

УДК 632.4:633.11

ОСОБЕННОСТИ ПРОЯВЛЕНИЯ НЕСПЕЦИФИЧЕСКОЙ УСТОЙЧИВОСТИ ПШЕНИЦЫ К СТЕБЛЕВОЙ РЖАВЧИНЕ

ПОПКОВА К. В., СЕРЕЖКИНА Г. В.

(Кафедра фитопатологии)

Стеблевая ржавчина (*Puccinia graminis* Pers f. sp. *tritici*) проявляется главным образом на озимой пшенице в южных районах Ставропольского и отчасти Краснодарского краев, а также в республиках Северного Кавказа, особенно в Кабардино-Балкарской АССР. На яровой пшенице стеблевая ржавчина встречается преимущественно в восточных районах СССР, в Приморском крае и Амурской области. Эта болезнь развивается не ежегодно, однако по своей вредности на единицу площади она вдвое превосходит бурую ржавчину [5].

Наиболее перспективным и экономичным способом борьбы со стеблевой ржавчиной является выведение и внедрение устойчивых сортов пшеницы.

Различают два типа устойчивости: неспецифическую и распецифическую. Последняя быстро преодолевается в результате изменчивости возбудителя. Сорты с таким типом устойчивости могут эффективно противостоять возбудителю лишь 5—7 лет. В течение этого периода появляются расы, способные поражать эти сорта, и идет накопление инокулюма, обеспечивающего массовое заражение растений.

Устойчивость неспецифическая не зависит от расового состава возбудителя в полевой популяции, поэтому она может сохраняться долго.

До последнего времени неспецифической устойчивости уделялось сравнительно небольшое внимание. Вследствие чего, как отмечено на состоявшейся в Праге в 1972 г. III Европейской и Средиземноморской конференции по ржавчине хлебных злаков, сущность неспецифической устойчивости к ржавчине пшеницы оставалась малоизвестной и природа ее не раскрытой. Перед фитопатологами была поставлена задача разработать практические методы выведения сортов, обладающих неспецифической устойчивостью [6].

На очередной IV конференции по ржавчине, проходившей в Швейцарии в 1976 г. [8], многие исследователи более подробно остановились на вопросах неспецифической устойчивости. На конференции им было предложено при дальнейшем изучении этого типа устойчивости учитывать следующее: степень прорастания и проникновения, продолжительность инкубационного периода, тип поражения, количество образовавшихся спор на единицу поверхности, продолжительность заболевания, скорость нарастания инфекции.

В нашей стране проблеме создания сортов устойчивых к ржавчине уделяется большое внимание. Во Всесоюзном селекционно-генетическом институте разработана программа биологического изучения ржавчиноустойчивости [1].

Значительный практический интерес представляет выявление особенностей патологического процесса на растениях с неспецифической

устойчивостью. Эти особенности могут быть использованы в процессе отбора устойчивых форм в качестве косвенных показателей устойчивости.

Целью настоящей работы было изучение уредостадии гриба *P. graminis tritici* в зависимости от устойчивости сортов.

Объекты и методы исследования

Объектом наших исследований служил гриб *P. graminis tritici* раса 21. Это одна из рас, наиболее распространенных в нашей стране. Уредоспоры размножали на листьях пшеницы *Triticum aestivum* var. *Gresum*. Зрелые споры собирали на 9-, 10- и 11-й день после инокуляции растений; в опытах использовали смесь спор, собранных во все сроки.

Развитие *P. graminis* изучали на сортах пшеницы с разным уровнем неспецифической устойчивости — Литл кляб, Кота и Капли, а также на несвойственных для данного возбудителя растениях — кукурузе и традесканции.

Из литературных данных [7] видно, что сорт Литл Кляб (*Triticum comractum*) к большинству рас *P. graminis tritici*, в частности к расе 21, крайне восприимчив, его поражение этой расой равно 4 баллам, сорт Кота (*Triticum ivum*) умеренно восприимчив — 3 балла, а сорт Капли (*Triticum dicoccum*) крайне устойчив — 1 балл. Число рас, обуславливающих такой же, как и раса 21, балл поражения у названных сортов, — соответственно 242, 103, 187. Следовательно, сорта Кота и Капли обладают неспецифической устойчивостью.

На четырехдневные проростки пшеницы, шестидневные кукурузы и изолированные листья традесканции наносили уредоспоры, затем зараженные проростки и листья помещали во влажную камеру на 24 ч. Наблюдения за развитием ростковых трубок и аппрессориев на поверхности листьев проводили через 24 и 48 ч после заражения по методу, описанному Стаббсом и Плотниковой [9].

