

Жанымхан Қ., Мұстафаев Ж.С., Қозыкеева Ә.Т.

ҚАРАТАЛ ӨЗЕНІНІҢ АЛАБЫНДАҒЫ СУЖИНАҒЫШ АУМАҒЫНЫҢ ТАБИҒИ-ТЕХНОГЕНДІК ЖҮКТЕМЕСІН БАҒАЛАУ

Аңдатпа

Алматы облысының және РМК «Қазгидромет» ұжымының көпжылдық статистикалық мәліметтерін жүйелеу және жүйелік талдау арқылы Қаратал өзенінің алабындағы сужинағыш аумағының табиғи-техногендік жүктемесін бағалауға арналған бағдарламалық зерттеудің нәтижесі берілген.

Кілт сөздер: жүйе, жүйелеу, алабы, сужинағыш алаң, табиғат, бағалау, жүктеме, өзен, өндіріс, тығыздық, қарқындылық.

Zhanymhan K., Mustafayev Zh.S., Kozykeyeva A.T.

ASSESSMENT OF NATURAL-ANTHROPOGENIC IMPACT ON THE CATCHMENT BASIN RIVER KARATAL

Annotation

On the basis of ordering and information system analysis of long-term statistical data of Almaty region and «KazHydroMet» RSE evaluated natural and technogenic load on the basis of geomorphological analysis of water-team territory Karatal River Basin.

Keywords: system, organize, pool, columbine, nature, rating, load, geomorphology, schematization, intensity, river, density, industrial-ness.

УДК 635.655: 632.4

Затыбеков А.К., Абугалиева С.И., Дидоренко С.В., Турусбеков Е.К.

*Институт биологии и биотехнологии растений, г. Алматы,
ТОО «Казахский НИИ земледелия и растениеводства», Алмалыбак,
Алматинская область*

ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ УСТОЙЧИВОСТИ СОИ К ГРИБКОВЫМ БОЛЕЗНЯМ

Аннотация

Соя (*Glycine max* (L.) Merrill.) является одной из важных зернобобовых культур, выращиваемых в мире. В Казахстане с каждым годом увеличиваются площади посевов сои, способствуя решению проблемы дефицита белка в питании человека и кормлении животных, а также диверсификации растениеводства. Основной проблемой выращивания сои являются грибковые болезни, которые изучены совершенно недостаточно. Повсеместно сильно распространены фузариоз и корневая гниль. В данной статье приведен обзор самых опасных и распространенных грибковых болезней сои и известных генов устойчивости. Приведен список молекулярных маркеров для определения полной или частичной устойчивости к болезням.

Ключевые слова: соя, грибковые болезни, гены устойчивости.

Введение

Соя культурная – однолетнее травянистое растение, вид рода Соя (*Glycine*) семейства Бобовые. Культивируемая соя широко возделывается в Азии, Южной Европе,

Северной и Южной Америке, Центральной и Южной Африке, Австралии, на островах Тихого и Индийского океанов на широтах от экватора до 56-60 [1].

Соя всех возделываемых в мире сельскохозяйственных культур соя является одной из самых высокобелковых. По данным разных авторов в семенах этой культуры может накапливаться в среднем 38-42 % белка с варьированием этого показателя от 30 до 50 %. В связи с этим соя часто используется как недорогой и полезный заменитель мяса и молочных продуктов, причем не только людьми с небольшим достатком, но и людьми, по различным причинам отказавшимися от мяса, например, вегетарианцами и веганами. Также соя входит в состав кормов молодняка сельскохозяйственных животных. Соевый шрот широко используется в мясомолочной промышленности [2].

Соя – культура позднего срока сева. В субтропической зоне оптимальный срок сева наступает при устойчивом прогревании верхнего (0-5 см) слоя почвы до 14-16°C. В тропических районах сроки сева зависят главным образом от выпадения осадков. Сорты сои с длинным периодом вегетации высевают в начале дождливого сезона, а более скороспелые – в середине или конце дождливого сезона. При орошении сою высевают в начале сухого сезона.

В Казахстане соя возделывается в основном, в Алматинской, Восточно-Казахстанской, Жамбылской областях [3]. Однако, в последнее время, в связи с диверсификацией сельскохозяйственных культур в области растениеводства в РК, осуществляется ее так называемое продвижение на Север и Восток страны [3]. Сроки посева в южных областях – май, на севере и востоке страны – июнь месяц. Селекцией сои в основном занимаются в КазНИИЗиР, где создано более 20 сортов сои, из них 12 сортов допущены к использованию в производстве [2, 4]. В связи с диверсификацией в сельском хозяйстве, селекцией сои занимаются в Костанайском НИИСХ и Восточно-Казахстанском НИИСХ. Совместно с КазНИИЗиР они работают над созданием скороспелых сортов сои, адаптированных к почвенно-климатическим условиям данных областей страны [5, 6]. Это очень актуально, так как с каждым годом площади посевов сои увеличиваются. На сегодняшний день посевы сои в Казахстане составляют порядка 110 тыс. гектаров. Для дальнейшего развития соеводства в Казахстане, разработана Инвестиционная кластерная программа «Масло, жиры, комбикорма – 2020» («МаЖиКо-2020»), в соответствии с которой, наряду с другими культурами, предусматривается расширение посевов сои к 2020 году до 400 тысяч гектаров для обеспечения производства до 1 млн. тонн сои. В соответствии с этим необходима всесторонняя оценка адаптивности и продуктивности генофонда сои, в том числе допущенных к использованию на территории Республики Казахстан, перспективных сортов и линий. В лаборатории молекулярной генетики ИББР в сотрудничестве с селекционерами и селекционными учреждениями, проводятся исследования по оценке генетической изменчивости и фенотипических особенностей сои для повышения адаптации и продуктивности в различных агроклиматических условиях Казахстана. Коллекция сои, состоящая из 120 сортов и линий сои, в том числе селекции КазНИИЗиР и мировой коллекции, генотипирована с использованием 25 микросателлитных маркеров, связанных с цветением и созреванием, адаптивностью и продуктивностью [7], по специфическим генам цветения и развития [8, 9], по 6000 SNP маркеров [10]. Данная информация важна для выявления взаимодействий генотип-окружающая среда, поиска эффективных QTLи ДНК-маркеров признаков для усиления селекционных программ.

