	2,0	У	1,0	У
41	В 204	3,0	В	1,0	У
42	В 206	2,4	П	3,0	В
43	В 209	2,8	В	1,0	У
Родители:	Зерноградский 813 (Р1)	3,0	В	2,7	В
	Ранний 1 (Р2)	2,0	У	1,5	У

Условные обозначения: **У** – устойчивость; **В** – восприимчивость;
П – промежуточный тип реакции; «-» - отсутствие данных

Таблица 7. Характеристика устойчивости проростков и взрослых растений к возбудителю сетчатой пятнистости в комбинации скрещивания «В» (по шкале Текауза, 1985)

№п/п	ДЛ	Тип реакции проростков на инокуляцию <i>P. teres</i> f. <i>teres</i> (изолятL5), средний балл по трем повторностям	Тип реакции флага-листа на заражение <i>P. teres</i> f. <i>teres</i> (изолятL 5), средний балл по трем повторностям
1	В 6	3,5	2,6
2	В 7	2,8	5,0
3	В 12	3,0	4,1
4	В 19	6,5	4,3
5	В 28	4,7	5,0
6	В 31	4,4	5,5
7	В 32	4,3	3,0
8	В 33	5,0	5,7
9	В 39	3,8	5,0
10	В 40	2,6	5,0
11	В 48	4,0	1,5
12	В 50	2,7	5,0
13	В 64	4,1	2,0
14	В 87	3,8	4,0
15	В 91	5,2	3,3
16	В 103	3,3	3,0
17	В 122	4,5	3,0
18	В 124	2,0	3,5
19	В 133	4,0	3,8
20	В 142	3,8	2,7
21	В 152	2,0	4,0
22	В 154	2,0	1,8
23	В 181	4,0	4,0
24	В 190	2,1	2,5
25	В 200	3,9	2,1
Родители:	Зерноградский 813 (P1)	7,8	7,5
	Ранний 1 (P2)	2,3	2,0

Таблица 8. Характеристика устойчивости проростков к возбудителю темно-бурой пятнистости в комбинации скрещивания «В»

№п/п	ДЛ	Тип реакции на заражение изолятами <i>S. sativus</i> , средний балл по трем повторностям (по шкале Фетча, Стеффенсона, 1999)		
		LB1M	NB3Э	PB1Д
1	В 1	7,0	7,0	7,2
2	В 2	8,0	9,0	7,8
3	В 3	7,5	7,0	7,5
4	В 4	5,5	5,5	7,0
5	В 5	6,8	6,0	6,2
6	В 6	7,0	7,5	7,6
7	В 7	3,0	2,0	3,0
8	В 8	7,0	7,0	8,2
9	В 9	7,9	7,6	7,6
10	В 11	2,7	4,0	3,0
11	В 12	6,5	6,0	5,0
12	В 13	6,6	6,0	5,0
13	В 14	4,0	2,4	3,0
14	В 15	-	9,0	7,8
15	В 16	-	7,8	8,0
16	В 17	6,8	7,0	7,0
17	В 18	3,1	6,0	7,1
18	В 19	-	3,0	2,5
19	В 20	4,0	3,0	4,0
20	В 21	3,9	7,0	-
21	В 22	3,0	4,0	4,0
22	В 23	7,5	7,5	7,8
23	В 24	6,5	8,0	7,8
24	В 26	7,9	9,0	8,0
25	В 28	6,0	3,0	7,5
26	В 30	5,6	7,8	7,0
27	В 31	6,0	7,5	7,0
28	В 32	5,5	3,1	5,0
29	В 33	2,5	3,0	4,0
30	В 34	5,7	3,2	3,3
31	В 35	4,2	7,0	4,0
32	В 36	7,0	7,0	5,8
33	В 37	4,0	7,2	7,0
34	В 38	7,0	6,2	6,0
35	В 39	-	7,0	7,0
36	В 40	4,0	5,2	4,0
37	В 41	7,0	7,0	7,0
38	В 42	8,0	9,0	7,9
39	В 44	4,5	2,5	4,5

