

ГЕНЕТИЧЕСКОЕ ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ ВЗРОСЛЫХ РАСТЕНИЙ ПШЕНИЦЫ И ВОЗБУДИТЕЛЯ ЛИСТОВОЙ РЖАВЧИНЫ: «ГЕН-НА-ГЕН» ИЛИ «ГЕН-НА-ГЕНЫ»?

© 2014 Л.Г. Тырышкин¹, В.Г. Захаров², В.В. Сюков³, С.Н. Шевченко³

¹Всероссийский НИИ растениеводства им. Н.И.Вавилова, г. Санкт-Петербург

²ФГБНУ Ульяновский НИИСХ, п.Тимирязевский, , Ульяновская обл.

³ФГБНУ Самарский НИИСХ, п.Безенчук, Самарская обл.

Поступила в редакцию 15.12.2014

В экспериментах с патотипами *Puccinia triticina*, вирулентными к высокоэффективным генам устойчивости к листовой ржавчине *Lr* 9, 19 и 24, получены данные, которые позволяют предполагать, что преодоление патогеном олигогена резистентности происходит ступенчато: сначала появляются генотипы возбудителя листовой ржавчины, преодолевающие устойчивость проростков, а затем разных по ярусности листьев взрослых растений.

Ключевые слова: яровая пшеница, листовая ржавчина, гены устойчивости, гены вирулентности

Введение. Взаимодействие растение-хозяин – патоген для многих систем, включая мягкую пшеницу и возбудителя листовой ржавчины (*Puccinia triticina* Erikss., syn=*Puccinia recondita* Rob ex Desm), подчиняется теории Флора [1, 2] «ген-на-ген». Согласно классическому варианту данной теории каждому олигогену устойчивости (в системе пшеница – листовая ржавчина – *Lr* гены) соответствует один комплементарный ему ген вирулентности патогена: реакция резистентности наблюдается в том случае, когда растение имеет аллель устойчивости (в большинстве случаев доминантный), а у возбудитель болезни – комплементарный ему аллель авирулентности (в большинстве случаев рецессивный); в остальных комбинациях аллелей генов проявляется реакция восприимчивости (табл. 1).

Если растение-хозяин имеет более одного гена резистентности для проявления устойчивости (авирулентности патогена) необходимо и достаточно, чтобы у растения был хотя бы один аллель устойчивости, которому противостоит аллель авирулентности патогена. В нашей работе было впервые показано, что изогенные по *Lr* генам резистентности к листовой ржавчине линии пшеницы по-разному поражаются монопустульными изолятами возбудителя болезни на разных стадиях онтогенеза [3], что не могло быть

Тырышкин Лев Геннадьевич, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник отдела генетики.

E-mail: tyryshkinlev@rambler.ru

Захаров Владимир Григорьевич, кандидат сельскохозяйственных наук, заведующий отделом селекции.

E-mail: ulniish@mail.ru

Сюков Валерий Владимирович, доктор биологических наук, заведующий лабораторией генетики и селекции яровой мягкой пшеницы. E-mail: vsyukov@mail.ru

Шевченко Сергей Николаевич, доктор сельскохозяйственных наук, директор. E-mail: samniish@mail.ru

объяснено в рамках классической теории Флора. Цель настоящей работы – проверить применимость теории «ген-на-ген» для взаимодействия взрослых растений пшеницы и *P. triticina*.

Материал и методика. Растения почти изогенных линий пшеницы сорта Thatcher с генами устойчивости к листовой ржавчине *Lr*1, *Lr*10, *Lr*14a, *Lr*15, *Lr*20, *Lr*23, *Lr*26, *Lr*34, *Lr*35, *Lr*36, *Lr*37 выращивали в кюветах на смоченной водой вате в светоустановке (20-22°C, постоянное освещение 2500 люкс) до стадии 1-2 листа, а также в почве в ящиках в климатической камере (22°C, постоянное освещение 2500 люкс) до колошения. Монопустульные изоляты *P. triticina* выделяли из популяций патогена, собранных в Среднем Поволжье и поддерживали на листьях сорта Ленинградка. Отрезки листьев проростков линий помещали в кювету на вату, смоченную водой, и заражали изолятами *P. triticina*. Учет типов реакции на заражение проводили на 7-е сутки после инокуляции по шкале Майнса и Джексона [4]. Клонами, вирулентными к отрезкам листьев (тип реакции 3), заражали интактные проростки линий. Отобрали по 10 изолятов гриба, вирулентных к интактным растениям каждой линии. Этими клонами заражали флаг-листья выращенных в почве линий, а также второй, третий и четвертый лист сверху по ярусу растения (предфлаг-1, предфлаг-2, предфлаг-3). Учет типа реакции на заражение проводили по шкале Майнса и Джексона.