Основной проблемой при выращивании сои являются болезни. Соя поражается многими, преимущественно грибковыми, болезнями. Так, например, в США известно 25 болезней, представляющих постоянную угрозу для этой культуры [11]. Возбудители трех из них – бактерии, девятнадцати – грибы и трех – вирусы. В Китае из восьми наиболее распространенных болезней шесть вызываются грибами. В России насчитывается до 32

болезней сои [12, 13, 14], на Украине – 23, из них 16 грибковых [15]. В Казахстане выявлено более 10 грибковых болезней сои [16, 17, 18, 19].

Вред, наносимый разными болезнями, далеко не одинаков и определяется условиями внешней среды, биологией паразита, степенью его распространенности и особенностями сорта. От болезней страдают как отдельные части растения – семена, проростки, корни, всходы, листья, бобы, так и растения целиком. В связи с этим, в целом, все болезни сои можно свести к трем большим группам: 1) болезни семян, проростков и всходов, 2) пятнистости, поражающие различные части растения, 3) болезни, вызывающие увядание растений [12].

Интенсивность развития болезни отличается в зависимости от видового состава возбудителей в отдельных агроклиматических зонах, уровня устойчивости возделываемых сортов, агротехники и влияния экологических факторов. В отдельные года гибель растений достигает 30%, а всходов – 37-43% [12].

В современной селекции сои на устойчивость к грибковым болезням необходимо изучать генетические основы устойчивости. На сегодняшний день идентифицировано большое число генов, контролирующих устойчивость к различным болезням и вредителям [20]. В основном, гены устойчивости к болезням у сои находятся в доминантном состоянии – из 27 аллелей устойчивости только 7 носят рецессивный характер [21]. Это, прежде всего, указывает на эволюционное происхождение устойчивости к основным болезням, так как индуцированные мутации в огромном большинстве имеют рецессивную природу. Доминантность устойчивости создает благоприятные возможности для селекции. Введение в генотип рецессивных генов часто приводит к снижению жизнеспособности и урожайности. В связи с этим по устойчивости к наиболее вредоносным болезням сои создан целый ряд сортов с доминантным ее контролем [17]. Для изучения генетики устойчивости также применяют методы генетического картирования 1) с использованием бипарентальных (двуродительских) популяций, 2) ассоциативное картирование. При этом идентифицируют QTL (QTL – *quantitative trait loci* – локусы количественных признаков), связанные с определенными показателями (и/или их комбинаций) таких сложных признаков, как устойчивость к абиотическим и биотическим факторам среды, продуктивности, качеству зерна [23, 24, 25]. Большое число популяций сои было создано с целью генетического картирования QTL и генов устойчивости к болезням сои [26, 27].

Одной из опасных грибковых болезней является **фузариоз** (*Fusarium spp.*), возбудителями которой являются, преимущественно, *F. oxysporum* и *F. solani* [16, 28, 29]. Данная болезнь встречается во всех регионах возделывания сои.

Фузариоз поражает растения сои на протяжении всей вегетации, проявляется в виде гибели проростков до выхода на поверхность почвы, некроза семядолей, отмирания точки роста всходов, корневых гнилей и основания стебля, увядания, задержки роста и щуплости бобов, пятнистостей листьев, загнивания и опадания цветков, бобов и зерен, снижения всхожести семян. Максимальное проявление болезни отмечается обычно в фазе цветения [29]. Фузариоз также может быть причиной опадания цветков и завязей. На бобах фузариоз проявляется в конце вегетации в виде пятен и язв. В местах поражения створки бобов обесцвечиваются, во влажную погоду на них появляется бледно-розовый налет грибкицы патогена [30]. Развитие болезни может приобретать различные формы в зависимости от условий окружающей среды, физиологического состояния растений, их генетической устойчивости к болезням и патогенности возбудителей. Повреждаются, прежде всего, ослабленные растения, поскольку, большинство возбудителей фузариоза являются сапрофитными и переходят на паразитический образ жизни в стрессовых для растений условиях. Для сои такими условиями являются воздействие низких температур при прорастании семян и почвенные и воздушные засухи в послевсходовый период. Зерно

с пораженных растений щуплое, морщинистое, поверхность пораженных семян может быть покрыта белым или розоватым налетом или выростами грибкицы. Такие семена теряют всхожесть или дают пораженные всходы [30].

Устойчивость к фузариозу, как и большинству болезней, контролируется не одним геном. Так, например, по устойчивости к фузариозу выявлены следующие локусы qRfs1, qRfs2, qRfs3 локализованные в хромосоме 18, qRfs4 – в 6, qRfs5 – в 20, qRfs6 – в 3, qRfs8 и qRfs9 – в 13 и qRfs10 – в хромосоме 16, соответственно [31]. Выявлено, что с некоторыми из этих QTL в исследуемых образцах сои были связаны микросателлитные маркеры Satt 275, Satt 309, Satt141, Satt387, Satt149, Satt160, Satt510, Satt456, Satt183 [31].

К основным грибковым болезням сои относится **корневая гниль** (*Rhizoctonia solani* Kuchn). Корневые гнили особенно вредоносны на ранних стадиях развития сои при холодной влажной погоде. При интенсивном развитии болезни главный корень загнивает, боковые корешки не развиваются, не образуют клубеньки. Болезнь чаще всего возникает очагами, но несмотря на это, может нанести большой вред [12]. Прорастающие семена загнивают, не образуя ростков, и на всходах появляется белый или розовый налет; проростки неравномерно утолщаются, деформируются и погибают после выхода на поверхность почвы; на семядолях образуются глубокие бурые язвы, которые при избыточной влажности покрываются бело-розовым налетом мицелия и спороношения гриба. Иногда к пораженным семядолям пристаёт пронизанная грибкицей семенная оболочка, в результате чего семядоли не разворачиваются и точка роста, находящаяся между ними, загнивает [13]. Поражение растений корневыми гнилями в фазе образования простых и первых тройчатых листьев характеризуется утончением и побурением стебля возле корневой шейки. При этом растения развиваются медленно, отстают в росте и не редко совсем погибают. В местах поражения появляются удлинённые бурые пятна, которые постепенно увеличиваются и охватывают весь корень. Стебель возле корневой шейки становится бурым, тонким, подламывается [18]. При благоприятных условиях для развития растений, болезнь может не иметь внешних симптомов и проявляется позже, однако при дефиците влаги и повышенной температуре растения отстают в росте, желтеют, формируют меньшее количество бобов с мелкими сморщенными семенами, а при сильном развитии болезни – засыхают. Источником заболевания являются, главным образом, зараженные семена и в меньшей степени почва. Повышенная влажность способствует распространению инфекции [18].