продолжение табл. 8

40	B 45	4,5	2,0	4,5
41	B 46	7,0	7,0	7,0
42	B 48	3,2	2,8	3,0
43	B 49	6,3	7,2	7,0
44	B 50	-	5,0	6,9
45	B 51	8,0	9,0	8,2
46	B 52	3,7	7,0	6,7
47	B 53	7,0	4,8	4,0
48	B 54	6,8	6,0	6,5
49	B 55	6,0	3,3	6,0
50	B 56	-	7,5	8,5
51	B 57	4,3	7,0	7,0
52	B 58	4,0	6,0	4,0
53	B 59	6,2	6,2	5,3
54	B 60	7,0	9,0	8,0
55	B 61	7,0	7,0	7,0
56	B 62	6,8	7,5	7,0
57	B 63	3,0	5,2	4,0
58	B 64	6,3	6,5	7,0
59	B 66	2,5	3,0	3,7
60	B 67	7,0	7,0	7,0
61	B 69	6,0	7,8	7,8
62	B 70	-	4,1	4,5
63	B 71	3,1	2,4	3,0
64	B 73	3,5	7,0	7,0
65	B 75	6,0	6,0	4,5
66	B 77	6,5	7,0	7,0
67	B 78	5,0	6,5	6,8
68	B 79	3,7	7,0	7,0
69	B 80	6,8	3,2	6,0
70	B 81	6,3	7,3	7,2
71	B 82	5,2	7,0	5,5
72	B 83	4,0	3,0	4,5
73	B 84	4,8	4,8	5,5
74	B 85	3,0	3,8	3,0
75	B 86	3,0	6,8	3,5
76	B 87	6,0	4,0	4,0
77	B 88	4,0	3,5	3,5
78	B 89	3,5	2,8	3,8
79	B 90	3,0	3,0	4,0
80	B 91	4,8	3,0	3,0
81	B 92	4,0	3,5	3,2
82	B 93	3,0	3,0	3,0
83	B 94	5,3	5,0	4,8
84	B 96	-	6,6	7,0
85	B 97	7,3	7,3	7,0
86	B 98	5,0	5,0	6,0
87	B 99	3,3	2,8	5,0

продолжение табл. 8

88	B 100	7,0	7,0	7,3
89	B 101	6,0	4,5	6,3
90	B 102	3,5	2,3	3,5
91	B 103	6,8	7,0	8,0
92	B 104	3,0	2,3	2,7
93	B 105	7,6	8,0	7,8
94	B 106	3,0	2,5	4,0
95	B 107	2,6	4,5	2,8
96	B 108	7,8	7,8	7,8
97	B 109	6,0	6,7	6,0
98	B 110	6,8	6,0	4,8
99	B 111	7,0	6,0	7,0
100	B 113	7,0	5,5	5,5
101	B 115	6,7	7,0	7,0
102	B 117	5,0	3,8	5,0
103	B 119	3,8	6,5	6,8
104	B 121	8,0	7,9	8,0
105	B 122	7,3	7,1	8,0
106	B 123	8,0	8,0	7,8
107	B 124	4,0	5,3	5,5
108	B 125	5,0	5,0	5,1
109	B 128	7,0	7,3	7,0
110	B 129	5,9	7,0	7,0
111	B 130	7,0	6,0	7,0
112	B 131	7,0	7,3	7,1
113	B 132	7,5	7,0	7,3
114	B 133	-	6,5	5,0
115	B 134	6,5	5,0	6,5
116	B 135	8,0	7,8	8,0
117	B 136	5,2	3,0	3,0
118	B 137	7,0	7,0	6,8
119	B 138	5,0	3,5	5,0
120	B 140	7,7	8,0	7,8
121	B 142	5,6	5,0	5,0
122	B 143	4,6	4,5	4,0
123	B 145	4,3	6,0	4,5
124	B 146	5,8	3,0	6,0
125	B 147	7,3	7,0	7,0
126	B 148	7,6	7,0	7,0
127	B 152	6,0	3,5	5,0
128	B 154	4,5	3,0	3,0
129	B 155	7,5	3,0	7,0
130	B 156	7,5	5,2	7,0
131	B 157	5,8	4,0	5,0
132	B 158	4,5	3,8	4,0
133	B 159	3,8	4,0	4,0
134	B 160	7,3	7,0	7,8
135	B 161	7,0	7,3	7,3