Дальнейшие наблюдения за развитием гриба осуществляли до полного засыхания листьев. Каждые два дня в течение споруляции со всех уредопустул стряхивали уредоспоры (с каждого сорта отдельно) и помещали их в отдельные сосуды в 1 мл воды с твином (1 капля на 10 мл). Сосуды интенсивно встряхивали, добиваясь равномерного распределения спор во всем объеме жидкости. После этого из каждого сосуда брали по 3 капли на предметное стекло, закрывали покровными стеклами и подсчитывали число спор в каждой капле. Затем это число усредняли и умножали на 30, так как в одном миллилитре содержалось 30 капель. Эта величина была равна общему количеству собранных спор. При делении общего количества спор на число уредопустул получали число уредоспор на одну пустулу.

Размер пустул (по 50 шт. с каждого сорта) измеряли под бинокулярной лупой МБС-2. Полученные данные обрабатывали на ЭВМ. Ошибка опыта была в пределах 2%.

Эктофитная стадия

Эктофитная стадия *P. graminis tritici* включает попадание уредоспоры на поверхность листа и прорастание, образование аппрессория и подустычного вздутия.

Особенности развития ростковых трубок и характера проникновения их в растение-хозяина являются одним из признаков неспецифической устойчивости [2]. Было показано, что степень проникновения *P. graminis* и *P. striiformis* в разные по устойчивости сорта пшеницы неодинакова [4, 9].

В результате наших исследований, проведенных с помощью метода целлотайпа, также удалось выявить некоторые особенности развития

P. graminis tritici в эктофитной стадии на различных по устойчивости сортах пшеницы, кукурузе и традесканции.

Из данных, приведенных в табл. 1, видно, что между названными сортами пшеницы и кукурузой нет существенных различий ни в степени прорастания, ни в общем количестве образовавшихся на них аппрессориев. Однако в большей степени от вида и сорта культуры зависит тип аппрессория. На восприимчивом сорте Литтл Клаб практически все аппрессории имеют типичное (нормальное) для *P. graminis tritici* строение. На умеренно восприимчивом сорте Кота и в еще большей степени на крайне устойчивом сорте Капли четко выражено израстание аппрессориев (рис. 1), ранее отмеченное *in vitro* [3]. Уредоспоры с такими аппрессориями лишены способности образовывать полные инфекционные структуры, без которых гриб не может проникнуть в ткань растения.

К сказанному надо добавить, что аппрессории на восприимчивом сорте Литтл клаб через 48 ч после заражения имели слабую окраску, близкую к окраске ростковых трубок. Это свидетельствует о том, что содержимое аппрессория уже перетекло в подустычное вздутие. На умеренно восприимчивом сорте Кота большинство типичных аппрессориев также имели слабую окраску, тогда как аппрессории с боковыми выростами оставались интенсивно окрашенными. На крайне устойчивом сорте пшеницы Капли и особенно на кукурузе большинство типичных аппрессориев были интенсивно окрашены, это давало основание предположить, что развитие гриба прекратилось на образовании аппрессория и проникновения не произошло, как в случае развития уредоспор *in vitro* при неблагоприятных условиях [3].

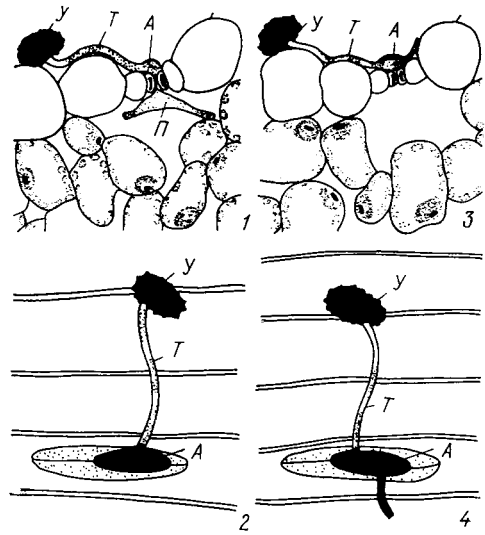


Рис. 1. Развитие эктофитной стадии гриба *Puccinia graminis f. sp. tritici* на различных по устойчивости сортах пшеницы. 1 — проникновение гриба через устьице в ткань восприимчивого сорта Литтл клаб; 2 — образование типичного аппрессория на поверхности листа сорта Литтл клаб; 3, 4 — израстание аппрессория на поверхности листа устойчивого сорта Капли; А — аппрессорий, Т — ростковая трубка, У — уредоспора, П — подустычное вздутие.