Исследователи из Канады G. Zhao et al [32] впервые изучали наследования и осуществляли генетическое картирование устойчивости сои к корневой гнили (*Rhizoctonia solani* Kuchn), используя 300 микросателлитных маркеров, авторы осуществили анализ гибридов F₂ и F_{4:5}. В результате ими было выявлено, что устойчивость к корневой гнили контролируется и наследуется доминантным и рецессивным геном с аддитивным эффектом. Также было показано, что три SSR-маркера - Satt281, Satt177 и Satt245 в значительной степени были связаны с геном устойчивости сои к корневой гнили [32].

Фитофторозная гниль поражает сою на любой стадии вегетации, но наибольший ущерб она наносит во время всходов и вызывает гниение корней молодых растений сои. Возбудителем является *Phytophthora sojae*, которая вызывает увядание, задержку роста и гибель зараженных растений [11, 12]. Фитофтороз принадлежит к подгруппе оомицеты (*Oomycetes*), которая включает в себя множество других деструктивных патогенов растений, таких как ложная мучнистая роса (*Peronospora manshurica*). Обычные меры борьбы с грибами не эффективны против этих патогенов. *P. sojae* вступает во взаимодействие ген к гену. Обнаружено 12 авирулентных (*avr*) генов *P. sojae*, которые взаимодействуют с 14 генами устойчивости в восьми локусах сои. По устойчивости к фитофторозной гнили корней и стебля (*Phytophthora sojae*) выявлена аллеломорфная серия, состоящая из 5 генов (*Rps1-a*, *Rps1-b*, *Rps1-c*, *Rps1-d*, *Rps1-k*), каждый из которых

обеспечивает устойчивость к определенным расам. Это взаимодействие сформировало огромное патогенное разнообразие *P. sojae* по всему миру [33].

Специфичная устойчивость к *P. sojae* показала свою эффективность в большинстве регионов с посевами сои. Все гены специфичной устойчивости доминируют над таковыми восприимчивости, и большинство из них обеспечивает полную устойчивость, которая защищает растения от несовместимых патогенов *P. sojae* в течение всей их жизни. Они также могут способствовать селекции и развитию совместимых патогенов, способных преодолевать устойчивость. В целом, патоген-устойчивые гены сохранили свою эффективность в большинстве зон возделывания сои. Возможно, это связано с тем, что селекционеры сои также повысили ее частичную устойчивость к *P. sojae* [34].

Частичная устойчивость доступна для использования там, где патотип-специфичная устойчивость показала свою неэффективность. Частичная устойчивость может помочь увеличить продолжительность штамм-специфичной устойчивости генов. Этот тип устойчивости имеет количественное выражение и контролируется несколькими генами с незначительным воздействием, но с сильной наследуемостью у сои. Основным механизмом частичной устойчивости является способность снижать скорость распространения поражения, сопровождающего заражение. Возможно, это связано с более высоким уровнем суберина в тканях генотипов частичной устойчивости. Эта форма резистентности может быть более устойчива к изменениям в популяциях патогенов, чем резистентность, контролируемая патотип-специфичными генами полной устойчивости. Она неспецифична по отношению к патотипам *P. sojae* и зависит от незначительного влияния нескольких генов, что затрудняет для патотипа преодоление устойчивости. Также было обнаружено, что генотипы сои с геном полной устойчивости *Rps* или хорошей частичной устойчивостью к *P. sojae* устойчивы к условиям избыточного увлажнения почвы [35, 36].

Недавно американскими учеными был идентифицирован новый ген устойчивости к фитофторозной гнили *Rps11*, локализованный в 7 седьмой хромосоме [37].

Склеротиния или **белая гниль** – очень распространенная грибковая болезнь сои. Возбудителем ее является *Sclerotinia Libertiana*. В результате заболевания увядают целые растения или отдельные ветви. Склеротиния появляется обычно в фазу развития бобов. На пораженных растениях бобы становятся трухлявыми, створки, отделяясь по брюшной и спинной сторонам, падают на землю. На кусте от больных бобов остается только по две жилки, что и является характерным признаком для этой болезни. Семена покрываются грибницей, которая вскоре превращается в темные склероции. Около корневой шейки и у основания ветвей образуется белый налет в виде плотной пленочки или пушистых скоплений грибницы, превращающейся в дальнейшем в склероции. Последние образуются и внутри стебля. Внешние склероции представляют собой небольшие темные комочки, в виде которых и зимует возбудитель болезни. Повреждения могут опоясывать стебель и блокировать сосудистый ток, ограничивая развитие бобов и семян. Любая часть растения, которая вступает в контакт с зараженной тканью, может также инфицироваться. На зараженных листьях обычно появляются большие черные склероции неправильной формы [11].

Начав с колонизации увядших цветочных лепестков, некротрофный возбудитель проникает из зараженных лепестков в узел и стебель. Вместе с группой фитотоксинов, в том числе щавелевой кислотой, которая усиливает активность эндополигалактуроназы, этот патоген разрушает ткани сои, готовя их к внедрению гифов. Поражение обычно охватывает только верхнюю часть растения. Склероции *S. sclerotiorum*, которые падают из зараженных стеблей сои на почву, могут сохранять жизнеспособность в течение нескольких лет [16].

Склеротиния, кроме сои, поражает очень многие растения, в том числе подсолнечник. Поэтому в севообороте соя и подсолнечник должны возвращаться на одно и то же поле не ранее, чем через 2-3 года. Семена сои с наличием склероциев следует заменять другими, а если этого сделать нельзя, то их надо тщательно отсортировать [38].

Ученым удалось обнаружить частичную устойчивость к склеротинии, но она не слишком широко распространена у сои [27]. Несколько локусов количественных признаков (QTL), которые контролируют частичную устойчивость к этому заболеванию, были локализованы в геноме сои [39]. Новые подходы к борьбе со склеротинией, включая генную инженерию, имеют все шансы обеспечить сильную устойчивость сои к болезни в будущем [39, 40].