продолжение табл. 8

136	В 162	7,4	8,0	8,0
137	В 164	6,3	3,0	5,8
138	В 165	8,1	8,0	8,0
139	В 167	9,0	9,0	8,7
140	В 168	8,5	8,5	8,3
141	В 169	7,0	7,0	7,0
142	В 170	7,3	7,5	7,5
143	В 171	5,6	6,0	6,8
144	В 172	3,0	3,0	3,0
145	В 173	7,0	7,5	7,0
146	В 174	7,0	7,5	7,5
147	В 175	8,0	7,8	7,8
148	В 178	8,0	7,8	8,0
149	В 181	4,0	3,5	3,0
150	В 183	8,3	8,0	8,3
151	В 184	8,0	7,8	8,1
152	В 186	7,5	7,5	7,3
153	В 187	7,7	7,5	7,7
154	В 188	6,1	6,0	6,0
155	В 189	5,8	6,0	6,0
156	В 190	5,0	4,0	5,0
157	В 191	5,6	5,8	5,4
158	В 195	3,0	3,0	4,0
159	В 196	7,8	7,8	7,8
160	В 198	7,5	7,5	7,5
161	В 200	6,0	7,0	7,1
162	В 201	6,0	7,3	7,5
163	В 203	7,0	7,0	7,0
164	В 204	6,3	7,5	6,5
165	В 205	6,0	3,0	5,5
166	В 206	7,0	7,2	7,8
167	В 208	8,8	8,8	9,0
168	В 209	7,5	7,7	7,5
169	В 210	8,0	8,0	8,0
Родители:	Зерноградский 813 (Р1)	3,0	3,8	3,0
	Ранний 1 (Р2)	8,0	9,0	8,7

Условные обозначения: «-» - отсутствие данных

Таблица 9. Характеристика ювенильной устойчивости и устойчивости взрослых растений на заражение возбудителем темно-бурой пятнистости в комбинации скрещивания «В»

№п/п	ДЛ	Тип реакции на заражение <i>C.sativus</i> (изолят LB1M), средний балл по трем повторностям (по шкале Фетча, Стеффенсона, 1999)			
		проростки	характеристика устойчивости	флаг-лист	характеристика устойчивости
1	В 1	7,0	В	5,0	У
2	В 2	8,0	В	7,0	В
3	В 3	7,5	В	7,0	В
4	В 4	5,5	У	5,5	У
5	В 5	6,8	В	6,0	У
6	В 6	7,0	В	7,5	В
7	В 7	3,0	У	2,0	У
8	В 8	7,0	В	5,0	У
9	В 9	7,9	В	6,0	У
10	В 11	2,7	У	2,0	У
11	В 12	6,5	У	5,0	У
12	В 13	6,6	В	5,0	У
13	В 14	4,0	У	4,0	У
14	В 15	-	-	7,8	В
15	В 16	-	-	8,0	В
16	В 17	6,8	В	5,0	У
17	В 18	3,1	У	2,8	У
18	В 19	-	-	3,0	У
19	В 20	4,0	У	4,5	У
20	В 21	3,9	У	5,0	У
21	В 22	3,0	У	4,0	У
22	В 23	7,5	В	7,0	В
23	В 24	6,5	У	5,6	У
24	В 26	7,9	В	9,0	В
25	В 28	6,0	У	3,0	У
26	В 30	5,6	У	6,8	В
27	В 31	6,0	У	7,5	В
28	В 32	5,0	У	3,1	У
29	В 33	2,5	У	3,0	У
30	В 34	5,7	У	3,2	У
31	В 35	4,2	У	7,0	В
32	В 36	7,0	В	7,0	В
33	В 37	4,0	У	7,2	В
34	В 38	7,0	В	6,2	В
35	В 39	-	-	7,0	В
36	В 40	4,0	У	5,2	У
37	В 41	7,0	В	7,0	В
38	В 42	8,0	В	9,0	В

