Original researches

Estimation of the Resistance of Maize Lines to *Sphacelotheca reiliana* in the Northern Steppe of Ukraine

V. Y. Cherchel¹, O. F. Stasiv², T. M. Satarova¹, O. V. Zatyshniak¹, E. V. Lazarev¹

¹Institute of Grain Crops of NAAS of Ukraine, Dnipro, Ukraine

²Institute of Agriculture of Carpathian region of NAAN of Ukraine, Lviv region, Ukraine

Received: 07 September 2020

Revised: 11 September 2020

Accepted: 14 September 2020

Institute of Grain Crops of NAAS of Ukraine,
V. Vernadsky Str., 14, Dnipro, 49027, Ukraine

Institute of Agriculture of Carpathian region
of NAAN of Ukraine, Grushevsky Str., 5,
Obroshino vil., Pustomyty dist., Lviv region,
81115, Ukraine

Tel.: +38-068-404-31-96

E-mail: izk.zatyshniak@gmail.com

Cite this article: Cherchel, V. Y., Stasiv, O. F.,
Satarova, T. M., Zatyshniak, O. V.,
& Lazarev, E. V. (2020). Estimation of the
resistance of maize lines to *Sphacelotheca*
reiliana in the northern Steppe of Ukraine.
Agrology, 3(4), 199–204. doi: 10.32819/020023

Abstract. Maize selection for disease resistance is an actual task owing to the expansion of phytopathogens under climate changes and maize production in monoculture. The aim of the research was to differentiate modern maize initial breeding material by susceptibility to causative agent of head smut (*Sphacelotheca reiliana*) in the conditions of the northern Steppe of Ukraine. 28 maize inbreds from the collection of SE The Institute of Grain Crops of NAAS were taken for estimation of resistance to head smut in contrasting 2018 and 2019 on artificial infectious background in Dnipropetrovsk region. According to the results of the cultivation, all tested samples were divided into four classes on the level of susceptibility to disease: stable, low sensitive, middle sensitive and unstable. In 2018, 11 lines showed low sensitivity, 8 lines – middle and 9 lines – high sensitivity to head smut. In 2019 – no signs of pathogenesis were detected in 12 lines while 6 inbreds were classified as low sensitive, 7 – middle sensitive and 3 – high sensitive. The largest amount of stable or low sensitive to *S. reiliana* lines was among those ones originated from Lancaster germplasm. Among 9 lines of Iodent germplasm in 2018–2019 inbred DK 742 was assigned to the 2nd class of sensitivity; DK315 and DK744 in 2018 – to 4th and 3rd classes while in 2019 – to 2nd and 1st classes, respectively. Five other Iodent lines were either unstable or had intermediate susceptibility to the pathogen. As to Reid germplasm in two research years DK239MV showed the sensitivity of 1.6–9.0% and was classified as low sensitive; DK2323 was determined as intermediate sensitive in 2018 and high sensitive in 2019. In arid conditions of 2018 up to 20% of DK367 plants had typical signs of infection while in wet 2019 this line had no signs of infection by *S. reiliana* at all. Flint inbred DK4538 appeared unstable in both years. Other inbreds with flint grain type DK959 and DK276 in two years varied greatly on their resistance. DK 247MV which was related to line Co125 had low susceptibility to the pathogen at the level of 4.7–5.6%. DK129-4, also related to Co125, demonstrated susceptibility from 0 to 18.3%. Since maize resistance to head smut is a polygenic trait, it largely depends on weather conditions, as well as the virulence of the pathogen, the ability of plants to prevent pathological processes at the level of histogenesis, fungistatic effects of soil microorganisms and maize root secretions. Taking into account the influence of the external environment, the revealed perspective lines with ability to withstand the head smut in the northern Steppe of Ukraine can be used in the selection process of maize hybrids resistant to *S. reiliana*.

Keywords: Zea mays; inbreds; head smut; disease susceptibility; selection; artificial infective background.

Оцінка стійкості ліній кукурудзи до *Sphacelotheca reiliana* в Північному степу України

В. Ю. Черчель¹, О. Ф. Стасів², Т. М. Сатарова¹, О. В. Затишняк¹, Є. В. Лазарєв¹

¹Інститут зернових культур НААН України, м. Дніпро, Україна

²Інститут сільського господарства Карпатського регіону НААН України, с. Оброшино, Пустомитівський район, Львівська область, Україна

Анотація. Селекція кукурудзи на стійкість до хвороб є актуальним завданням у зв'язку з поширенням фітопатогенів в умовах зміни клімату та за вирощування в монокультурі. Метою дослідження була диференціація сучасного вихідний вихідного селекційного матеріалу кукурудзи за чутливістю до збудника летючої сажки (*Sphacelotheca reiliana*) в умовах північного Степу України. 28 інбредних ліній кукурудзи з колекції ДУ Інститут зернових культур НААН оцінювали за стійкістю до летючої сажки в контрастуючі 2018 та 2019 роки. на штучному інфекційному фоні в Дніпропетровській області. По результатах вирощування всі досліджені зразки були поділені на чотири класи за рівнем сприйнятливості до інфекційних захворювань: стійкі, слабо- та середньочутливі й нестійкі. У 2018 році 11 ліній продемонстрували низьку чутливість, 8 – середню та 9 – високу чутливість до летючої сажки. Наступного року жодних ознак патогенезу не виявлено у 12 ліній, тоді як 6 інбредів класифіковано як слабкочутливі, 7 – середньочутливі та 3 – високочутливі. Найбільшу кількість ліній, стійких або низькочутливих до