Церкоспороз или **серая пятнистость** распространен повсеместно, где выращивается соя. Поражаются все надземные органы. Проявления болезни бывают двух типов: в виде округлых пепельно-серых пятен диаметром 3-6 мм, с ярко выраженной узкой бурой каймой и буроватых пятен с темно-черной каймой. На пятнах с нижней стороны листьев в первом случае образуется темно-серый, а во втором — почти черный налет. На стеблях, бобах и семенах налета не бывает. На семенах появляются неправильно-округлые, выпуклые коричнево-серебристые пятна с бурой каймой или расплывчатыми краями [11]. Заболевание первого типа вызывают несовершенные грибы – *Cercospora sojina* Hara (син. *C. daizu* Miura), второго – *Cercospora cruenta* Sacc. Их грибница распространяется межклеточно в пораженных тканях, а на поверхность в виде пучков выступают буровато-оливковые, неразветвленные конидиеносцы с конидиями. Конидии у *C. sojina* бесцветные, обратнобулавовидные, размером 22-80×5-9 мкм, с 1-5 поперечными перегородками; у *C. cruenta* — цилиндрические, желтоватые, размером 35-14×3-5 мкм, с 1-13 поперечными перегородками. Грибы распространяются конидиями в период вегетации растений. Источником инфекции являются зараженные семена и остатки пораженных растений. При сильном развитии болезни урожай снижается в 2-3 раза, кроме того, уменьшается содержание масла и протеина в зерне [11].

У сои было идентифицировано 2 доминантных гена устойчивости к патогену - *Rcs1* и *Rcs2*, что характеризует полную устойчивость к церкоспорозу [41].

Rouf Mian et al [42] картировал третий ген устойчивости к церкоспорозу *Rcs3* с помощью генетической карты, построенной с использованием SSR маркеров, на основе картирующей популяции гибридных линий F₂. В результате, наличие определенных аллелей SSR маркеров Satt244 и Satt547 характеризовало устойчивость к церкоспорозу и наличие гена *Rcs3*. Локализованный в геноме сои ген *Rcs3*, сохраняет устойчивость сои ко всем известным патотипам *C. sojina*. [43].

Ржавчина сои встречается в большинстве районов мира, где возделывают эту культуру. Она родом из Азии, но не так давно ее возбудитель (*Phakopsora pachyrhizi*) распространился по Южной и Северной Америке, включая Бразилию, Канаду и США. Ржавчина сои – это тропическое заболевание, которое не выживает зимой в холодных климатических условиях. Ржавчину сои вызывает микроциклический гриб с телиями, роль которых в жизненном цикле гриба неизвестна. Вирулентность рас ржавчинных грибов очень разнообразна. Возбудитель не передается с семенами сои, но имеет широкий спектр хозяев, который включает 150 видов в 53 родах семейства бобовых *Fabaceae*. Этот гриб является облигатным патогеном и может расти только на живых растениях [11].

Эпифитотии ржавчины наиболее сильные во время периодов длительного увлажнения листа, когда среднесуточная температура составляет менее 28°C. Урединиоспорам – основному средству распространения болезней – требуется доступная вода для прорастания и проникновения. Цикл от первичного инфицирования до формирования урединиоспор длится всего 9 дней. Наиболее частым симптомом ржавчины

сои, является появление поражений от светло- до темно- или красновато-коричневого цвета, с одной или множественными пылящими шаровидными урединиями, в частности, на нижней стороне листьев. Поражения, как правило, угловатые и ограничены жилками листа. Часто они появляются вместе с хлорозом листьев. При тяжелой инфекции это может привести к преждевременной дефолиации и раннему созреванию. Соя восприимчива к ржавчине в любой фазе развития, но обычно симптомы появляются в середине-конце вегетации, потому что инфицирование и образование спор требуют длительного влажного прохладного периода [44].

У сои обычно наблюдается устойчивость к определенному патотипу ржавчины. На данный момент известно шесть доминирующих генов устойчивости [45]. Недавно было обнаружено, что ген *Rpp1*, который является многоаллельным, локализован у сои в 18 хромосоме. Некоторые гены устойчивости к ржавчине оказались неактивными. Ученые из USDA недавно обнаружили ген *Rpp* в генотипе PI 567102B, который отличается от предыдущих генов. В исследованиях для идентификации, они использовали SSR маркеры Satt131, Satt394, BARCSOYSSR_18_0331 и BARCSOYSSR_18_0380 [46]. Дополнительные гены устойчивости, найденные в многолетних диких видах *Glycine* из Австралии, которые в конечном итоге могут быть введены в сою для улучшения общей сопротивляемости к ржавчине.

Антракноз поражает все органы растений. Возбудителем данной болезни является *Colletrichum truncatum*. При посеве пораженных семян значительная часть проростков может погибать еще в грунте. На семядолях всходов наблюдается бурые вдавленные язвы. На стеблях появляются темно-коричневые пятна или полосы. Далее болезнь распространяется на молодые черешки и стебли в виде продолговатых, растрескивающихся пятен со спороношением. Пятна на бобах вначале заражения мелкие, окаймленные бурым ободком, затем углубляются и увеличиваются в размерах и сливаются. Створки бобов разрушаются, и заболевание распространяется на семена. Больные семена покрываются плотным серым налетом мицелия и спороношения. В течение лета развивается несколько поколений конидиального спороношения. Массовому развитию антракноза способствует дождливая погода весной и летом. Исследований в области идентификации генов устойчивости сои к антракнозу в литературе практически не обнаружено, все работы в данном направлении, в основном, связаны с фасолью [47, 48].

Ложная мучнистая роса, или **пероноспороз** (*Peronospora manshurica*), встречается во всех районах возделывания сои, но наибольший вред причиняет в зонах достаточного увлажнения. Проявляется в двух формах – общего угнетения растений (диффузное поражение) и пятнистости листьев (местное поражение). В первом случае на семядолях и особенно листьях появляются хлоротичные пятна, охватывающие всю пластинку или часть ее вблизи основания. В местах пятен, преимущественно с нижней стороны листьев, образуется серо-фиолетовый налет. Сильно пораженные растения отстают в росте и усыхают [16].