39	B 44	4,5	Y	2,8	Y
40	B 45	4,5	Y	2,0	Y
41	B 46	7,0	B	7,0	B
42	B 48	3,2	Y	2,8	Y
43	B 49	6,3	B	7,2	B
44	B 50	-	-	5,0	Y
45	B 51	8,0	B	9,0	B
46	B 52	3,7	Y	4,0	Y
47	B 53	7,0	B	4,8	Y
48	B 54	6,8	B	6,0	Y
49	B 55	6,0	Y	3,3	Y
50	B 56	-	-	7,5	B
51	B 57	4,3	Y	5,0	Y
52	B 58	4,0	Y	5,0	Y
53	B 59	6,2	Y	5,0	Y
54	B 60	7,0	B	8,0	B
55	B 61	7,0	B	8,0	B
56	B 62	6,8	B	7,5	B
57	B 63	3,0	Y	4,2	Y
58	B 64	6,3	Y	5,5	Y
59	B 66	2,5	Y	3,0	Y
60	B 67	7,0	B	7,0	B
61	B 69	6,0	Y	7,8	B
62	B 70	-	-	4,8	Y
63	B 71	3,1	Y	2,8	Y
64	B 73	3,5	Y	6,0	Y
65	B 75	6,0	Y	6,0	Y
66	B 77	6,5	Y	6,0	Y
67	B 78	5,0	Y	6,5	Y
68	B 79	3,7	Y	7,0	B
69	B 80	6,8	B	4,2	Y
70	B 81	6,3	Y	7,0	B
71	B 82	5,2	Y	7,0	B
72	B 83	4,0	Y	3,0	Y
73	B 84	4,8	B	4,0	Y
74	B 85	3,0	Y	3,0	Y
75	B 86	3,0	Y	5,0	Y
76	B 87	6,0	Y	4,0	Y
77	B 88	4,0	Y	3,5	Y
78	B 89	3,5	Y	3,0	Y
79	B 90	3,0	Y	3,0	Y
80	B 91	4,8	Y	3,0	Y
81	B 92	4,0	Y	3,5	Y
82	B 93	3,0	Y	3,0	Y
83	B 94	5,3	Y	5,0	Y
84	B 96	-	-	6,6	B
85	B 97	7,3	B	8,0	B
86	B 98	5,0	Y	3,0	Y
87	B 99	3,3	Y	2,0	Y