Результаты и обсуждение. Листья предфлаг-3 всех линий были восприимчивы к клонам *P. triticina*, вирулентным к проросткам соответствующей линии. Во всех случаях наблюдали реакцию устойчивости флаг-листьев линий к отдельным изолятам гриба. Частота клонов, авирулентных к флаг-листьям линий с генами

Таблица 1. Взаимодействие двух аллелей в локусе устойчивости растения и двух аллелей в локусе вирулентности патогена

Ген вирулентности патогена	Ген устойчивости хозяина		
	RR	Rr	rr
VV-	-	-	+
Vv	-	-	+
vv	+	+	+

- - устойчивость; + - восприимчивость

Lr1, Lr10, Lr14a, Lr15, Lr20, Lr23, Lr26, Lr34, Lr36, Lr37 составила 20, 40, 80, 90, 10, 90, 80, 90, 50 и 100%, соответственно. У ряда линий наблюдали зависимость яруса листьев, на котором проявляется реакция устойчивости, от изолята патогена. Так, у линии с геном *Lr10*, резистентность проявлялась, начиная с предфлаг-листа-2 (1 изолят), предфлаг-листа-1 (1 изолят), либо экспрессировалась только у флаг-листа (2 изолята). На линии с геном *Lr15* восемь изолятов гриба были авирулентны только к флаг-листу, а один изолят был авирулентен уже на предфлаг-листе-2. К восьми изученным клонам устойчивость у линии с геном *Lr23* проявляется уже у предфлаг-листа-2, но к одному изоляту патогена устойчив только флаг-лист. У линии с геном *Lr34* против 2-х изолятов *P. triticina* устойчивость экспрессируется только у флаг-листа, а против 7-и клонов - уже у предфлаг-листа-1. Аналогично у линии с геном *Lr37* устойчивость к 4-м изолятам патогена экспрессируется только у флаг-листа, а к шести - начиная с предфлаг-листа-1.

Полученные данные, очевидно, не могут быть объяснены с точки зрения классической теории «ген-на-ген». В случае ее верности, вирулентность изолята патогена к проросткам и предфлаг-3 листьям конкретной моногенной по гену устойчивости линии указывает на наличие у данного изолята аллеля вирулентности комп-

лементарного гену устойчивости данной линии. Согласно теории Флора, в этом случае растение всегда должно быть восприимчиво к данному клону *P. triticina*, чего, как описано выше, в данном эксперименте не наблюдается. Единственным объяснением полученных данных, с нашей точки зрения, может быть наличие у патогена нескольких генов вирулентности, комплементарных одному гену устойчивости. При этом на стадии проростков растение и патоген взаимодействуют по типу «ген-на-ген», а на более поздних стадиях по типу «ген-на-гены». Для проявления реакции восприимчивости хозяина паразит должен иметь аллели вирулентности нескольких генов, комплементарных гену устойчивости растения, причем гены вирулентности, скорее всего, взаимодействуют по типу комплементарности (в противном случае должны существовать изоляты, авирулентные на листьях нижних ярусов, но вирулентные в листьях более высоких ярусов). Схема взаимодействия при наличии у патогена 2-х генов вирулентности, комплементарных одному гену устойчивости хозяина представлена в табл. 2, а при наличии 3-х генов вирулентности - в табл. 3.

Полученные данные позволяют предполагать, что преодоление патогеном олигогена резистентности происходит ступенчато: сначала появляются генотипы возбудителя листовой ржавчи-

Таблица 2. Взаимодействие двух аллелей в локусе устойчивости растения и аллелей в локусах 2-х генов вирулентности патогена

Состояние генов вирулентности	Ген устойчивости			
	R-		rr	
	проростки	взрослое растение	проростки	взрослое растение
V1- v2v2	-	-	+	+
v1v1 V2-	+	-	+	+
v1v1 v2v2	+	+	+	+
V1- V2-	-	-	+	+

Таблица 3. Взаимодействие двух аллелей в локусе устойчивости растения и аллелей в локусах 3-х генов вирулентности патогена

Состояние генов вирулентности	Ген устойчивости					
	R-			гг		
	проростки	взрослое растение		проростки	взрослое растение	
		предфлаг-1	флаг-лист		предфлаг-1	флаг-лист
V1- V2- V3-	-	-	-	+	+	+
V1- V2- v3v3	-	-	-	+	+	+
V1- v2v2 V3-	-	-	-	+	+	+
v1v1 V2- V3-	+	-	-	+	+	+
v1v1 v2v2 V3-	+	+	-	+	+	+
V1- v2v2- v3v3	-	-	-	+	+	+
v1v1 V2- v3v3	+	-	-	+	+	+
v1v1 v2v2 v3v3	+	+	+	+	+	+

ны, преодолевающие устойчивость проростков, а затем разных по ярусности листьев взрослых растений. Данное предположение является чисто гипотетическим, поскольку гены устойчивости линий, изучавшихся в работе, давно преодолены возбудителем листовой ржавчины.