Местное поражение наблюдается преимущественно в период цветения и образования бобов. На листьях появляются вначале бледно-зеленые, а затем бурые пятна, с нижней стороны которых развивается серовато-фиолетовый налет. Пораженные листья отмирают [16].

На бобах и семенах заболевание проявляется в период их созревания в виде кремовой пленочки, покрывающей внутренние стенки створок бобов и наружную оболочку семян. Его грибка развивается в межклетниках тканей растений, а на поверхность через устьица выступает конидиальное спороношение в виде налета. Конидиеносцы дихотомически разветвленные, конидии одноклеточные, яйцевидные или округлые, изредка с заостренным концом размером 17-30×14-27 мкм. Конидиями гриба

распространяется в период вегетации растений. Кроме конидиального спороношения, в пораженных тканях растений и на семенах грибок образует ооспоры. Они одноклеточные, округлые диаметром 19-51 мкм, имеют две оболочки: внутреннюю – бесцветную, толщиной 2-4 мкм, и наружную – желтоватую, толщиной 3-7 мкм. Ооспоры вызывают первичное заражение растений. Поражение растений приводит к недобору зерна и ухудшению его качества [16].

Устойчивость к ложной мучнистой росе контролируется геном *Rpm*, которая обладает высокой эффективностью по отношению к существующим расам во всех регионах исследования, обеспечивая устойчивость к целому ряду рас патогена. В России, Японии, Китае, Венгрии, Польше, США создана серия возделываемых сортов с высокой устойчивостью к этому заболеванию за счет сильного олигогена *Rpm*. При скрещивании устойчивых и восприимчивых к ложной мучнистой росе сортов сои, и анализе гибридов F_1 , F_2 и F_3 , при их заражении патогеном было обнаружено, что сорта Union и Fayette обладают различными неаллельными генами устойчивости [49].

Chowdhury et al [50] провели MAS (*marker assisted selection* – маркер-опосредованный отбор) отбор F_2 поколений сои на устойчивость к переноспорозу с использованием RAPD маркеров OPH-02₁₂₅₀ и OPP-10₈₃₁. При обнаружении обоих маркеров у образца, устойчивость к болезни составляла почти 99%, при условии, что двойные скрещивания между маркерами происходили при ожидаемой частоте 1,13%. Маркер OPH-02₁₂₅₀ присутствовал в 13 из 16 устойчивых сортов сои и отсутствовал у восприимчивых сортов, тем самым подтверждая потенциал для картирования популяции, используя данную технологию [50].

Мучнистая роса сои распространена в южных регионах, также как переноспороз наносит больше ущерба в местах с более влажным климатом. Возбудителем болезни является *Microsphaera diffusa*. Заболевание проявляется в виде беловатого мучнистого или паутинистого налета на стеблях, бобах и верхней стороне листьев. Со временем налет приобретает серый цвет, уплотняется, на нем появляются черные точки – клейстотеции гриба. Клейстотеции шаровидной формы, диаметром 62-180 мкм, имеющие многочисленные простые придатки. Внутри каждого клейстотеция формируется 4 или 8 сумок эллипсоидальной формы, содержащих 8 одноклеточных аскоспор размером 9-14 x 19-25 мкм. Грибок кроме сумчатой стадии способен давать и конидиальное спороношение. Конидии одноклеточные, вершинные, эллипсоидальные, размером 8-10 x 25-30 мкм, возникающие одиночно на удлинённых конидиеносцах. Клейстотеции гриба зимуют на зараженных растительных остатках. Грибок в течение вегетационного периода распространяется с помощью конидиев [11].

Устойчивость к мучнистой росе (*M. diffusa*) контролируется доминантным геном *Rmd*, локализованным в 16 хромосоме сои. Ученые из Америки картировали ген устойчивости к мучнистой росе с помощью SSR маркеров. В результате наличия SSR-маркера BARCSOYSSR_16_1291 в образце, характеризует его, как устойчивый к мучнистой росе. [21, 52]

Рак стебля сои – грибковая болезнь, распространенная в Азии, Америке, Китае, Японии. Возбудителями данной болезни являются два гриба - *Diaporthe phaseolorum*, разновидность *caulivora* (северный рак стебля) и *Diaporthe phaseolorum*, разновидность *meridionalis* (южный рак стебля). Это перитециальные аскомицеты, для которых характерна бесполовая стадия пикнидий. Спектр хозяев для этих двух грибов достаточно широк и включает в себя бобовые культуры.

Грибы, вызывающие рак стебля, зимуют в органических остатках, а интенсивные дожди распространяют конидии на растения сои. Семенная инвазия может поразить до 20 % семян, но ее роль в эпифитотии рака стебля остается невыясненной. Инвазии, приводящие к раку растений, случаются в начале вегетационного периода, хотя симптомы

появляются намного позже, во время генеративного этапа развития. Распространение болезни между растениями ограничивается несколькими экземплярами по соседству с источником возбудителя [11].

У сортов сои выявлены 2 доминантных гена устойчивости к раку стебля (*Diaporthe phaseolorum* var. *caulivora*), каждый из которых способен обеспечивать устойчивость к патогену. При скрещивании с сильновосприимчивой линией J777-339 в F₃ было отобрано 2 формы, каждая только с одним доминантным геном устойчивости, обозначенным символами *Rdc1* и *Rdc2*. Установлено, что гены неаллельны и расположены в разных локусах [53].

Таким образом, приведена информация по основным грибковым болезням сои и идентифицированным разными авторами генетическим факторам устойчивости. Полученная информация важна для развития селекционных программ, направленных на улучшение гермплазмы сои Казахстана.

Выводы

Множество мировых исследований в области идентификации генов устойчивости к самым опасным грибковым патогенам сои, использование новых молекулярно-генетических технологий в программах селекции сои дает возможность для ускоренного выявления генов, связанных с устойчивостью. Это в значительной степени облегчает отбор и селекцию устойчивых и частично устойчивых растений. Общая эффективность селекции возросла, и современные технологии сделали возможным не только идентификацию, но и пирамидирование генов устойчивости, контролирующих устойчивость к разным патогенам и болезням сои. Рядом авторов установлена прямая связь устойчивости к фузариозу различных образцов сои с устойчивостью к некоторым абиотическим факторам, в частности, к холоду. Большинство исследований проводятся с использованием микросателлитных (SSR) и SNP маркеров для ДНК-генотипирования коллекций сои, выявления QTL, ДНК-маркеров, ассоциированных с устойчивостью к болезням и с другими сложными признаками для усиления селекционных программ по созданию новых конкурентноспособных сортов.