88	B 100	7,0	B	7,0	B
89	B 101	6,0	Y	5,0	Y
90	B 102	3,5	Y	2,0	Y
91	B 103	6,8	B	7,0	B
92	B 104	3,0	Y	2,8	Y
93	B 105	7,6	B	8,0	B
94	B 106	3,0	Y	2,0	Y
95	B 107	2,6	Y	4,0	Y
96	B 108	7,8	B	8,0	B
97	B 109	6,0	Y	5,8	Y
98	B 110	6,8	B	6,0	Y
99	B 111	7,0	B	6,0	Y
100	B 113	7,0	B	5,0	Y
101	B 115	6,7	B	7,0	B
102	B 117	5,0	Y	3,8	Y
103	B 119	3,8	Y	6,0	Y
104	B 121	8,0	B	7,0	B
105	B 122	7,3	B	8,0	B
106	B 123	8,0	B	8,0	B
107	B 124	4,0	Y	5,0	Y
108	B 125	5,0	Y	5,0	Y
109	B 128	7,0	B	5,0	Y
110	B 129	5,9	Y	5,0	Y
111	B 130	7,0	B	6,0	Y
112	B 131	7,0	B	7,0	B
113	B 132	7,5	B	7,0	B
114	B 133	-	-	6,5	Y
115	B 134	6,5	Y	5,0	Y
116	B 135	8,0	B	8,0	B
117	B 136	5,2	Y	3,0	Y
118	B 137	7,0	B	7,0	B
119	B 138	5,0	Y	3,5	Y
120	B 140	7,7	B	8,0	B
121	B 142	5,6	Y	5,0	Y
122	B 143	4,6	Y	4,5	Y
123	B 145	4,3	Y	6,0	Y
124	B 146	5,8	B	3,0	Y
125	B 147	7,3	B	7,0	B
126	B 148	7,6	B	7,0	B
127	B 152	5,0	Y	4,0	Y
128	B 154	4,5	Y	3,0	Y
129	B 155	7,5	B	5,0	Y
130	B 156	7,5	B	5,2	Y
131	B 157	5,0	Y	4,0	Y
132	B 158	4,5	Y	4,8	Y
133	B 159	3,8	Y	4,0	Y
134	B 160	7,3	B	7,0	B
135	B 161	7,0	B	7,3	B

продолжение табл. 9

136	В 162	7,4	В	8,0	В
137	В 164	6,3	У	4,0	У
138	В 165	8,1	В	8,0	В
139	В 167	9,0	В	8,0	В
140	В 168	8,5	В	8,0	В
141	В 169	7,0	В	7,0	В
142	В 170	7,3	В	7,0	В
143	В 171	5,6	У	6,0	У
144	В 172	3,0	У	3,0	У
145	В 173	7,0	В	7,5	В
146	В 174	7,0	В	7,5	В
147	В 175	8,0	В	8,0	В
148	В 178	8,0	В	8,0	В
149	В 181	4,0	У	3,8	У
150	В 183	8,3	В	8,0	В
151	В 184	8,0	В	8,0	В
152	В 186	7,5	В	7,5	В
153	В 187	7,7	В	7,5	В
154	В 188	6,1	У	6,0	У
155	В 189	5,8	У	6,0	У
156	В 190	5,0	У	4,0	У
157	В 191	5,6	У	5,0	У
158	В 195	3,0	У	3,0	У
159	В 196	7,8	В	7,8	В
160	В 198	7,5	В	7,5	В
161	В 200	6,0	У	6,0	У
162	В 201	6,0	У	6,0	У
163	В 203	7,0	В	7,0	В
164	В 204	6,3	У	7,5	В
165	В 205	6,0	У	6,0	У
166	В 206	7,0	В	7,0	В
167	В 208	8,8	В	8,0	В
168	В 209	7,5	В	7,0	В
169	В 210	8,0	В	8,0	В
Родители:	Зерноградский 813 (Р1)	3,0	У	3,2	У
	Ранний 1 (Р2)	8,0	В	8,0	В

Условные обозначения: **У** – устойчивость; **В** – восприимчивость;
«-» - отсутствие данных

**Таблица 10. Результаты полевых учетов возбудителей болезней листьев ячменя 2011-2013 г.г.
(естественный инфекционный фон)**

