
ЗАЩИТА РАСТЕНИЙ

Известия ТСХА, выпуск 3, 1991 год

УДК 633.171:631.523:581.2

ВЗАИМООТНОШЕНИЕ МЕЖДУ СОРТАМИ ПРОСА ОБЫКНОВЕННОГО И РАСАМИ ВОЗБУДИТЕЛЯ ГОЛОВНИ

Н. П. ТИХОНОВ, Т. В. ТИХОНОВА¹, К. В. ПОПКОВА

(Кафедра фитопатологии)

Впервые выявлена серия фенотипически и генетически неидентичных реакций у сортообразцов проса при заражении их разными расами головни. Выделены устойчивые и (или) восприимчивые растения с «нормальной» морфологией; устойчивые и (или) восприимчивые патоморфозные (карликовые, суперкарликовые) растения, а также «химерные» (нормально развитые или карликовые) формы, имеющие признаки «устойчивости» и поражения патогеном одновременно.

Изложена теоретическая интерпретация случаев сохранения или изменения перечисленных реакций у константных и гетерозиготных по одному из генов резистентности сортообразцов проса.

Селекция проса на устойчивость к головне в нашей стране начата в конце 40-х годов. Однако полученные за этот небольшой отрезок времени сорта, в том числе и районированные ныне, являются генетически идентичными по устойчивости к патогену, поскольку в селекционных программах использовали одни и те же доноры гена Sph 1 — линия № 1843 (к-8763) или произ-

водные от нее ВНИС 29 и другие [1, 4, 6]. В настоящее время около половины площадей под просом в СССР занимают сорта Саратовское 3 и Саратовское 6. Однако в Саратовской области и некоторых других они не считаются более устойчивыми из-за распространения расы 2, поражающей генотипы с первым геном как обычные восприимчивые.

Представленные в статье результаты исследований получены при комплексном решении проблемы создания сортов проса с различными генами резистентности к головне.

Методика

В исследованиях использовали сортообразцы проса, выделенные в

¹ НИИСХ юго-востока НПО «Элита Поволжья».

селекционном материале и мировой коллекции проса ВИР, в том числе универсально восприимчивые к головне и несущие один из идентифицированных в настоящем времени генов (или их аллелей) иммунности [1, 3, 4]. Для заражения сортообразцов проса использовали различные расы патогена, идентифицированные по разработанному нами способу [4]. Сорта и гибриды изучали как в полевых, так и в тепличных условиях на расоспецифических инфекционных фонах.

Для анализа по комплексу признаков — высоте здоровых внешне и зараженных (в том числе — патоморфозных) растений, их массе, длине метелок и сорусов, количеству и массе сорусов на одном растении, массе спор на растении и в сорусе и других — брали по 5 типичных устойчивых и восприимчивых растений в каждой из трех повторностей. Поражение сортообразцов и гибридов проса каждой из рас головни определяли путем подсчета здоровых и пораженных стеблей. На протяжении вегетации растений проводили тщательные осмотры и описания морфологических особенностей зараженных растений.

Результаты

При комплексном подходе к изучению взаимоотношений в системе «просо обыкновенное — головня» выявлен ряд специфических особенностей, представляющих интерес не только для практической селекции на устойчивость к патогену, но и для теоретических обобщений. Так, типичная реакция проса на заражение головней — формирование двух альтернативных морфотипов: устойчивых (R) или восприимчивых (S) растений. Однако нами выделена серия неидентичных по иммунологическим и генетическим свойствам

форм проса, которые при заражении определенными расами патогена образуют патоморфозные (от латин. *pathos* — страдание, болезнь и греч. *morphe* — вид, форма) растения — R^{dw} или S^{dw} (табл. 1). В свою очередь, карликовые формы в конкретных парах «сорт проса (ген устойчивости) — раса головни» имеют специфические особенности. Например, пораженные расой 2Н растения с геном Sph 1 в полевых условиях очень низкорослы и мелколистны, усиленно кустятся («розеточный» тип куста), обладают крайне низкой спорогенной потенцией, мало отличаются от типичных пораженных по количеству образующихся на них микросорусов. Однако зараженные этой же расой растения к-5763, к-768 (табл. 2) более высокорослы, характеризуются усиленным и специфическим формированием «букетов» по всей длине стеблей, причем в них наряду с многочисленными микросорусами вырастают мелкие и очень мелкие метелочки, в которых завязываются полноценные зерновки. Ген Sph 6 проявляет «остаточный» эффект в виде реакции растений проса «карликовые пораженные формы» при взаимодействии с 1, 2, 2Н, 9, 10, 11 и 12-й расами головни. С учетом того, что они, а также раса 8 (авирулентна к сортам с данным геном) имеют широкое распространение в основных зонах прососеяния (особенно в южных областях) страны, возделывание сортов с этим свойством было бы предпочтительнее, чем обычных восприимчивых.