S. reiliana, зареєстровано серед ліній, що походять зі зародкової плазми Ланкастер. Серед 9 ліній зародкової плазми Айодент у 2018–2019 рр. інбред ДК742 віднесений до 2-го класу чутливості; ДК315 та ДК744 у 2018 році – до 4 та 3-го класів, тоді як у 2019 році – до класів 2 та 1, відповідно. П'ять інших ліній Айодент були або нестійкими, або мали проміжну чутливість до збудника. Серед зародкової плазми Рейд за два роки досліджень лінія ДК239МВ показала чутливість 1,6–9,0% і класифікована як слабкочутлива; ДК2323 визначена як середньочутлива у 2018 році та нестійка на другий рік. У посушливих умовах 2018 року до 20% рослин ліній ДК367 мали типові ознаки ураження, тоді як у вологий наступний рік ця лінія взагалі не мала ознак ураження *S. reiliana*. Кремениста лінія ДК4538 виявилася нестійкою в обидва роки. Інші лінії з кременистим типом зерна ДК959 і ДК276 протягом двох років виявили суттєво варіюючу резистентність. ДК247МВ, споріднена з лінією Со125, мала низьку чутливість до збудника (4,7–5,6%). ДК129-4, також споріднена до Со125, показала чутливість, яка змінювалася від 0 до 18,3%. Оскільки стійкість кукурудзи до летючої сажки характеризується полігенною ознакою, то й значною мірою залежить від погодних умов, а також вірулентності збудника, здатності рослин протистояти патологічним процесам на рівні гістогенезу, фунгістатичного впливу ґрунтових мікроорганізмів та кореневим виділенням кукурудзи. Виявлено перспективні лінії, здатні протистояти летючій сажці в північному Степу України. Ці лінії рекомендовано використовувати в процесі селекції для створення гібридів кукурудзи, стійких до *S. reiliana*.

Ключові слова: Zea mays; інбреди; летюча сажка; ураженість; селекція; штучний інфекційний фон.

Вступ

Серед зернових культур кукурудза посідає провідне місце в аграрному секторі України. У 2019 році, порівняно з попереднім, відбулося збільшення посівних площ під кукурудзою на 8,6% – до 4,9 млн га (17,86% від усіх посівних площ по Україні).

Кукурудза, як і більшість інших культур, страждає від хвороб (Wagner et al., 2020). Збільшення площі цієї культури в сівоzmінах призводить до погіршення фітосанітарного стану на полях і в підсумку негативно впливає на врожайність зерна та його якість. Вирощування кукурудзи на зерно відбувається в короткоротаційних сівоzmінах (2–3 роки) або в монокультурі, що зумовлює накопичення у ґрунті збудників хвороб (Markov, 2011; Tatarinova et al., 2015).

Гриби є важливими елементами едафотопу (Lugtenberg et al., 2016), проте саме від збудників захворювань грибового походження кукурудза отримує найчастіше ураження. Летюча сажка є одним з найбільш поширених захворювань кукурудзи в зонах Степу і Лісостепу. Моніторинг посівів кукурудзи за 2018 рік показує, що ураження рослин летючою сажкою спостерігалася від поодиноких випадків до 12,4% обстежених площ залежно від місцевості, де проводили облік (Markov, 2011). Відповідна статистика може свідчити про локалізацію осередків розповсюдження збудника летючої сажки.

Збудник хвороби гриб *Sphacelotheca reiliana* (J.G.Kuhn) Clinton, *Microbotryaceae*, уражує рослину кукурудзи під час проростання насіння. Симптоми цієї хвороби проявляються, зазвичай, на генеративних органах – качанах і волоті (Alvarez-Cervantes et al., 2016; Ghareeb et al., 2019). У процесі спостережень і селекції кукурудзи на імунітет до *S. reiliana* відмічено нетипові прояви інфекції на рослинах. За різними дослідженнями (Yurku, 1990; Ivashchenko, 2015) детально описані такі патологічні новоутворення чи прояви: розростання квіток з появою листкоподібних формувань на качанах і волоті, трубчасті утворення на качанах, формування зелених філодій в рудиментарних бруньках, що являють собою гіпертрофовані суцвіття довжиною до 100–120 мм; карликовість, надмірне кущіння, стерильність рослин і загибель ростків до виходу на поверхню ґрунту (Yurku, 1990). Останнє може вказувати на латентний стан патогена, проте симптоми хвороби здатні не виникати або проявлятися наприкінці вегетаційного періоду у вигляді зазначених патологічних утворень. *S. reiliana* уражує і інші види рослин, окрім кукурудзи. Проте відмічається певна специфічність та пристосованість штамів до організму-хазяїна (Poloni & Schirawski, 2016; Dutra et al., 2020).

