

УДК 633.4:575.113:633.11

ГЕНЫ УСТОЙЧИВОСТИ К МУЧНИСТОЙ РОСЕ У ПШЕНИЦЫ

К.А.Эль-Хальфави, С.Юнис

(Университеты Монуфийя и Загазит, Египет)

Было проведено изучение наследования устойчивости к мучнистой росе (*Erysiphe graminis*) у экспериментальной линии пшеницы п-186, которую скрещивали с сортами Старт и Мираж для получения F_2 и экспериментального гибридного потомства. Когда проверяли расщепляющиеся поколения с помощью только одного изолята мучнистой росы, то наблюдали пример взаимодействия двух элементарных генов. Нерасщепляющиеся линии растений-хозяев пшеницы (включая п-186, Старт и Мираж) проверяли на реакцию к 6 дифференцированным штаммам возбудителя мучнистой росы. Реакции этих линий сравнивали с реакциями линий пшеницы, имеющим известные гены устойчивости.

Линия п-186 высокоурожайная и устойчивая к естественным эпифитотиям мучнистой росы, вызываемым возбудителем *Erysiphe graminis*. Эти и другие признаки делают ее полезным источником зародышевой плазмы при селекционной работе. Знание генетики, связанной с устойчивостью линии п-186 к мучнистой росе, облегчит дальнейшее совершенствование данной линии.

Цель нашего исследования — определить наследование устой-

чивости линии п-186 к мучнистой росе.

У большей части проверенных линий пшеницы выявлена чувствительность к мучнистой росе, но линия п-186 оказалась свободной от мучнистой росы в поле. Последнее позволяет допустить, что тип устойчивости линии п-186 относится к специфическим по расе, описанным Вандерпланком [13] (вертикальная устойчивость).

Вертикальная устойчивость, обусловленная *E.graminis* sp.*tritici*,

появляется благодаря взаимоотношению «ген на ген». Это взаимоотношение детально объяснено Элингбоу [4] и Мейнсом [9]. Оно базируется на соответствующих генных парах, для каждой из которых в растении-хозяине имеется соответствующая пара патогенности в болезнетворном микроорганизме. Гены вертикальной устойчивости обычно наследуются простым способом по Менделю.

Сообщается по крайней мере о 10 генах устойчивости к *E.graminis* sp. *tritici* у растения-хозяина — Pm1, Pm2, Pm3a, Pm3b, Pm3c, Pm4 [3], Pm5 [7], Pm6 [6], Pm7 [11] и mA [10].

Методика

Родительские линии пшеницы отбирали на основе их устойчивости или восприимчивости к мучнистой росе в поле. Сорты Старт и Мираж использовались в качестве восприимчивых родителей, а линия п-186 — в качестве устойчивого.

Изолят *E.graminis* sp. *tritici* применяли для оценки родителей, а также F₁ и экспериментальных гибридных потомств по реакции к мучнистой росе.

Инокулят *E.graminis* получали и поддерживали на восприимчивых проростках пшеницы (линия Старта 44M5).

Поклоение F₁ и экспериментальные гибридные проростки выращивали в горшочках диаметром 4 см на смеси торфа, песка и почвы (2:1:1). Горшочки размещали в пластиковых ящиках. Инокуляцию проводили в период образования 1—3 листьев. В каж-

дый ящик для контроля за инфекционной нагрузкой помещали по 12 проростков восприимчивого сорта, предварительно инфицированных. Эти проростки в ящиках возвышались примерно на 20 см над остальными растениями. Инфицированные растения осторожно встряхивали, конидии падали на листья. Через сутки эту процедуру повторяли. Инокулированные проростки помещали в инкубационную камеру с освещением флюоресцентными лампами и температурой 20°C, инфицированную линию размещали на 60 см выше проростков.

Через 7 дней инкубации нижний лист каждого проростка проверяли на видимые колонии *E.graminis*. Развитие болезни оценивали по шкале от 0 до 4, где 0 — высокоустойчивый (нет видимых колоний и реакции растений); 1 — очень устойчивый (нет видимых колоний, но на листьях видны небольшие хлоротические пятна); 2 — умеренно устойчивый (на листьях видны небольшие, не образующие спор колонии); 3 — умеренно восприимчивый (на листьях видны спорулирующие колонии, но они ограничены в размере и количестве); 4 — высоковосприимчивый (на листьях видны многочисленные крупные спорулирующие колонии).

Данная классификация представляет собой консервативный вариант системы, использованной Финкнером и др. [5]. Растение не считалось устойчивым к мучнистой росе, если оно не было свободно от заметных конидиофор и конидий. Следовательно, рас-

тения, отнесенные к классам 0, 1 или 2, относились к устойчивым.