Таблица 1

Развитие *P. graminis tritici* раса 21 на поверхности различных по устойчивости сортов пшеницы, на кукурузе и традесканции через 24 ч после заражения (%)

Уредоспоры	Пшеница			Кукуруза	Традесканция
	Литтл клаб	Кота	Капли		
Непроросшие	14	17	15	23	22
С ростковыми трубками	54	54	56	49	78
С ростковыми трубками и аппрессориями	32	29	29	28	—
В т. ч.:					
над устьицами	21	19	20	19	—
из них с боковыми выростами	—	3	14	15	—
над антиклинальными стенками	11	10	9	9	—
из них с боковыми выростами	2	7	8	9	—

Установление такого признака, как израстание аппрессория, позволяет еще до проявления заболевания сделать предварительное заключение об устойчивости сорта и, следовательно, может помочь при оценке гибридов на первых этапах селекционного процесса.

Конечно, малая степень проникновения еще не является гарантией того, что пшеница защищена от ржавчины. Однако она, как отмечал Ван дер Планк [2] и другие, изучавшие ржавчину пшеницы исследователи, в сочетании с иными элементами устойчивости должна обязательно учитываться при селекции растений на неспецифическую устойчивость.

Развитие ростковых трубок *P. graminis* на поверхности восприимчивых сортов пшеницы очень характерно. Они растут строго перпендикулярно длинной стороне эпидермальных клеток, почти не разветвляясь. При близком расположении устьица ростковые трубки обычно внедряются в него, образуя аппрессории. На устойчивом сорте и особенно на кукурузе также наблюдается тенденция к перпендикулярному росту, но не такая отчетливая. Ростковые трубки нередко разветвляются, давая боковые выросты вдоль эпидермальных клеток. Рост *P. graminis* на традесканции напоминает развитие этого гриба на агаре. Трубки растут в различных направлениях, многократно ветвятся, практически не реагируют на близлежащее устьица.

Исследование эктофитной стадии *P. graminis tritici* на поверхности листа пшеницы имеет большое значение, так как открывает возможности регулирования развития гриба уже на начальных этапах инфекционного процесса.

Инкубационный период

Первые признаки заболевания наблюдались на 7-й день после заражения в виде ярко-зеленых островков на сорте Литтл клаб, слабо заметных небольших хлорозов на сорте Кота и хорошо заметных хлорозов на сорте Капли.

На 8-й день после заражения на сорте Литтл клаб появлялись пустулы размером $0,13 \pm 0,007$ мм², частично закрытые эпидермисом растения-хозяина. На сорте Кота в центре крупных хлорозов ($0,53 \pm \pm 0,02$ мм²) также намечались пустулы. На сорте Капли к этому времени пустул еще не было, размер хлоротичных пятен составлял $0,47 \pm \pm 0,01$ мм².

На 10-й день после заражения на сорте Литтл клаб были уже полностью раскрытые пустулы, окаймленные слегка заметными хлоротичными пятнами. На сорте Кота пустулы раскрылись и имели округлую форму. На сорте Капли наметились первые едва заметные пустулы.

Таким образом, инкубационный период развития гриба *P. graminis tritici* раса 21 изменяется в зависимости от устойчивости сорта: для сорта Литтл клаб и Кота он составил 7 дней, а для сорта Капли — 9 дней, следовательно, продолжительность инкубационного периода может быть использована как один из показателей неспецифической устойчивости пшеницы.

Развитие уредопустул

На восприимчивом сорте Литтл клаб уредопустулы очень быстро увеличивались в размере. На 16-й день после заражения отмечалось образование вторичных колец спороношения, на 22-й начиналось образование третичного кольца, на 30-й у многих пустул наметилось четвертое кольцо, на 40-й день — пятое кольцо спороношения. На 46-й день практически все зараженные листья начали увядать без заметной хлоротизации. В среднем за период развития гриба размер пустул увеличился с $0,13$ до 55 мм².

Развитие уредопустул на сорте Кота шло медленнее, чем на сорте Литтл клаб. Вокруг пустул отмечались крупные хлорозы. На 18-й день после заражения в отдельных случаях образовывались вторичные кольца вокруг пустул, но это явление не типично для данного сорта. На 26-й день пораженные листья полностью увядали. Размер пустул увеличился с 0,14 до 1,84 мм².