Головну роль у забезпеченні стійкості рослин до фітопатогенних чинників відіграють неспецифічні (морфологічні, анатомічні, фізіологічні і біохімічні) властивості (Ivashchenko, 2015). Стійкість кукурудзи до летючої сажки, як і будь-яка інша ознака, великою мірою модифікується зовнішніми умовами, а також захисними особливостями рослин, життєздатністю та

вірулентністю збудника, що спричиняє коливання ураженості рослин. Рослини, стійкі до збудника летючої сажки за одних умов, можуть бути чутливими за інших (Baranova et al., 2012).

Натепер особливості збудників вірусних, бактеріальних та грибових захворювань, механізм взаємодії з організмом-хазяїном та стійкість до хвороб у кукурудзи інтенсивно вивчаються на молекулярному рівні (Wu et al., 2017; Ge et al., 2020; Nyaga et al., 2020; Ali et al., 2021). Серед них значна увага приділяється сажковим хворобам (Schirawski et al., 2010; Di et al., 2017; Zuo et al., 2019).

Ідентифіковано основні QTL-локуси в кукурудзі, пов'язані зі стійкістю до летючої сажки (Chen et al., 2008; Weng et al., 2012; Li et al., 2015), безпосередньо гени стійкості (Zhao et al., 2012; Zuo et al., 2015; Zhang et al., 2017) та механізми їхньої регуляції (Schweizer et al., 2018). Виявлено SNP-маркери, пов'язані з варіюванням алельного стану генів стійкості кукурудзи до летючої сажки (Weng et al., 2012).

За результатами багаторічних досліджень визначено, що під час формування стійкості до *S. reiliana* в гібридів кукурудзи виникають складні генні взаємодії. Ідентифіковано 18 генних факторів, які об'єднані в три групи (Wang et al., 2012). До першої групи віднесено гени, що відповідають за стійкість до летючої сажки через білок з NB-ARC доменом, наприклад, ген GRMZM2G047152. Такі фактори позначають як R-гени (resistance genes). Більшість відомих R-генів кодують NBS-протеїни, які відповідають за механізми стійкості до хвороб. У кукурудзи ген RP1-D кодує білок з NBS-доменом, що бере участь у забезпеченні стійкості і до збудника іржі (*Puccinia sorghi*). Друга група генів відповідає за розвиток захисних реакцій рослини у відповідь на ураження патогеном. Зокрема, ген GRMZM2G137289 кодує білки з MADS-доменом. Більшість білків, що містять цей домен, є транскрипційними факторами і впливають на експресію генів (West et al., 1997). Інший ген з цієї умовної групи – ген GRMZM2G443953 відповідає за синтез білка з WD-40 доменом довжиною у 40 амінокислот (Neer et al., 1994), що також відіграє суттєву роль у розвитку захисних реакцій. Гени третьої групи кодують білки, домени яких гомологічні до інших білків, що беруть участь у механізмах резистентності (Wang et al., 2012).

Основним засобом боротьби з ураженістю хворобами є пошук і створення імунних генотипів кукурудзи, які забезпечують толерантність до збудника за рахунок спадкової стійкості. Суттєві сподівання у цілеспрямованому пошуку стійких генотипів відводяться широкогеномній селекції, яка пов'язує алельний стан молекулярно-генетичних маркерів, що щільно вкривають геном, із фенотиповим проявом ознак (Wang et al., 2020).

Головні важелі програм селекції на стійкість до хвороб складаються з наявності ефективних джерел, які надалі можуть бути використані як донори з метою створення нових батьківських компонентів гібридів кукурудзи, толерантних до збудника летючої сажки та інших захворювань.

У зв'язку з поширенням летючої сажки у виробництві, особливо за використання монокультури, вивчення питань стійкості вихідного матеріалу та гібридів кукурудзи стає вкрай актуальним.

Мета наших досліджень полягала в диференціації сучасного вихідного селекційного матеріалу кукурудзи з ураженістю збудником летючої сажки в умовах північного Степу України.

Матеріал та методи

Роботи проводили у 2018–2019 рр. на базі Державного підприємства Дослідне господарство “Дніпро” ДУ ІЗК НААН, розташованого в Дніпропетровській області, на правому березі р. Дніпро.

Погодні умови в роки проведення досліджень варіювали за динамікою температури повітря та опадів. Так, у 2018 р. весна була ранньою та дуже сухою. Протягом весняного сезону реєстрували підвищені температури повітря, порівняно зі середньобогаторічними показниками, у квітні на 3,5 °C і в травні на 4 °C. Значні температурні коливання в денний і нічний час призводили до стресу рослин та уповільнювали їхній розвиток на фоні дефіциту вологи. Літні місяці також характеризувалися температурою повітря, вищою за норму, з достатньою кількістю опадів у червні і липні та повною відсутністю опадів у серпні. У період вегетації 2019 року спостерігався нерівномірний розподіл опадів за декадами місяців, а їхня середньомісячна кількість перевищувала норми в усі місяці, окрім вересня. У цілому погодні умови в роки проведення досліджень були сприятливими для розвитку рослин кукурудзи та отримання врожаю.