Характерно, что у R^{dw}-S^{dw}-фенотипов признаки заражения головней проявляются гораздо раньше, чем на типичных пораженных растениях. Однако спорогенез гриба на последних начинается и завершается с опережением на 2—3 нед и осуществляется значительно полноцен-

Феногенетические особенности взаимоотношений в системе «просо — головня» (Саратов, 1982—1990 гг.)

Сортообразец	Ген устойчивости	Раса головни	Фенотип растений в зависимости от состояния гена		Характеристика гена устойчивости
			гомозиготных	гетерозиготных	
Саратовское 6	Sph 1	4	R	R	Доминантный
		4A	R ^{dw}	S ^{dw} , (S ^{dw} _R)	Рецессивный
к-9128, М-4		3	R	R	Доминантный
		8	R	R	»
к-9219, Пикуловичское красное	Sph 3r	3	R	S	Рецессивный
		8	R	S; (S+R)	Не полностью рецессивный, рецессивный
к-518, Саратовская обл.		1	R	R	Доминантный
к-8526, Казанское 2	Sph 5a	1	R ^{dw} ; (R ^{dw} _S)	R ^{dw} +S ^{dw} _R	Полурецессивный
к-768, Гомельская обл. (компонент с серо-коричневым зерном)	Sph 6	8	R	R	Доминантный
		1	S ^{dw}	S	«Частично эффективен» в гомозиготном состоянии
		4	S	S	Типичная восприимчивость
к-768 (коричнево-зерный компонент)	Sph 6a	8	R	R; (R+S)	Доминантный, не полностью доминантный
		1	S	S	Типичная восприимчивость
		4	S	S	»

Примечание. R — устойчивость, S — восприимчивость; dw — от англ. dwarf — карликовость; R^{dw} и S^{dw} — «химерные» растения; (R+S) и (S+R) — часть растений может быть поражена (устойчива).

нее с формированием крупных сорусов.

Таким образом, выявленные в системе «просо-головня» особенности патогенеза в соответствии с принятой терминологией позволяют говорить в случае карликовых реакций о более коротком инкубационном и, наоборот, более продолжительном латентном периоде, чем у обычных пораженных растений. В этой связи можно отметить, что и для взаимоотношений проса и головни характерны такие особенности, которые известны в научной литературе как проявление «горизонтальной»

устойчивости (фактически-специфической формы восприимчивости) в системах «злаковые культуры — ржавчинные грибы» и других.

В специальных опытах и при оценке селекционного материала на различных инфекционных фонах нами многократно отмечалось формирование «химерных» растений, имеющих признаки поражения болезнью и «устойчивости» к ней, т. е. на таких формах одновременно растут стебли с сорусами и с метелками, в которых часть колосков может быть стерильна, в некоторых вместо зерен формируются микро-

Таблица 2

Сравнительная характеристика сортообразцов проса при поражении различными расами головни в полевых условиях (Саратов, 1989 г.)

Сортообразец проса	Ген устойчивости	Раса головни				
		1	2	2Н	5	6
Саратовское 8	—	99,7	90,0	88,4	93,1	95,5
		2,1	1,5	1,1	1,9	1,4
Саратовское 3	Sph 1	R	72,9	20,6*	R	R
			1,3	0,2		
к-9466, Казанское 2	Sph 5a	33,6**	65,1	65,2	68,1	72,8
		R	1,1	1,1	1,0	1,4
к-5763, Рязанская обл.	Sph 6	55,3*	51,1*	44,9*	72,1	72,8
		0,1	0,3	0,3	1,1	1,6
Сангвинеум 4111/3-88	Sph 6	45,7*	50,7*	46,8*	87,5	90,1
		0,1	0,2	0,3	1,9	1,9
к-906, Татарстан	Sph 7	35,7**	34,0**	31,6**	68,5	65,9
		R	R	R	1,0	1,6

Примечания. 1. В числителе — высота растений, см, в знаменателе — масса спор с 1 пораженного растения, г. 2. R — устойчивость. 3. Одной и двумя звездочками обозначено, что растения имеют карликовый фенотип, соответственно восприимчивый и устойчивый.