№п/ п	ДЛ и родители	Развитие болезней, %								
		2011 г.				2012 г.		2013 г.		Стеблевая ржавчина
		Сетчатая пятнистость	Тёмно-бурая пятнистость	Мучнистая роса	Ринхоспориоз	Сетчатая пятнистость	Тёмно-бурая пятнистость	Сетчатая пятнистость	Тёмно-бурая пятнистость	
Комбинация скрещивания «А»										
Р1	Пиркка	30	40	40-50	3	20-30	30-40	20	30	>50
Р2	к-23874	0	5-10	5	0	0	10-15	0	10-15	10-15
1	А 2	0	3	15	0	-	-	-	-	-
2	А 7	0	Ед. пятна	40	0	-	-	-	-	-
3	А 10	0	1	15-20	0	0	10	5-10	30	15-20
4	А 12	0	1	0	0	0	20	0	20-30	20+листрж.
5	А 14	0	Ед. пятна	20	0	0	10	0	15	15-20
6	А 17	1	3	0	0	0	10	0	15-20	20+листрж.
7	А 27	0	5	0	0	0	10	0	20	15-20
8	А 36	1	1	10	0	0	5	-	-	-
9	А 39	0	1	5	0	0	5	-	-	-
10	А 59	0	Ед. пятна	20	0	0	10	0	10	15-20

продолжение табл. 10

Комбинация скрещивания «В»										
P1	Зерноградский 813	5-10	0	5	0	5-10	0	5-10	0	15-20
P2	Ранний 1	0	5-10	5	0	0	10	0	5-10	20
11	В 6	3	Ед. пятна	10	0	0	3	0	10	>50
12	В 7	1	3	15-20	0	1	3	1	1	20
13	В 19	1	1	15	1	1	1	0	3	20
14	В 28	0	3	40-50	0	0	5	0	5	20
15	В 30	-	-	-	0	1	5	5	10	>50
16	В 31	0	5	5	0	-	-	-	-	-
17	В 32	0	1	10	0	-	-	-	-	-
18	В 33	0	5	1	0	0	10	0	10	20
19	В 39	0	3	10	0	0	10	0	10	15-20
20	В 40	0	5	40	0	0	10	0	30	>50
21	В 42	0	5-10	5	0	0	5-10	0	10-15	>50
22	В 45	0	5	5-10	0	0	5	5	5	20
23	В 48	0	3	10	0	0	5	0	5	20
24	В 50	0	3	10	0	0	5	5	5	20
25	В 64	0	5-10	15	0	0	5		10	20
26	В 83	0	5	10-15	0	0	5	5	5-10	>50+листрж.

продолжение табл. 10

27	В 87	0	5-10	50	0	0	5-10	0	10	20
28	В 88	0	5-10	20-30	0	0	5	0	5-10	20
29	В 91	0	5	60	0	0	5	-	-	-
30	В 96	0	1	10	0	0	5	0	5	20
31	В 99	0	3	20	0	0	5	0	5	20
32	В 100	0	5	20	0	0	3	0	5	>50
33	В 102	0	5	20	0	0	5-10	0	15	20
34	В 103	0	3	10	-	-	-	-	-	-
35	В 104	0	1	20	0	0	5	0	5	>50
36	В 121	0	5	20	0	0	5-10	0	10	>50
37	В 122	0	5	30	0	0	5	0	5-10	20
38	В 123	0	5	15-20	0	0	5-10	0	10	>50
39	В 124	0	Ед. пятна	10-15	0	-	-	-	-	-
40	В 131	0	5	15-20	0	0	5-10	0	10	>50
41	В 133	0	Ед. пятна	10-20	0					
42	В 142	0	5	5	0	0	5	0	5	20
43	В 152	0	3	10	0	0	3	0	0	20
44	В 154	0	3	5-10	0	0	5	0	15	>50
45	В 162	0	5	15-20	0	0	10-15	0	30	20