Матеріалом для дослідження слугували 27 перспективних ліній кукурудзи з колекції ДУ Інститут зернових культур НААН: ДК267МВ, ДК212МВ, ДК267/959, ДК680МВ, ДК517МВ, ДК633325МВ, ДК3044, ДК3070, ДК231, ДК633266МВ, ДК742, ДК744, ДК257, ДК216, ДК315, ДК365, ДК777, ДК2064, ДК4172, ДК247МВ, ДК959, ДК239МВ, ДК129-4, ДК367, ДК2323, ДК276, ДК4538 і лінія закордонної селекції Р354. Усі ці лінії належать до основних типів зародкової плазми: Ланкастер, Айодент, Європейська кремениста, Рейд (SSS), Со125 та Змішана.

Агротехніка вирощування культури – загальноприйнята для польових дослідів з кукурудзою: зяблева оранка – 28–30 см, передпосівний обробіток – ранньовесняне боронування та передпосівна культивация з внесенням мінеральних добрив з розрахунку за діючою речовиною $N_{60}P_{60}K_{60}$, для боротьби з бур'янами використовували ґрунтовий гербіцид – аналог Харнесу – 2,0 л/га (Lebid et al., 2008).

Стійкість ліній кукурудзи до летючої сажки визначали під час вирощування рослин на штучному інфекційному фоні, який створювали шляхом передпосівного зараження кукурудзи спорами летючої сажки (Yunikov, 1969). Для проведення досліду на 40 насінин кожної лінії перед висівом було нанесено по 5 г спор гриба *S. reiliana*. Для поліпшення фіксації спор на поверхні зерно попередньо покривали тонким шаром метилцелюлозного клею. Щоб отримати дані з біотичної стійкості, посіви інсектицидами чи фунгіцидами не обробляли.

Досліди проводили у триразовій повторності. Площа ділянки селекційного розсадника становила 4,9 м², ділянки однорядкові, густота стояння рослин – 50 тис./га.

Ураженість рослин летючою сажкою обліковували на інфекційному фоні в період збирання врожаю як відсоткове відношення кількості уражених рослин до загальної кількості рослин на ділянці. Як індикатор ураження використовували лінію Р354, відому своєю чутливістю до летючої сажки. Відповідно до отриманих результатів досліджень за рівнем ураження всі зразки були розподілені на чотири класи: 1 – стійкі (0% ураження), 2 – низької (до 10%), 3 – середньої чутливості (до 20%) та 4 – нестійкі до захворювання (понад 20%).

Статистичний аналіз експериментальних даних виконували з використанням критерію Ст'юдента і рівнем значущості 0,05 (Brereton, 2007).

Результати

На штучному інтенсивному фоні в польових умовах спостерігали уражені летючою сажкою рослини кукурудзи, що в період збирання врожаю мали такі ознаки, як цілковите пошкодження волоті, цілковите пошкодження качана (рисунк, а), утворення зелених філодій на рудиментарних бруньках у місці розташування качана (рисунк, б).

У 2018 році серед 28 досліджених ліній кукурудзи 11 (39,3%) виявили низьку чутливість, 8 (28,6%) – середню, а 9 ліній (32,1%) були віднесені до категорії нестійких до летючої сажки (таблиця).

До ліній з низькою чутливістю були віднесені такі зразки: ДК267МВ, ДК680МВ, ДК633325МВ, ДК3044, ДК3070, ДК231, ДК633266МВ, ДК742, ДК365, ДК247МВ, ДК239МВ; до ліній зі середньою чутливістю – ДК212МВ, ДК517МВ, ДК744, ДК777, ДК2064, ДК959, ДК129-4, ДК367. Найчутливішою до летючої сажки у 2018 р. виявилася лінія Р354 (ураженість 68,7%), а нестійкими лініями з Дніпровської селекційної програми зареєстровані ДК267/959, ДК257, ДК216, ДК315, Д 4172, Р 354, ДК2323, ДК276 та ДК4538.

У 2019 році в 42,9% досліджених ліній не було ознак патогенезу *S. reiliana*, 21,4% ліній віднесено до зразків з низькою, 25% – зі середньою та 10,7% – з високою чутливістю.

а

б

Рис. Ураження кукурудзи летючою сажкою: а – з повним пошкодженням качана; б – з утворенням філодій

Таблиця. Рівень ураженості ліній кукурудзи збудником летючої сажки *S. reiliana*

Лінія	Ураженість летючою сажкою				Тип зародкової плазми
	2018 р.		2019 р.		
	%	клас	%	клас	
ДК267МВ	1,7	2	0	1	Ланкастер
ДК212МВ	17,3	3	14,7	3	
ДК267/959	28,7	4	21,3	4	
ДК680МВ	1,7	2	0	1	
ДК517МВ	17	3	1,4	2	
ДК633325МВ	2	2	0	1	
ДК3044	4,7	2	0	1	
ДК3070	1,7	2	0	1	
ДК231	6	2	0	1	
ДК633266МВ	2,7	2	0	1	
ДК742	3,3	2	1,7	2	Айодент
ДК744	19,3	3	0	1	
ДК257	20,3	4	10,8	3	
ДК216	25,3	4	17,6	3	
ДК315	49	4	4,4	2	
ДК365	6	2	0	1	
ДК777	15,7	3	11,9	3	
ДК2064	16,7	3	19,6	3	
ДК4172	22,3	4	13,9	3	
ДК239МВ	9	2	1,6	2	
ДК367	20	3	0	1	
ДК2323	22,3	4	15,9	3	
ДК276	31,3	4	8,6	2	Європейська кремениста
ДК4538	29	4	21,7	4	
ДК959	12	3	0	1	
ДК129-4	18,3	3	0	1	Со125
ДК247МВ	4,7	2	5,6	2	
Р354	68,7	4	53,8	4	Змішана
Середнє	17,0±5,8*	2,9±0,3*	8,0±4,5*	2,0±0,4*	-
V, %	89,6	29,3	147,3	52,6	-

Примітка: * – $x \pm SE$, де x – середнє; SE – стандартна похибка за рівня значущості 0,05; V – коефіцієнт варіації.