На сорте Капли уредопустулы *P. graminis tritici* имели округлую форму и хлоротичное окаймление на протяжении всего развития. На 18-й день начиналась отчетливая некротизация ткани вокруг пустул, и на 26-й день наблюдалась полная некротизация пораженных листьев. Размер пустул за весь период развития гриба увеличился незначительно с 0,02 до 0,13 мм².

К моменту усыхания листьев на сорте Литтл клаб размер пустул был в 30,5 раза больше, чем на сорте Кота, и в 550 раз больше, чем на сорте Капли.

Можно считать, что размеры уредопустулы зависят от степени устойчивости сорта, что четко проявляется с момента их образования. Характер развития уредопустул отражает уровень неспецифической устойчивости.

Репродукция и жизнеспособность спор

В течение всего развития уредопустул проводился подсчет их двухдневной репродукции на различных по устойчивости сортах. Максимальное количество спор в 1 пустуле на сорте Литтл клаб образовалось на 22-й день после заражения, на сортах Кота и Капли — на 16-й день,

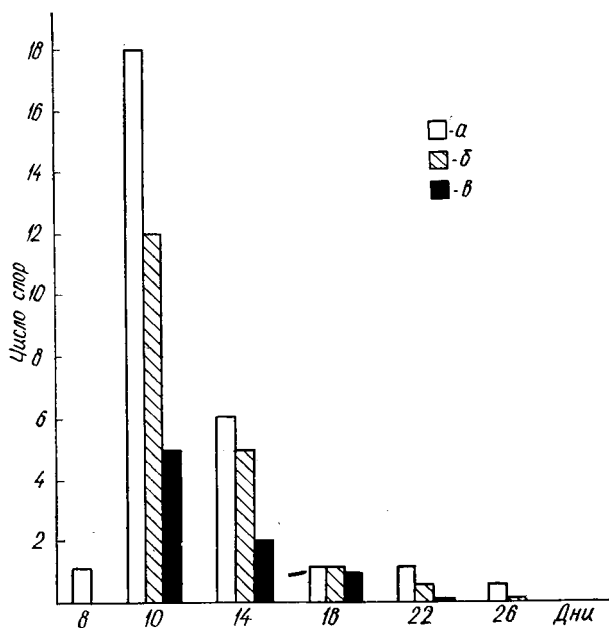


Рис. 2. Динамика репродукции уредоспор *P. graminis* с единицы площади пустулы (0,01 мм²) на различных по устойчивости сортах пшеницы.

а — Литтл клаб; б — Кота; в — Капли.

причем с 1 пустулы сорта Литтл клаб (в момент самой интенсивной споруляции) уредоспор собирали в 8,4 раза больше, чем с сорта Кота, и в 140 раз больше, чем с сорта Капли. Общий период споруляции на сорте Литтл клаб составил 38 дней, на сорте Кота — 16 дней и на сорте Капли 14 дней, т. е. на сорте Литтл клаб он был продолжительнее, чем на сорте Кота в 2 раза и чем на сорте Капли в 2,5 раза. Также было подсчитано количество уредоспор, образующихся на единицу площади (0,01 мм²), занимаемой уредопустулой (рис. 2). У всех трех сортов количество уредоспор на единицу площади уредопустулы было макси-

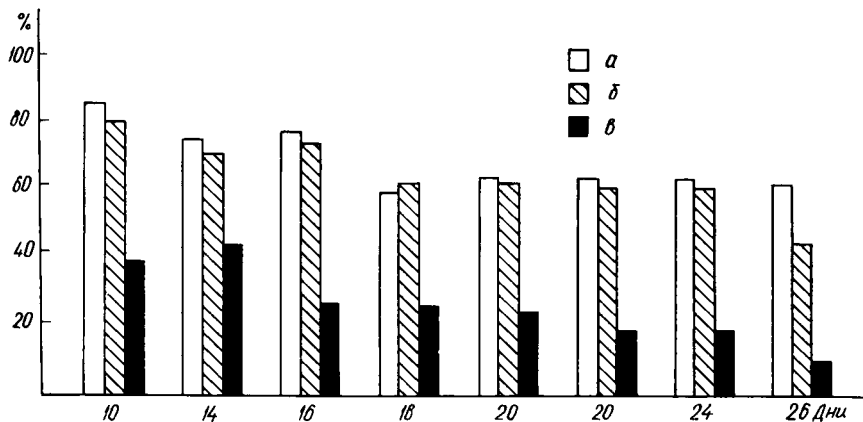


Рис. 3. Зависимость жизнеспособности уредоспор *P. graminis* от возраста пус- тулы на различных по устойчивости сортах. Обозначения те же, что на рис. 2.