***Обзор подготовлен в рамках проекта 1108/ГФ4 «Оценка генетической изменчивости и фенотипических особенностей сои для повышения адаптации и продуктивности в различных агроклиматических условиях Казахстана», финансируемого по линии Министерства образования и науки Республики Казахстан.

Литература

1. Зеленцов С.В. Современное состояние систематики культурной сои *Glycine max* (L.) Merrill. / Масличные Культуры. Науч.-техн. бюллетень ВНИИМК, Краснодар. — 2006. — №1 (134). — С. 34-48.
2. Бойко А.Т., Карягин Ю.Г. Соя – высокобелковая культура. – Алматы: ОАО Vita, 2004. – 18 с.
3. agroinfo.kz/soya-biologiya-i-texnologiya/
4. Государственный реестр селекционных достижений, допущенных к использованию в Республике Казахстан. Официальное издание. – Алматы, 2012. - 128 с.
5. Дидоренко С.В., Закиева А.А., Сидорик И.В., Абугалиева А.И., Кудайбергенов М.С., Искаков А.Р. Diversification of crop production by means of spreading soybean to the Northern Regions of the Republic of Kazakhstan // Biosciences biotechnology research Asia. – 2016. – V. 13(1). – P. 23-30.
6. Дидоренко С.В., Спрягайлова Ю.Н., Кудайбергенов М.С., Абугалиева А.И. Селекция сои на востоке Казахстана // Наука и Мир международный журнал. – 2015. – Т. 12(28). – С. 83-88.

7. Әнуарбек Ш.Н., Волкова Л.А., Аbugалиева С.И., Турусpekov E.K. Скрининг мировой коллекции сои с использованием ДНК-маркеров // Вестник КазНУ, Серия биологическая. – 2015. – №3(65). – С.110-117.

8. Abugalieva S., Didorenko S., Anuarbek S., Volkova L., Gerasimova Y., Sidorik I., Turuspekov Y. Genetic variation of flowering genes in soybean collection grown in Kazakhstan // 7th International Crop Science Congress, Beijing, China, 2016. – P.14.

9. Abugalieva S., Didorenko S., Anuarbek S., Volkova L., Gerasimova Y., Sidorik I., Turuspekov Y. Genotype-environment interaction patterns of soybean growing in Kazakhstan // The 1st International Workshop “Plant Genetics and Genomics for Food Security” (PGGFS-2016), Novosibirsk, Russia, 2016. – P.1.

10. Abugalieva S., Didorenko S., Ormanbekova D., Anuarbek S., Turuspekov Y. GWAS on Flowering Time in Collection of Soybean Grown in Kazakhstan // Abstracts of International Conference Plant Genetics and Breeding Technologies II. Vienna, Austria. 2016. P. 35.

11. Mueller D., Robertson A., Sisson A., Tylka G. Soybean diseases // Iowa State University of Science and Technology. – 2010. – P.40.

12. Заостровных В.И. Болезни сои // Защита растений. – 2005. – № 2. – С. 49-53.

13. Положиева Ю.В., Дубовицкая Л.К. Оценка сортов сои на пораженность комплексом возбудителей корневой гнили // Дальневосточный аграрный вестник. – 2015. – №3. – стр. 35-38.

14. Курилова Д.А. Вредоносность фузариоза сои в зависимости от степени поражения растений // Масличные культуры. Научно-технический бюллетень Всероссийского научно - исследовательского института масличных культур. – 2010. – Вып.2(144-145). – стр.84-89.

15. Адаменко О.П., Петренкова В.П., Сокол Т.В. Семенная инфекция сои в условиях Харьковской области Украины // Сборник материалов VII международная конференция молодых ученых и специалистов, ВНИИМК, 2013. – P. 9-11.

16. Дидоренко С.В., Сагитов А.О., Кудайбергенев М.С. Основные заболевания на посевах сои и методы борьбы с ними // Агроалем. – 2014. – №8(61). – С. 42-46.

17. Мауи А.А. Зараженность семян сои болезнями и меры защиты // Международная научно-практическая конференция «Перспективы и проблемы возделывания масличных культур», Усть-Каменогорск. - 2013.- С. 52-55.

18. Уразалиев К.Р., Абекова А.М., Базылова Т.А. Морфогенез и регенерация линий сои, устойчивых к патогенам корневой гнили полученных на основе соматоклональной вариации // KazNU Bulletin. Ecology series. – 2014. – №1/2 (40). – С. 271-275.

19. Момбекова Г.А., Шемишур О.Н., Сейтбатталова А.И., Айтхожина Н.А., Бекмаханова Н.Е. Фитопатогены сахарной свеклы и сои, возделываемых в почвенно-климатических условиях Алматинской области // Вестник НАН РК. – 2013. – №4. – С.8.

20. Wang J., Liu Ch., Wang J., Qi Zh., Li H., Hu G., Chen Q. An integrated QTL map of fungal diseases resistance in soybean (*Glycine max* L. Merr): a method of meta-analysis for mining R genes // Agricultural Sciences in China. – 2010. – V.9(2). – P. 223-232. doi: 10.1016/s1671-2927(09)60087-0

21. Vidic M., Dordevic V., Petrovic K., Miladinovic J. Review of Soybean Resistance to Pathogens // Ratar.Povrt. – 2013. – V.50:2. – P. 52-61. doi:10.5937/ratpov50-4038

22. Langenbach C., Schultheiss H., Rosendahl M., Tresch N., Conrath U., Goellner K. Interspecies gene transfer provides soybean resistance to a fungal pathogen // Plant Biotechnology Journal. – 2016. – №.14. – P. 699–708. doi: 10.1111/pbi.12418

23. Quarrie S.A., Steed A., Calestani C., Semikhodskii A., Lebreton C., Chinoy C., Steele N., Pljevljakusic D., Waterman E., Weyen J., Schondelmaier J., Farmer P., Saker L., Clarkson D.T., Abugalieva A., Turuspekov Y., Abugalieva S., Tuberosa R., Sanguineti M.C., Hollington P., Aragues P., Royo A., Dodig D. A genetic map of hexaploid wheat (*Triticum*

aestivum L.) from the cross *Chinese Spring* x *SQ1* and its use to compare QTLs for grain yield across a range of environments // *Theoretical and Applied Genetics*. – 2005. – V. 110. – P. 865-880. doi: 10.1007/s00122-004-1902-7

24. *Abugalieva S., Ledovskoy Y., Abugalieva A., Quarrie S., Turuspekov Y.* Mapping of quantitative traits loci for grain protein content in common wheat // *Asian and Australasian Journal of Plant Science and Biotechnology*. – 2010. – V.4. (Special Issue 1). Print JSSN 1752-3818. – P.21-26.