На таких стійких до *S. reiliana* лініях, як ДК267МВ, ДК680МВ, ДК633325МВ, ДК3044, ДК3070, ДК231, ДК633266МВ і ДК365, взагалі не виявлено ознак зараження. У 2019 р. не було ознак патогенезу і на рослинах зразків ДК744, ДК959, ДК129-4 і ДК367, хоча попереднього року у цих ліній 19,3%, 12%, 18,3% і 20% рослин, відповідно, були заражені летючою сажкою, що дозволило віднести їх до ліній зі середньою чутливістю. Дуже малий відсоток зараження у 2019 р. спостерігався і для ліній ДК315 (4,4%) та ДК276 (8,6%), тоді як у 2018 р. їхня ураженість становила, відповідно, 49% і 31,3%.

Розподіл досліджуваного матеріалу за типами зародкової плазми виявив певні закономірності: серед 10 ліній плазми Ланкастер у 2019 р. виявлено найбільшу кількість стійких ліній до *S. reiliana* – 7 (70%).

Серед 9 ліній плазми Айодент лінія ДК742 у 2018–2019 рр. віднесена до 2 класу чутливості; виходячи з отриманих у ході досліджень даних, лінії ДК315 і ДК744 у 2018 р. віднесені до 4 та 3-го класів, відповідно, а наступного року – до 2 та 1 класів, відповідно. 5 інших ліній були або нестійкими, або мали проміжну чутливість до збудника.

Досліджено також 3 лінії зародкової плазми Рейд (SSS) – ДК239МВ, ДК367 і ДК2323. За даними, отриманими протягом двох років досліджень, лінія ДК239МВ мала чутливість 1,6–9,0% і віднесена до низькочутливих; ДК2323 – 15,9–22,3% і мала проміжну у 2018 р. і високу чутливість у 2019 р. Неоднозначно продемонструвала оцінки чутливості лінія ДК367. Різні кліматичні умови в роки досліджень викликали варіювання показників стійкості цієї лінії. Якщо в посушливих умовах 2018 р. на 20% рослин виявлено типові ознаки зараження, то у вологому 2019 році ознак зараження летючою сажкою у цієї лінії не було.

Лінія ДК4538 Європейської кременистої плазми за даними обох років віднесена до категорії нестійких до хвороби. Для інших двох ліній з кременистим типом зерна – ДК959 і ДК276 – отримано значне варіювання оцінок стійкості по роках.

Незначну чутливість до збудника, на рівні 4,7–5,6%, має лінія ДК247МВ, що споріднена до лінії Со125. У лінії ДК129-4, яка теж є спорідненою до лінії Со125, показник ураженості варіює від 18,3% у 2018 р. до 0% у 2019 р.

Обговорення

Оскільки стійкість ліній кукурудзи до летючої сажки вважається полігенною ознакою, то й великою мірою вона залежить від погодних умов, а також від вірулентності збудника, здатності рослин протидіяти перебігу патологічних процесів під час гістогенезу, фунгістатичних ефектів мікрофлори ґрунту і корневих виділень кукурудзи. Стійкі форми в одних умовах довкілля можуть бути чутливими в інших (Yurku, 1990; Baranova et al., 2012). Продемонстрована розбіжність результатів по роках свідчить про залежність збудника від погодних умов, зокрема, період вегетації 2019 р. виявився менш сприятливим для патогенезу гриба *S. reiliana* в рослинах, ніж 2018 рік. За літературними джерелами, для проростання теліоспор летючої сажки і розвитку гриба *in vitro* більш сприятливою була температура 28–30 °C (Yurku, 1990), за іншими даними 25–32 °C (Bannikova & Yavdoshchenko, 2016), 23–25 °C (Dermentko, 2012), а для ефективного зараження і нормального перебігу патологічного процесу в польових умовах оптимальною вважається температура 15–22 °C за вологості ґрунту 21–23% (Yurku, 1990). Ці параметри більше відповідають погодним умовам 2018 року, який характеризувався більш високим рівнем ураження рослин *S. reiliana* (17,0±5,8%; 2,9±0,3 бала), ніж 2019 рік (8,0±4,5%; 2,0±0,4 бала).