мальным на 10-й день после заражения. На сорте Литтл клуб образовалось в 1,5 раза больше уредоспор, чем на сорте Кота, и в 3,6 раза больше, чем на сорте Капли.

Таким образом, интенсивность спорообразования может служить одним из показателей устойчивости сорта, поскольку существуют четкие различия в количестве уредоспор, образующихся на сортах с различной устойчивостью.

Интересные результаты были получены при сравнительном изучении прорастания спор, полученных с разных по устойчивости сортов. Наилучшее прорастание отмечалось на 10-й день после заражения, причем интенсивность его у спор с сортов Литтл клуб и Кота была практически одинаково высокой — 85% и 80% соответственно, а у собранных с сорта Капли — значительно ниже (в 2,1 раза), чем с сортов Литтл клуб и Кота (рис. 3).

Самый высокий процент дифференциации уредоспор отмечался на 14-й день (на 10-й день этот анализ не проводился из-за недостаточного количества инокулюма). У спор с сорта Литтл клуб он был в 1,6 раза больше, чем у спор с сорта Капли.

Качество инокулюма, так же, как и его количество, является важным параметром в эпидемиологии ржавчины злаков, однако следует отметить, что существенные различия в характере прорастания уредоспор отмечены только между сортами, резко различающимися по устойчивости, поэтому данный показатель можно использовать лишь для выделения высокоустойчивых форм.

С целью определения жизнеспособности спор не только *in vitro*, но и *in vivo* на 10-й день после появления уредопустил было проведено искусственное заражение восприимчивого сорта Грекум спорами, собранными с сортов Литтл клуб и Капли (табл. 2).

Наблюдение за развитием уредоспор подтвердило данные, полученные *in vitro*; прорастание спор с устойчивого сорта было в 6—7 раз ниже, чем у спор с восприимчивого.

Т а б л и ц а 2
Развитие уредоспор, собранных с сортов Литтл клуб и Капли, на сорте Грекум

Уредоспоры	Споры, собранные с сортов	
	Литтл клуб	Капли
Непроросшие	9	61
Проросшие с образованием ростковой трубки	65	30
аппрессория	26	9

Таким образом, неспецифическая устойчивость в развитии патологического процесса характеризуется комплексом взаимосвязанных показателей, таких, как степень проникновения возбудителя, продолжительность инкубационного периода, размеры уредопустул, количество и жизнеспособность уредоспор. Эти показатели могут быть использованы в качестве дополнительных признаков при оценке неспецифической устойчивости сортов пшеницы к стеблевой ржавчине.

ЛИТЕРАТУРА

1. Гешеле Э. Э. Изучение полевой устойчивости зерновых культур к ржавчине. В сб.: Ржавчина хлебных злаков, М., «Колос», 1975, с. 137—147.
2. Планк Я. Устойчивость растений к болезням. М., «Колос», 1972.
3. Плотникова Ю. М., Андреев Л. Н., Сережкина Г. В., Зайцева Л. Г. Условия формирования инфекционных структур. *Puccinia graminis* f. sp. *tritici* in vitro. «Изв. АН СССР», сер. биол., 1977, № 1, с. 90—94.
4. Плотникова Ю. М., Зайцева Л. Г. Развитие возбудителей стеблевой и желтой ржавчины на поверхности листьев различных по устойчивости сортов пшеницы. В сб.: Физиология иммунитета культурных растений. М., «Наука», 1976, с. 64—71.
5. Пшеницы мира. Под ред. Д. Д. Брежнева. Л., «Колос», 1976.
6. Сб. докл. III Европейской и Средиземноморской конф. по ржавчине хлебных злаков. Прага, 1972.
7. Kiraly Z., Klement Z., Solymosy F., Vörös J. Methods in Plant Pathology. Budapest, 1970.
8. Proceedings of the Fourth European and Mediterranean cereal Pusts conference. Interlaken, 1976.
9. Stubbs R. W., Plotnikova J. M. "Netherlands J. Plant Pathol.", 1972, N 78, p. 258—261.

Статья поступила 14 ноября 1977 г.