Идентификация генов устойчивости к мучнистой росе осуществлялась при искусственном заражении каждой линии пшеницы 6 дифференцированными изолятами *E. graminis* sp. tritici. Применялись некоторые модификации описанной выше процедуры инокуляции, чтобы не допустить смешивания этих 6 изолятов.

Результаты

Линия п-186 проявила устойчивость к изоляту 5 возбудителя мучнистой росы, тогда как сорта Мираж и Старт оказались чувствительными к нему (табл.1). Устойчивость здесь является доминантной, потому что поколение F_1 от п-186 x Мираж и взаимного кросса было устойчивым к изоляту 5 возбудителя мучнистой росы.

Т а б л и ц а 1

Реакция сортов пшеницы и поколения F_1 на возбудителя мучнистой росы

Сорт или F_1	Разряд*	Классификация
п-186 (n=50)	1—2	Устойчивые
Старт (n=50)	4	Восприимчивые
Мираж (n=50)	4	»
п-186 x Старт (n=10)	1—2	Умеренно устойчивые
п-186 x Мираж (n=10)	1—2	« »
Старт x п-186 (n=10)	1—2	« »
Мираж x п-186 (n=10)	1—2	« »
Старт x Мираж (n=10)	4	Устойчивые
Мираж x Старт (n=10)	4	»

* Реакция, основанная на шкале разряда по Финкнеру и др. [5].

Т а б л и ц а 2

Расщепление F_2 линий п-186/Мираж и п-186/Старт и взаимного кросса по признаку устойчивости к мучнистой росе

Родитель поколения F_1	Проверенные сегреганты		$\chi^2(9:7)$
	устойчивые	восприимчивые	
п-186/Мираж x Мираж/п-186	18	15	0,037
	11	9	0,012
	21	15	0,062
Мираж/п-186 x п-186/Мираж	21	18	0,091
	21	19	0,228
	18	16	0,148

Родитель поколения F ₁	Проверенные сегреганты		$\chi^2/(9:7)$
	устойчивые	восприимчивые	
п-186/Старт × Старт/п-186	20	16	0,007
	28	25	0,251
	19	16	0,055
Старт/п-186 × п-186/Старт	31	25	0,018
	17	15	0,126
	23	20	0,134

Наблюдаемые расщепления в генерациях F₂ обоих кроссов показали, что они хорошо подходят к соотношению 9:7 (табл.2) и что обе группы семейства F₂ были гомогенными согласно критериям χ^2 .

Сегрегация на устойчивость к мучнистой росе в экспериментальном кроссе *Мираж/п-186 × Мираж* составила 23 устойчивых и 76 восприимчивых расте-

ний, тогда как в кроссе *Старт/п-186 × Старт* сегрегация дала 17 устойчивых и 57 восприимчивых растений. В обоих случаях сегрегации экспериментального кросса хорошо подходят к соотношению 1:3 (табл.3). Эти соотношения характерны для модели наследования у двух несовершенных комплементарных доминантных генов (неполное проявление).

Т а б л и ц а 3

**Расщепление F₂ от обратного скрещивания линий
п-186/Мираж × Мираж и п-186/Старт × Старт по признаку
устойчивости к мучнистой росе**

Семья поколения F ₂	Проверенные сегреганты		$\chi^2/(1:3)$
	устойчивые	восприимчивые	
<i>п-186/Мираж × Мираж</i>			
1	7	26	0,131
2	8	22	0,044
3	8	28	0,148
<i>п-186/Старт</i>			
1	6	20	0,051
2	5	18	0,130
3	6	19	0,013

Поскольку любой данный изолят возбудителя мучнистой росы может содержать несколько генов вирулентности, существуют следующие возможности [11].

1. Линия п-186 может содержать только 2 комплементарных гена устойчивости к мучнистой росе.

2. Линия п-186 может содержать 1 ген, который контролирует совместимость с изолятом 5 возбудителя мучнистой росы.

3. Мираж, Старт или оба сорта могут не содержать генов устойчивости к мучнистой росе.

4. Старт, Мираж или оба сорта могут содержать 2 гена устойчивости или более, которые не являются эффективными против штамма 5 мучнистой росы. Это указывает на то, что штамм 5 может обладать одним или несколькими неидентифицированными генами вирулентности.

Был проведен опыт с целью устранения некоторых из рассмотренных выше возможностей. Реакции линии п-186, Миража и Старта на различные изоляты мучнистой росы показывают, что Мираж и Старт чувствительны ко всем проверенным изолятам мучнистой росы, тогда как линия п-186 проявляет устойчивость к некоторым изолятам (данные не представлены).