продолжение табл. 10

46	В 165	0	5	10	0	0	5	0	5-10	>50
47	В 167	0	5	5	0	0	5	0	5-10	20
48	В 168	0	0	10	0	0	5	0	5	Ед. пустулы
49	В 169	0	0	10	0	0	5	0	5	>50
50	В 171	0	3	15-20	0	3	5	0	5	Ед. пустулы
51	В 174	1	3	10-15	0	0	3	1	3	>50
52	В 180	0	5	10	0	0	5	3	5	20
53	В 181	3	3	15	0	-	-	-	-	-
54	В 182	0	5	5	0	0	5	0	15	>50
55	В 188	0	5	5	0	0	5	0	10	20
56	В 190	0	1	5	0	0	1	1	5	>50
57	В 195	0	3	10	0	0	0	0	5	>50
58	В 196	0	3	10	0	0	5	0	15	>50
59	В 198	0	3	5	0	0	5	0	5-10	>50
60	В 199	1	Ед. пятна	5	0	5	5	5-10	10	20
61	В 200	0	Ед. пятна	5	0	-	-	-	-	-
62	В 203	0	3	10	0	0	1	3	5	>50

Комбинация скрещивания «С»										
P1	Пиркка	30	40	40-50	3	20-30	30-40	20	30	>50
P2	к-29636	5-10	0	5	0	5-10	3	5	0	20
63	C 19	0	3	10	0	3	5	5	10	20
64	C 24(2)	0	1	10	0	0	5	3	5-10	20+листрж.
65	C 26	0	1	10	0	0	5	0	10	>50
66	C 27	0	0	40	0	5	0	5	0	20
67	C 41	0	1	10	0	1	5	-	-	-
68	C 43	0	1	10	0	3	0	-	-	-
Комбинация скрещивания «G»										
P1	Зерноградский 813	5-10	0	5	0	5-10	0	5-10	0	20
P2	Пиркка	30	40	40-50	3	20-30	30-40	20	30	>50
69	G 19	0	3	10	0	1-3	5	0	10	20
70	G 30	0	0	30	Ед. пятна	3	0	0	0	20
71	G 31	0	Ед. пятна	20-30	0	0	5	0	5	Ед. пустулы
72	G 48	1	1	5-10	0	0	3	5	5	20
Комбинация скрещивания «D»										
73	D 1	1	1	10	0	0	3	3	5	15-20
74	D 2	0	0	5	0	0	3	-	-	-
75	D 3	3	1	30	0	0	3	5	5	15-20

продолжение табл. 10

76	D 4	0	1	20	0	0	0	1	5	20
77	D 5	3	3	10	0	1	5	0	10	20
78	D 6	3	3	10	0	3	0	5	1	20
79	D 8	0	3	10	0	5	10	5	10	20
Комбинация скрещивания «Е»										
P1	Ранний 1	0	5-10	5	0	0	10	0	5-10	20
P2	Пиррка	30	40	40-50	3	20-30	30-40	20	30	>50
80	E 1	0	3	30	0	0	5	3	10	20
81	E 3	0	3	10-15	0	0	5	-	-	-
82	E 5	0	Ед. пятна	Ед. пятна	0	0	5	5	5	20
83	E 6	0	3	20	0	0	5	0	10	>50
84	E 9	0	3	5	0	1	10	0	10	20
Комбинация скрещивания «F»										
P1	к-20019	0	5	5	0	0	5	0	10-15	20
P2	CI 739	0	5-10	5	0	5	10	0	20-30	20
85	F 1	0	1-3	20-30	0	0	5	0	5-10	20
86	F 5	0	3	10-15	0	0	3	0	10-15	20
87	F 6	0	3	15-20	0	0	3	0	15-20	Ед. пустулы
88	F 7	0	Ед. пятна	15	0	0	5	0	5-10	>50

продолжение табл. 10

89	F 8	0	Ед. пятна	20	0	0	5	-	-	-
90	F 9	0	3	5	0	0	5	-	-	-
Комбинация скрещивания «Н»										
P2	CI 4207	0	5-10	5	0	0	10	0	5-10	20
91	H 1	0	3	Ед. пятна	0	0	5	0	5	20
92	H 2	0	3	5	0	3	5	5	5-10	>50
93	H 3	1	3	5	0	0	5	0	10	>50
94	H 4	0	3	10	0	0	5	0	15	20