сорусы с вполне полноценными спорами. Чаще всего такие растения образуются при патоморфозных реакциях. Однако регулярно появляются они и среди гибридов с «нормальным» фенотипом. Как оказалось, в этом проявляется особенность некоторых генов устойчивости к головне, которые в «одной дозе» (в гетерозиготном состоянии) не всегда способны полностью подавить возбудителя болезни. Приведем конкретный пример. В зараженном гибриде F₁ (осенне-зимняя вегетация 1986 г., инфекционный фон — раса 1) с геном Sph 2 для сравнительного изучения взяты 2 растения: внешне здоровое, с такими же пазушными побегами и «хищное», у которого главный стебель имел нормальную метелку, и только на нижней ее веточке были стерильные цветки удлиненной формы. Ни же по стеблю 3 пазушных побега заканчивались сорусами с обычными

спорами и 3 побега были с вполне здоровыми метелками. Основываясь на опыте по изучению генетико-фитопатологических основ устойчивости проса к головне, мы полагаем, что это не результат засорения и не «ложный гибрид», а гетерозиготное растение с доминантным геном устойчивости от к-8751. Результаты расщепления потомств F₂ (2-й срок посева, январь — март 1987 г.), соответствующие моногенному доминантному контролю признака, показали, что изученные растения по устойчивости к патогену генетически идентичны.

Таким образом, экспрессия различных генов резистентности носит специфические особенности, в том числе неадекватна в гомо- и гетерозиготном состоянии. По этой причине мицелий гриба способен существовать достаточно длительное время не только в восприимчивых (к соответствующим его расам) растениях

Т а б л и ц а 3

Изучение потомств F₁, типично устойчивого и «химерного» (инфекционный фон — раса 2; Саратов, 1987 г.)

Сорт, гибрид	Получено растений		Поражение головок, %	χ^2 (сбответствия расщепления 3:1)
	здоровых	пораженных		
к-8751 (стандарт)	49	0	0,0	
Оренбургское 3 (контроль степени поражения)	0	42	100,0	
F ₂ здорового растения	157	49	23,8	0,03
F ₂ «химерного» растения	139	40	22,3	0,67

проса, но и в обладающих эффективными против них генами иммунности.

Обсуждение

Анализ имеющейся в научной литературе информации и собственных результатов исследований по морфогенетическим особенностям растений, пораженных возбудителями болезней, позволяет выделить две отчетливо различающиеся системы взаимодействия «хозяин-паразит»: 1 — взаимоотношения между партнерами осуществляются без сколько-нибудь заметных изменений фенотипа инфицированных, в том числе и явно больных растений (данный тип отношений является наиболее распространенным); 2 — заражение питающих растений сопровождается явными морфогенетическими аномалиями, как правило, на протяжении всего онтогенеза.

Характерно, что патоморфозные явления (карликовость, усиленная кустистость и другие признаки) возникают в результате поражения растений вирусами (в большинстве из проанализированных нами случаев), грибами и бактериями. Так, при известных вирусных болезнях злаков — закукливание, желтая карликовость ячменя — симптомы поражения растений весьма сходны с таковыми у инфицированных определенными расами головки сортообразцов проса: растения сильно отстают в росте, интенсивно кустятся, не выколашиваются (не выметывают), либо наоборот — густоколосые (густометельчатые), практически не наблюдается фаза выхода в трубку (у проса аналогична реакция при «розеточном» типе кущения) [3, 5].

У пораженных карликовой головкой растений пшеницы и ячменя отмечаются подобные же признаки: карликовость, сильное кущение, колосья часто не выходят из пазух верхних листьев, иногда наблюдается ветвление колоса, ости укорочены и извилисты, увеличено число завязей [2, 5, 7].

Сильно различаются здоровые и пораженные курчавостью листьев растения хмеля. Основные симптомы заболевания: мелкие, курчавые по краю листья, многочисленные тонкие стебли, похожие на пучок крапивы, растения отстают в росте. Подавление ростовых процессов наблюдается у хмеля и при поражении его бактериальным раком [5].

Таким образом, фрагментарный перечень патоморфозных явлений, возникающих при заражении одно- и двудольных растений возбудителями различной природы, можно рассматривать, видимо, как определенную универсальность происходящих при этом физиолого-биохимических процессов. Опуская деталь-

ную аргументацию, отметим лишь, что теоретическое исследование морфогенетических аномалий у растений как результата патогенеза привело нас к предположению: 1 — физиолого-биохимическая природа реакций растений на заражение возбудителями болезней по типу «карликовые формы» если не идентичная, то во многом аналогичная с давно постулированной, но до сих пор находящейся на феноменологическом уровне «горизонтальной» устойчивостью, известной всего в нескольких системах «хозяин-патоген» с локальным типом инфекции у последнего; 2 — основу механизма «горизонтальной» устойчивости составляют биохимические реакции, приводящие в результате комплементарного взаимодействия соответствующих продуктов экспрессии генов хозяина и паразита к гормональному дисбалансу в инфицированных тканях и органах питающих растений. Однако сходные по сути, но внешне неадекватные последствия контактов возбудителей болезней и питающих их растений объясняются, на наш взгляд, различиями биологии патогенов с локальным и диффузным типами заражения хозяина.