Стратегія селекційних досліджень кукурудзи спрямована на створення високоурожайних, адаптованих до природно-кліматичних умов регіону генотипів, із підвищеною якістю зерна, стійких до збудників хвороб, шкідників, варіюючих стресових абіотичних чинників. Такі цілі завжди стояли перед селекційною наукою, втім методи, які наразі використовують для створення нових генотипів, мають комплексний і інноваційний характер (Yu et al., 2020). До таких методів останнім часом ввійшов і метод відбору за функціональними маркерами та широкогеномна селекція (Wang et al., 2020). Новітні методологічні підходи дозволяють навіть будувати нові селекційні стратегії геномної оптимізації (Jiang et al., 2020). На нашу думку, сучасний селекційний ґенофонд ліній кукурудзи, адаптований до зони Степу України, диференційований за стійкістю до летючої сажки, повинен стати матеріалом для ідентифікації і характеристики алейних варіантів генів та їхніх поєднань, які специфічним чином у взаємодії зі стресовими абіотичними чинниками визначають тип реакції ліній кукурудзи на ураження *S. reiliana*. На першому етапі маркер-асоційованої селекції на стійкість до летючої сажки генотипів кукурудзи, адаптованих до вирощування в Степу і Лісостепу України, потрібно перевірити відповідність алейного стану вже ідентифікованих молекулярних маркерів генів (Chen et al., 2008; Weng et al., 2012; Zhao et al., 2012; Zuo et al., 2015; Li et al., 2015; Zhang et al., 2017) фенотиповому прояву ознаки в конкретних умовах вирощування. На наступному етапі необхідно провести масове тестування перспективних ліній для виявлення сприятливого алейного стану генів стійкості та з'ясувати закономірності розподілу стійких генотипів залежно від типу зародкової плазми, групи стиглості, приналежності до певної селекційної програми тощо. Використання такої інформації у сучасному селекційному процесі кукурудзи повинно проводитися разом із урахуванням алейного стану генів інших ознак, установленого за молекулярними маркерами, передусім для генів урожайності (Zhang et al., 2020), а також фенотипового прояву генетичних детермінант в умовах варіювання довкілля.

Висновки

Рівень ураженості летючою сажкою рослин ліній кукурудзи P354 – стандарту за чутливістю до збудника летючої сажки *S. reiliana*, у 2018 та 2019 роках становив, відповідно, 68,7% та 53,8% і був найвищим серед 28 досліджених ліній.

Серед ліній кукурудзи, перспективних для селекції в північному Степу України, у 2018 році не виявлено стійких до

збудника летючої сажки *S. reiliana*, а лінії з низькою чутливістю становили 39,3%. У 2019 році, який відрізнявся за погодними умовами, в тому самому наборі ліній 42,9% виявилися стійкими до ураження і ще 21,4 % віднесено до категорії низькочутливих.

За результатами двох років спостережень лініями кукурудзи з низькою чутливістю до летючої сажки є ДК267МВ, ДК680МВ, ДК633325МВ, ДК3044, ДК3070, ДК231, ДК633266МВ, ДК742, ДК365, ДК247МВ і ДК239МВ. Дані лінії рекомендовано використовувати в подальшій селекційній роботі на стійкість до фітопатогену.

Не рекомендовані до залучення в селекційній практиці лінії P354, а також ДК267/959, ДК257, ДК216, ДК315, ДК4172, ДК2323, ДК276 і ДК4538, які виявилися найбільш вразливими до *S. reiliana*. Лінії кукурудзи різних типів зародкової плазми розрізняються за стійкістю до *S. reiliana*. Найбільша кількість низькочутливих до летючої сажки ліній в проаналізованому наборі належала до зародкової плазми Ланкастер.

У подальшому чутливі та стійкі лінії кукурудзи будуть використані в ідентифікації молекулярних маркерів стійкості до летючої сажки. Роботи продовжуватимуться у напрямку Маркер асоційованої селекції (MAS) на стійкість до *S. reiliana*.

Аналіз та узагальнення результатів досліджень пов'язано з виконанням НДР “Зменшення пестицидного навантаження на агросистеми шляхом створення селекційного матеріалу кукурудзи, стійкого до фітопатогенів” (договори з Міністерством освіти і науки України № М/91-2019 та № М/105-2020).