25. *Turuspekov Y., Ormanbekova D., Rsaliev A., Abugalieva S.* Genome-wide association study on stem rust resistance in Kazakh spring barley lines // *BMS Plant Biology*. – 2016. – Vol. 16. –P.13-21. doi: 10.1186/s12870-015-0686-z

26. *Lee S., Rouf Mian M. A., McHale L.K., Sneller C.H., Dorrance A.E.* Identification of Quantitative Trait Loci Conditioning Partial Resistance to *Phytophthora sojae* in Soybean PI 407861A // *Crop Science*. – 2013. – V. 53. – P. 1022-1031. doi: 10.2135/cropsci2012.10.057

27. *Guo X., Wang D., Gordon S.G., Helliwell E., Smith T., Berry S.A., St. Martin S.K., Dorrance A.E.* Genetic Mapping of QTLs Underlying Partial Resistance to *Sclerotinia sclerotiorum* in Soybean PI 391589A and PI 391589B // *Crop Science*. – 2008. – V. 48. – P. 1129-1139. doi: 10.2135/cropsci2007.04.0198

28. *Jasnic S.M., Vidic M.B., Bagi F.F., Dordevic V.B.* Pathogenicity of fusarium species in soybean // *Proc. Nat. Sci, Matica Srpska Novi Sad*. – 2005. – V.109. – P. 113—121.

29. *Arias D., Mercedes M.* Fusarium species infecting soybean roots: Frequency, aggressiveness, yield impact and interaction with the soybean cyst nematode // *Graduate Theses and Dissertations*. – 2012. – P 12314.

30. *Fronza V., Vello N.A., Camargo L.E.* Genetic analysis of soybean resistance to *Fusarium solani* f.sp. *glycines* // *Genetics and Molecular Biology*. – 2004. – V.27 (3) – P. 400-408.

31. *Stacey G.* Genetics and genomics of soybean // *Plant genetics genomics*. – 2008. – Volume 2. – P.246.

32. *Zhao G., Ablett G.R., Anderson T.R., Rajcan I., Schaafsma A.W.* Inheritance and Genetic Mapping of Resistance to *Rhizoctonia* Root and Hypocotyl Rot in Soybean // *Crop Sci*. – 2005. – V. 45. – P.1441–1447. doi:10.2135/cropsci2004.0560

33. *Burnham K.D., Francis D.M., Dorrance A.E., Fioritto R.J., St. Martin S.K.* Genetic Diversity Patterns among *Phytophthora* Resistant Soybean Plant Introductions Based on SSR Markers // *Crop Sci*. – 2002. – V.42. – P.338–343.

34. *Zhang J., Xia Ch., Wang X., Duan C., Sun S., Wu X., Zhu Zh.* Genetic characterization and fine mapping of the novel *Phytophthora* resistance gene in a Chinese soybean cultivar // *Theor Appl Genet*. – 2013. – V. 126. – P.1555–1561. doi: 10.1007/s00122-013-2073-1

35. *Costamilan L.M., Clebsch C.C., Soares R.M., Seixas C.D.S., Godoy C.V., Dorrance A.E.* Pathogenic diversity of *Phytophthora sojae* pathotypes from Brazil // *Eur J Plant Pathol*. – 2013. – V. 135. – P.845–853. doi:10.1007/s10658-012-0128-9

36. *Gordon S.G., Kowitwanich K., Pipatpongpinoy W., St. Martin S.K., Dorrance A.E.* Molecular Marker Analysis of Soybean Plant Introductions with Resistance to *Phytophthora sojae* // *Phytopathology*. – 2007. – Vol. 97, No. 1. – P.113-118. doi: 10.1094/PHYTO-97-0113

37. *Ping J., Fitzgerald J.C., Zhang Ch., Lin F., Bai Y., Wang D., Aggarwal R., Rehman M., Crasta O., Ma J.* Identification and molecular mapping of *Rps11*, a novel gene conferring resistance to *Phytophthora sojae* in soybean // *Theor Appl Genet*. – 2016. – V.129. – P.445–451. doi: 10.1007/s00122-015-2638-2

38. *Mueller D.S., Hartman G.L., Pedersen W.L.* Effect of crop rotation and tillage system on *sclerotinia* stem rot on soybean // *Plant Phytopathology*. – 2002. – V.24. – P.450-456.