В научной литературе имеется точка зрения, согласно которой все защитные реакции растений в ответ на инфекцию отражают уже завершающую фазу взаимоотношений двух партнеров, однако будет ли растение устойчивым, решается на начальных этапах взаимодействия паразита и хозяина, когда происходит распознавание «своего» и «чужого». Однако изучение генетики взаимоотношений в системе «просо-головня» позволяет сделать вывод о том, что исход взаимодействия конкретных генотипов хозяина и патогена зависит от ряда различных по значимости факторов, включая состоя-

ние гена резистентности и индивидуальные свойства каждой расы головни. Это существенное расхождение, поскольку устойчивость гомозиготных растений и восприимчивость (полная или частичная) гетерозигот вряд ли может означать, что распознавание «чужого» в последнем случае не состоялось.

Вариации экспрессии генов резистентности под влиянием различных экологических факторов, наблюдаемые нами и известные из научной литературы, можно рассматривать как весьма важное звено, позволяющее лучше понять, что же является решающим во взаимоотношениях растений и паразитов, в первую очередь в совместимых комбинациях. Уместно заметить, что полученные нами результаты по генетике иммунитета проса к головне (табл. 1 и 3) показывают: между классическими ныне понятиями и терминами «вирулентности» и «агрессивности», характеризующими, как принято считать, «качественную» сторону патогенности возбудителей болезней, трудно установить аргументированные различия. В самом деле, если гомозиготное растение-хозяин устойчиво к каким-либо формам патогена, комбинация считается несовместимой, однако при поражении гетерозиготы она становится уже совместимой, т. е. ситуация меняется из-за состояния гена резистентности. Точно так же и характеристика последнего (доминантный, рецессивный, с «остаточным эффектом» и т. д.) является лишь частным случаем взаимодействия конкретных генотипов хозяина и патогена, причем в конкретных экологических условиях. В этой связи мы считаем, что исход взаимоотношений растений проса и различных рас головни (будет генотип хозяина устойчивым, «химерным» или пораженным) определяется «качеством»

(токсичностью) и «количеством» фитогуморальных веществ, от скорости синтеза которых и их концентрации в инфицированных тканях зависит, будет достигнут летальный для проникшей в них формы патогена уровень содержания их или же нет. Наша точка зрения не исключает важности свойства растений распознавать «свое» и «чужое», но означает, что «сигнал тревоги», даже вовремя поданный иммунной системе, вовсе не гарантирует успешное подавление (или ликвидацию) возбудителя болезни.

В заключение отметим, что выявленные особенности взаимоотношений проса и головни в достаточной степени оригинальны и зависят главным образом от генотипических особенностей инфицированных растений и паразитирующих на них форм гриба. Приведенные выше результаты свидетельствуют, что данная система «хозяин-патоген» представляет собой ценную модель для изучения теоретических аспектов фитоиммунитета и их реализации в практической селекции.

ЛИТЕРАТУРА

1. Ильин В. А., Тихонов Н. П., Золотухин Е. Н. и др. Методические ре-

комендации по селекции проса на устойчивость к головне.— М.: 1989.— 2. Кривченко В. И., Мягкова Д. В., Щелко Л. Г. и др. Изучение устойчивости зерновых культур и расового состава возбудителей головневых болезней / Метод. указания.— Л.: 1978.— 3. Тихонов Н. П. Значение селекции болезнеустойчивых сортов зерновых культур на примере системы «просо-головня».— Сб. науч. тр. НИИСХ юго-востока НПО «Элита Поволжья»: Результаты селекции полевых культур и новые методы создания исходного материала. Саратов, 1989, с. 70—76.— 4. Тихонов Н. П., Тихонова Т. В. Методика и результаты генетической дифференциации популяций головни проса.— Сб. науч. тр. ВНИИЗХ им. А. И. Бараева: Теорет. основы селекции с.-х. культур в Сев. Казахстане. Целиноград, 1989, с. 128—132.— 5. Хохряков М. К., Потдайчук В. И., Семенов А. Я. и др. Определитель болезней сельскохозяйственных культур.— Л.: Колос, 1984.— 6. Широков А. И., Масленкова Л. И. Внутривидовая дифференциация головни проса и устойчивость сортов.— Селекция и семеноводство, 1986, № 6, с. 30—32.— 7. Dewey W. G., Hoffmann J. A.— Phytopathology, 1975, vol. 65, N 6, p. 654—657.

Статья поступила 20 декабря 1990 г.

SUMMARY

For the first time a series of phenotypically and genetically non-identical reactions in millet strain samples infected by different smut races has been found. Resistant and (or) susceptible plants with "normal" morphology; resistant and (or) susceptible pathomorphic (dwarfish, superdwarfish) plants, as well as "chimeric" (normally developed or dwarfish) forms having symptoms of both "susceptibility" and pathogenic affection have been isolated.

Theoretical interpretation in cases of preservation or changes in the mentioned above reactions in constant or heterozygous (by one of resistance genes) strain samples of millet is presented.