References

- Ali, M., Ahmad, Z., Ashraf, M., & Dong, W. (2020). Maize endophytic microbial-communities revealed by removing PCR and 16S rRNA sequencing and their synthetic applications to suppress maize banded leaf and sheath blight. *Microbiological Research*, 242, 126639. doi: [10.1016/j.micres.2020.126639](https://doi.org/10.1016/j.micres.2020.126639)
- Álvarez-Cervantes, J., Hernández-Domínguez, E. M., Tellez-Tellez, M., Mandujano-González, V., Mercado-Flores, Y., & Díaz-Godínez, G. (2016). *Stenocarpella maydis* and *Sporisorium reilianum*: Two Pathogenic Fungi of Maize. *Fungal Pathogenicity* (S. Sultan ed.), 45–60. doi: [10.5772/62662](https://doi.org/10.5772/62662)
- Bannikova, K., & Yavdoshchenko, M. (2016). Maize diseases in 2015 and the forecast of their spread in 2016. *Propozytsiia*, 3, 35–38 (in Ukrainian).
- Baranova, V. V., Petrenkova, V. P., Chernobai, L. M., & Borovska, I. Y. (2012). Inheritance of a sign of resistance of corn to the pathogen of head smut. *Plant Breeding and Seed Production*, 101, 123–130 (in Ukrainian).
- Brereton, R. G. (2007). *Applied Chemometrics for Scientists*. Wiley, Chichester, UK.
- Chen, Y., Chao, Q., Tan, G., Zhao, J., Zhang, M., Ji, Q., & Xu, M. (2008). Identification and fine-mapping of a major QTL conferring resistance against head smut in maize. *Theor Appl Genet.*, 117(8), 1241–1252. doi: [10.1007/s00122-008-0858-4](https://doi.org/10.1007/s00122-008-0858-4)
- Dermentko, O. M. (2012). Smut's diseases of maize. *Propozytsiia*, 8, 76–78 (in Ukrainian).
- Di, H., Yu, T., Deng, Y., Dong, X., Li, R., Zhou, Y., & Wang, Z. (2017). Complementary DNA (cDNA) cloning and functional verification of resistance to head smut disease (*Sphacelotheca reiliana*) of an NBS–LRR gene *ZmNL* in maize (*Zea mays*). *Euphytica*, 213, 288. doi: [10.1007/s10681-017-2083-1](https://doi.org/10.1007/s10681-017-2083-1)
- Dutra, D., Agrawal, N., Ghareeb, H., & Schirawski, J. (2020). Screening of Secreted Proteins of *Sporisorium reilianum* f. sp. *zeae* for Cell Death Suppression in *Nicotiana benthamiana*. *Frontiers in Plant Science*, 11. doi: [10.3389/fpls.2020.00095](https://doi.org/10.3389/fpls.2020.00095)
- Ge, Ch., Tang, Ch., Zhu, Y., & Wang, G. (2020). Genome-wide identification of the maize TOGD superfamily genes and their response to *Fusarium verticillioides* and *Fusarium graminearum*. *Gene*, 764, 145078. doi: [10.1016/j.gene.2020.145078](https://doi.org/10.1016/j.gene.2020.145078)