Для практической проверки данного предположения из сборной популяции *P. triticina* (смесь сборов с восприимчивых сортов пшеницы из Северо-западного региона, Среднего Поволжья и западной Сибири) выделили монопустульные изоляты патогена, вирулентные к проросткам изогенных линий с генами устойчивости *Lr* 9, 19 и 24, которые в настоящее время являются эффективными во многих регионах Российской Федерации, но в ряде областей уже потеряли

свою эффективность [5-8]. Данными клонами заразили разные по ярусности листья взрослых растений линий серии Тэтчер. Результаты эксперимента приведены в табл. 4.

Во всех случаях большая часть выделенных клонов были вирулентны только к проросткам соответствующих линий, и только по одному монопустульному изоляту были вирулентны к флаг-листьям линий с генами *Lr* 9 и 19. С нашей точки зрения, эти данные доказывают предположение о ступенчатом преодолении эффективности генов устойчивости, и кроме того, подтверждают представление о необходимости наличия у патогена нескольких аллелей вирулентности для развития реакции восприимчивости на взрослых растениях пшеницы.

Таблица 4. Типы реакции на заражение листьев монопустульными изолятами *Puccinia triticina* почти изогенных линий пшеницы сорта Thatcher с *Lr*-генами устойчивости к листовой ржавчине

Количество клонов	Тип реакции на заражение				
	первый лист	предфлаг-3	предфлаг-2	предфлаг-1	флаг-лист
ген <i>Lr</i> 19					
1	3	3	3	3	3
1	3	3	0	0	0
8	3	0	0	0	0
ген <i>Lr</i> 9					
8	3	0	0	0	0
1	3	3	3	3	0
1	3	3	3	3	3
ген <i>Lr</i> 24					
4	3	0	0	0	0

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Flor H.H. Current status of the gene-for-gene concept // Annu. Rev Phytopathol., 1971. Vol. 9. P. 275–296.
2. Flor H.H. The complementary genetic system in flax and flax rusts // Adv. Genet., 1956. Vol.8. P.29-54.
3. Подразделение Lr-генов устойчивости пшеницы *Triticum aestivum* L. к листовой ржавчине (*Puccinia triticina* Erikss.) на ювенильные и возрастные: реальность или условность/ Л.Г. Тырышкин, В.Г. Захаров, В.В. Сюков // Сельскохозяйственная биология, 2013. №1. С.74-77.
4. Mains E.B., Jackson H.S. Physiological specialization in leaf rust of wheat, *Puccinia triticina* Erikss. // Phytopathology, 1926. Vol. 16. P. 89-120.
5. Селекционно-генетическое улучшение яровой пшеницы: изд. 2-е исправл. и дополненное/ А.А. Вьюшков, П.Н. Мальчиков, В.В. Сюков, С.Н. Шевченко. Самара: СамНЦ РАН, 2012. 266 с.
6. Вирулентность популяций *Puccinia triticina* в России в 2000 –2001 гг. / Е.Д. Коваленко, А.И. Жемчужина, Н.Н. Куркова, Ю.А. Стрижекозин // Журнал Российского общества фитопатологов, 2003. С.23 –29.
7. Маркелова Т.С. Изучение структуры и изменчивости популяции бурой ржавчины пшеницы в Поволжье // АГРО XXI. 2007. № 4-6. С. 37-40.
8. Вирулентность патотипов возбудителя листовой ржавчины пшеницы к Th Lr9 в регионах Сибири и Урала/ Л.В. Мешкова Л.П. Россеева, Е.Р. Шрейдер, А.В. Сидоров // Тезисы II Всероссийской конференции «Современные проблемы иммунитета растений к вредным организмам. СПб., 2008. С. 70-73.

GENETIC INTERACTION OF ADULT PLANTS AND PATHOGENS OF WHEAT LEAF RUST: GEN-ON-THE-GEN OR GEN-ON-THE GENES

© 2014 L.G. Tyryshkin¹, V.G. Zakharov², V.V. Syukov³, S.N. Shevchenko³

¹ All-Russian Institute of Plant Industry named after N.I. Vavilov, St-Petersburg

² Ulyanovsk Research Scientific Institute of Agriculture, Timiryazevskiy, Ulyanovsk Region

³ Samara Research Scientific Institute of Agriculture, Bezenchuk, Samara Region

In experiments with pathotype *Puccinia triticina*, a virulent to leaf rust resistance genes Lr 9, 19 and 24, there is evidence that that the pathogen to overcome resistance gene occurs in steps: first appear leaf rust pathogen genotypes, overcoming resistance of seedlings and then layering of different leaves of adult plants.

Keywords: spring wheat, leaf rust, resistance genes, virulence genes

Lev Tyryshkin, Doctor of Biological Science, Senior Researcher of Department. E-mail: tyryshkinlev@rambler.ru

Vladimir Zakharov, PhD, Head of Department of Breeding. E-mail: ulniish@mail.ru

Valeriy Syukov, Doctor of Biological Science, Head of Laboratory of Genetics and Breeding of Spring Bread Wheat. E-mail: vsyukov@mail.ru

Sergey Shevchenko, Doctor of Agricultural Science, Director. E-mail: Samniish@mail.ru