39. Arahana V.S., Graef G.L., Specht J.E., Steadman J.R., Eskridge K.M. Identification of QTLs for Resistance to *Sclerotinia sclerotiorum* in Soybean // *Crop Sci.* – 2001. – V. 41. – P.:180–188.
40. Zhao X., Han Y., Li Y., Liu D., Sun M., Zhao Y., Lu Ch., Li D., Yang Z., Huang L., Teng W., Qiu L., Zheng H., Li W. Loci and candidate gene identification for resistance to *Sclerotinia sclerotiorum* in soybean (*Glycine max* L. Merr.) via association and linkage maps // *The Plant Journal.* – 2015. – V. 82. – P.245–255. doi: 10.1111/tpj.12810
41. Rapela M.G.L., Lura M.C., Marcipar I. Early Detection of *Cercospora* Species in Soybean Plants: Immunologic and Molecular Methods // *American Journal of Plant Sciences.* – 2015. – V. 6. – P. 2939-2948. doi: 10.4236/ajps.2015.618289
42. Rouf Mian M.A., Wang T., Phillips D.V., Alvernaz J., Boerma H.R. Molecular Mapping of the Rcs3 Gene for Resistance to Frogeye Leaf Spot in Soybean // *Crop Sci.* – 1999. – V.39. – P.1687–1691.
43. Mian R., Bond J., Joobeur T., Mengistu A., Wiebold W., Shannon G., Wrather A. Identification of Soybean Genotypes Resistant to *Cercospora soja* by Field Screening and Molecular Markers // *Plant Disease.* – 2009. – Vol. 93 No. 4. – 4008-411. doi:10.1094/PDIS-93-4-0408
44. Hartman G. Breeding for Resistance to Soybean Rust // *Plant Disease.* – 2005. – Vol. 89 No. 6. – P.664-666. doi: 10.1094/PD-89-0664
45. Meyer J.D.F., Silva D.S.G., Yang C., Pedley K.F., Zhang C., van de Mortel M., Hill J.H., Shoemaker R.C., Abdelnoor R.V., Whitham S.A., Graham M.A. Identification and Analyses of Candidate Genes for Rpp4-Mediated Resistance to Asian Soybean Rust in Soybean1 // *Plant Physiology.* – 2009. – Vol. 150. – P. 295–307.
46. Liu M., Li S., Swaminathan S., Sahu B.B., Leandro L.F., Cardinal A.J., Bhattacharyya M.K., Song Q., Walker D.V., Cianzio S.R. Identification of a soybean rust resistance gene in PI 567104B // *Theor Appl Genet.* – 2016. – V.129. – P.863–877. doi:10.1007/s00122-015-2651-5
47. Yang H.C., Hartman G.L. Methods and Evaluation of Soybean Genotypes for Resistance to *Colletotrichum truncatum* // *Plant Disease.* – 2015. – V. 99 №1. – P. 143-148.
48. Zuiderveen G.H., Padder B.A., Kamfwa K., Song Q., Kelly J.D. Genome-Wide Association Study of Anthracnose Resistance in Andean Beans (*Phaseolus vulgaris*) // *PLoS ONE.* – 2016. – V.11(6). – P.1-17.
49. da Silva O.C., Santos H.A.A., Pria M.D., De Mio L.L.M. Damage to soybean caused by downy mildew // *Ciencia Rural, Santa Maria.* – 2016. – V.46, n.3. – P.389-392. doi: 10.1590/0103-8478cr20150093
50. Chowdhury A.K., Srinives P., Saksoong P., Tongpamnak P. RAPD markers linked to resistance to downy mildew disease in soybean // *Euphytica.* – 2002. – V. 128. – P. 55–60.
51. Jun T.H., Rouf Mian M. A., Kang S.T., Michel A.P. Genetic mapping of the powdery mildew resistance gene in soybean PI 567301B // *Theor Appl Genet.* – 2012. – V.125. – P.1159–1168. doi: 10.1007/s00122-012-1902-y
52. Kang S.T., Rouf Mian M.A. Genetic map of the powdery mildew resistance gene in soybean PI 243540 // *Genome.* – 2010. – V.53. – P. 400–405. doi:10.1139/G10-015
53. Sun S, Van K., Kim M.Y., Min K.H., Lee Y.W., Lee S.H. Diapor the phaseolorum var. caulivora, a Causal Agent for Both Stem Canker and Seed Decay on Soybean // *Plant Pathol. J.* – 2012. – V. 28(1). – P.55-59. doi.org/10.5423/PPJ.NT.10.2011.0194.

Затыбеков А.К., Аbugалиева С.И., Дидоренко С.В., Туруспеков Е.К.

СОЯНЫҢ САҢЫРАУҚҰЛАҚ АУРУЛАРЫНА ТӨЗІМДІЛІГІНІҢ ГЕНЕТИКАЛЫҚ НЕГІЗДЕРІ

Аңдатпа

Соя (*Glycine max* (L.) Merrill.) дүние жүзінде өсіретін дәнді-бұршақтар дақылдарының ең маңыздыларының бірі болып есептеледі. Қазақстанда жыл сайын сояның егіндік алқаптары көбейіп жатыр, бұл адамның тағамында және малдың азықтандыруында ақуыздың жетіспеушілік мәселесін, сондай-ақ егіндік шаруашылығының әртараптандыру бағытын шешеді. Сояның өсіруінде ең маңызды мәселе – саңырауқұлақ аурулары болып есептеледі, олар нақты зеріктелмеген. Фузариоз және тамыр шірігі жаппай қатты таратылған. Бұл мақалада сояның ең қауіпті және таратылған саңырауқұлақ ауруларының шолуы және белгілі тұрақтылық гендері көрсетілген. Ауруға толық және жарым-жартылай тұрақтылығын анықтайтын молекулярдық маркерлердің тізімі көрсетілген.

Кілт сөздер: соя, саңырауқұлақ аурулары, тұрақтылық гендері.

Zatybekov A.K., Abugalieva S.I., Didorenko S.V., Turuspekov E.K.

GENETIC BASIS OF SOYBEAN RESISTANCE TO FUNGAL DISEASES

Annotation

Soybean (*Glycine max* (L.) Merrill.) Is one of the most important leguminous crops grown in the world. Kazakhstan has increased the area of soybeans each year, contributing to decision the problem of protein deficiency in human nutrition and animal feeding, and also crop diversification. The main problems of the cultivation of soybean are fungal diseases that are studied quite enough. Everywhere widespread Fusarium and Root rot. This article provides an overview of the most dangerous and widespread fungal diseases of soybean and known resistance genes. Also present a list of molecular markers to determine the total or partial resistance to diseases.

Key words: soybean, fungal diseases, resistance genes.

УДК 635.1/8:631.531(083.131)

Карина Ш.К., Петров Е.П.

Казахский национальный аграрный университет

ВЛИЯНИЕ МИНЕРАЛЬНЫХ УДОБРЕНИЙ НА ПРОДУКТИВНОСТЬ ТОМАТА ПРИ ВЫРАЩИВАНИИ НА МАЛООБЪЕМНОЙ ГИДРОПОНИКЕ

Аннотация

В статье приводятся результаты исследования по влиянию минеральных удобрений на продуктивность и качество плодов томата при выращивании на малообъемной гидропонике.

Ключевые слова: томат, малообъемная гидропоника, урожай, прибыль.