- Ghareeb, H., Zhao, Y., & Schirawski, J. (2019). Sporisorium reilianum possesses a pool of effector proteins that modulate virulence on maize. *Mol Plant Pathol.*, 20(1), 124–136. doi: [10.1111/mpp.12744](https://doi.org/10.1111/mpp.12744)
- Ivashchenko, V. G. (2015). Maize Diseases: Etiology, Monitoring and Problems of Variety Resistance. St. Petersburg (Plant Protection News, Suppl.) (in Russian).
- Jiang, S., Cheng, Q., Yan, J., Fu, R., & Wang, X. (2020). Genome optimization for improvement of maize breeding. *Theor Appl Genet.*, 133(5), 1491–1502. doi: [10.1007/s00122-019-03493-z](https://doi.org/10.1007/s00122-019-03493-z)
- Lebid, Y. M., Tsykov, V. S., & Pashchenko, Y. M. (2008). Methods of conducting field experiments with maize. Dnipropetrovsk (in Ukrainian).
- Li, Y.-X., Wu, X., Jaqueth, J., Zhang, D., Cui, D., Li, C. ... Li, Y. (2015). The Identification of Two Head Smut Resistance-Related QTL in Maize by the Joint Approach of Linkage Mapping and Association Analysis. *PLOS ONE*, 10(12), e0145549. doi: [10.1371/journal.pone.0145549](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0145549)
- Lugtenberg, B. J., Caradus, J. R., & Johnson, L. J. (2016). Fungal endophytes for sustainable crop production. *FEMS Microbiol Ecol.*, 92(12), 194. doi: [10.1093/femsec/fiw194](https://doi.org/10.1093/femsec/fiw194)
- Markov, I. L. (2011). Diagnose maize diseases. *Agribusiness today*, 5(204), 37–42 (in Ukrainian).
- Neer, E. J., Schmidt, C. J., Nambudripad, R., & Smith, T. F. (1994). The ancient regulatory-protein family of WD-repeat proteins. *Nature*, 371(6495), 297–300. doi: [10.1038/371297a0](https://doi.org/10.1038/371297a0)
- Nyaga, C., Gowda, M., Beyene, Y., Murithi, W.T., Burgueno, J., Toledo, F. ... Prasanna, B.M. (2020). Hybrid Breeding for MLN Resistance: Heterosis, Combining Ability, and Hybrid Prediction. *Plants (Basel)*, 9(4), 468. doi: [10.3390/plants9040468](https://doi.org/10.3390/plants9040468)
- Poloni, A., & Schirawski, J. (2016). Host specificity in Sporisorium reilianum is determined by distinct mechanisms in maize and sorghum. *Mol Plant Pathol.*, 17(5), 741–754. doi: [10.1111/mpp.12326](https://doi.org/10.1111/mpp.12326)
- Schirawski, J., Mannhaupt, G., Münch, K., Brefort, T., Schipper, K., Doeblemann, G. ... Kahmann, R. (2010). Pathogenicity determinants in smut fungi revealed by genome comparison. *Science*, 330(6010), 1546–1548. doi: [10.1126/science.1195330](https://doi.org/10.1126/science.1195330)
- Schweizer, G., Münch, K., Mannhaupt, G., Schirawski, J., Kahmann, R., & Dutheil, J.Y. (2018). Positively Selected Effector Genes and Their Contribution to Virulence in the Smut Fungus Sporisorium reilianum. *Genome Biol Evol.*, 10(2), 629–645. doi: [10.1093/gbe/evy023](https://doi.org/10.1093/gbe/evy023)
- Tatarynova, V. I., Rozhkova, T. O., Burdulaniuk, A. O., & Vasylyna, M. I. (2015). Resistance of maize hybrids to smut diseases. *Visnyk of Sumy National Agrarian University*, 9, 108–111 (in Ukrainian).
- Wagner, M. R., Busby, P. E., & Balint-Kurti, P. (2020). Analysis of leaf microbiome composition of near-isogenic maize lines differing in broad-spectrum disease resistance. *New Phytol.*, 225(5), 2152–2165. doi: [10.1111/nph.16284](https://doi.org/10.1111/nph.16284)
- Wang, B., Lin, Z., Li, X., Zhao, Y., Zhao, B., Wu, G. ... Wang, H. (2020). Genome-wide selection and genetic improvement during modern maize breeding. *Nat Genet.*, 52(6), 565–571. doi: [10.1038/s41588-020-0616-3](https://doi.org/10.1038/s41588-020-0616-3)
- Wang, M., Yan, J., Zhao, J., Song, W., Zhang, X., Xiao, Y., & Zheng Y. (2012). Genome-wide association study (GWAS) of resistance to head smut in maize. *Plant Science*. 1–7. doi: [10.1016/j.plantsci.2012.08.004](https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2012.08.004)
- Weng, J., Liu, X., Wang, Z., Wang, J., Zhang, L., Hao, Z., Xie, C., Li, M., Zhang, D., Bai, L., Liu, C., Zhang, S., & Li, X. (2012). Molecular mapping of the major resistance quantitative trait locus qHS2.09 with simple sequence repeat and single nucleotide polymorphism markers in maize. *Phytopathology*, 102(7), 692–699. doi: [10.1094/PHYTO-12-11-0330](https://doi.org/10.1094/PHYTO-12-11-0330)
- West, A. G., Shore, P., & Sharrocks, A. D. (1997). DNA binding by MADS-box transcription factors: a molecular mechanism for differential DNA bending. *Molecular Cell Biology*, 17(5), 2876–2887.
- Wu, C. H., Abd-El-Halim, A., Bozkurt, T. O., Belhaj, K., Te-rauchi, R., Vossen, J. H., & Kamoun, S. (2017). NLR network mediates immunity to diverse plant pathogens. *Proc Natl Acad Sci USA*, 114(30), 8113–8118. doi: [10.1073/pnas.1702041114](https://doi.org/10.1073/pnas.1702041114)
- Yu, K., Wang, H., Liu, X., Xu, C., Li, Z., Xu, X., Liu, J., Wang, Z., & Xu, Y. (2020). Large-Scale Analysis of Combining Ability and Heterosis for Development of Hybrid Maize Breeding Strategies Using Diverse Germplasm Resources. *Front Plant Sci.*, 11, 660. doi: [10.3389/fpls.2020.00660](https://doi.org/10.3389/fpls.2020.00660)
- Yunikov, V. G. (1969). To the study of head smut of maize in the Voronezh region. *Agricultural science – production*, 167–176 (in Russian).
- Yurku, A. I. (1990). Maize head smut: monograph]. Shtiintsa: Kishinev (in Russian).
- Zhang, M., Cui, Y., Liu, Y.H., Xu, W., Sze, S. H., Murray, S. C., Xu, S., & Zhang, H. B. (2020). Accurate prediction of maize grain yield using its contributing genes for gene-based breeding. *Genomics*, 112(1), 225–236. doi: [10.1016/j.ygeno.2019.02.001](https://doi.org/10.1016/j.ygeno.2019.02.001)
- Zhang, N., Zhang, B., Zuo, W., Xing, Y., Konlasuk, S., Tan, G., Zhang, Q., Ye, J., & Xu, M. (2017). Cytological and Molecular Characterization of ZmWAK-Mediated Head-Smut Resistance in Maize. *Mol Plant Microbe Interact.*, 30(6), 455–465. doi: [10.1094/MPMI-11-16-0238-R](https://doi.org/10.1094/MPMI-11-16-0238-R)
- Zhao, X., Tan, G., Xing, Y., Wei, L., Chao, Q., Zuo, W., Lübberstedt, T., & Xu, M. (2012). Marker-assisted introgression of qHSR1 to improve maize resistance to head smut. *Mol Breeding*, 30(2), 1077–1088. doi: [10.1007/s11032-011-9694-3](https://doi.org/10.1007/s11032-011-9694-3)
- Zuo, W., Chao, Q., Zhang, N., Ye, J., Tan, G., Li, B. ... Xu, M. (2015). A maize wall-associated kinase confers quantitative resistance to head smut. *Nat Genet.*, 47(2), 151–157. doi: [10.1038/ng.3170](https://doi.org/10.1038/ng.3170)
- Zuo, W., Ökmen, B., Depotter, J. R. L., Ebert, M. K., Redkar, A., Misas Villamil, J., & Doeblemann, G. (2019). Molecular Interactions Between Smut Fungi and Their Host Plants. *Annu Rev Phytopathol.*, 57, 411–430. doi: [10.1146/annurev-phyto-082718-100139](https://doi.org/10.1146/annurev-phyto-082718-100139)