Результаты опыта свидетельствуют о том, что устойчивость к мучнистой росе представляет собой двукомплементарный неполнодоминантный эпистатический признак.

Есть многочисленные сообщения о наличии взаимодействия

генов устойчивости и ряд сообщений о взаимодействии генов вирулентности [12]. Имеются данные, что при взаимодействии генов устойчивости отмечаются эпистатические соотношения 9:7, 15:1 и 13:3 (R:S, что означает чувствительность к восприимчивости). Однако такие соотношения можно также получить при взаимодействии паразита с паразитом на одних и тех же растениях-хозяевах. Как настоящие, так и случайные паразиты образуют комплексы болезней на растениях-хозяине. Следовательно, эпистатический паразит может провоцировать восприимчивость или предварительно индуцировать устойчивость растения-хозяина к гипостатическому паразиту. Предположим, что устойчивость к эпистатическому и гипостатическому паразиту индивидуальна и контролируется двумя независимо сегрегирующими доминантными генами устойчивости. В таком случае при противостоянии растения-хозяина двум паразитам могло бы появиться соотношение 9:7 (R:S) в популяции поколения F_2 , если, во-первых, наличие вирулентного эпистатического паразита, который предрасполагает генетическую устойчивость растения-хозяина к гипостатическому паразиту, не берется в расчет и, во-вторых, если 2 отдельные расы одного и того же патогена, причем каждая из них была бы способна устанавливать соотношение 3:1 (R:S), присутствовали в опытном инокуляте (рис. 1, 2).

В литературе количество сооб-

		P ₁	F ₂	F ₁	F ₂			
Генотип:		RR	rr	Rr	RR	Rr	rr (R:S)	
Результ	P ₁	AA	-	+	-	-	+	3:1
	P ₂	aa	+	+	+	+	+	Нет
	F ₁	Aa	-	+	-	-	+	3:1
	F ₂	AA	-	+	-	-	+	3:1
	F ₂	Aa	-	+	-	-	+	3:1
	F ₂	aa	+	+	+	+	+	Нет

(A:a) 3:1 Нет 3:1 3:1 3:1 Нет

Рис.1. Генетическая основа простого взаимодействия «ген на ген».

R и r — доминантные и рецессивные аллели в устойчивом локусе; A и a — доминантные и рецессивные аллели в авирулентном локусе. Отрицательная реакция (минус реакция) обозначает устойчивость или авирулентность, а положительная (плюс реакция) — восприимчивость или вирулентность.

щений о соотношении 9:7 больше, чем сообщений о других эпистатических соотношениях. Первое может быть доказано экспериментально, так как его также получают благодаря летальным генам пыльцы, как это обнаружено в системе пшеница — *Puccinia graminis tritici* [8]. Соотношение 9:7 (R:S) получается благодаря связи между геном устойчивости Sr11 и летальным геном пыльцы ki. Сначала такое соотношение считали исключением в гипотезе «ген на ген», но позже оно не было подтверждено. Результаты изучения генетики комплексных взаимодействий растения-хозяина с паразитом также ставят под сомнение обоснованность эпистатических соотношений, полученных из простой паразитической системы [12].

		Известный		Неизвестный	
		R	r	H	
Реакция паразита	Известный	A	-	+	- or +
		a	+	+	+ or -
	Неизвестный	p	-	+	- or +
			+	-	- or +

Рис.2. Возможные экспериментальные схемы, полученные из взаимодействий между известными и неизвестными членами паразитических систем.

H и p — неизвестные растения-хозяева и паразиты. Остальные обозначения те же, что на рис.1.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Briggle L.W.* — *Crop Sci.*, 1966, vol. 6, p. 459—461. — 2. *Briggle L.W.* — *Crop Sci.*, 1966, vol. 6, p. 461—468. — 3. *Briggle L.W.* — *Crop Sci.*, 1969, vol. 9, p. 70—72. — 4. *Ellingboe A.H.* — *Phytopathology*, 1972, vol. 62, p. 401—406. — 5. *Finkner R.E., Murphy H., Atkins R.E.* — *Agron.J.*, 1953, vol. 45, p. 92—95. — 6. *Jorgensen J.H., Jensen C.J.* — *Euphytica*, 1973, vol. 22, p. 423. — 7. *Lebsock K.L., Briggle L.W.* — *Crop Sci.*, 1974, vol. 14, p. 561—563. — 8. *Loegering W.Q., Sears E.R.* — *Can.J. Genet. Cytol.*, 1963, vol. 5, p. 65—72. — 9. *Mains E.B.* — *Phytopathol.*, 1934, vol. 24, p. 1257—1261. — 10. *Meyer H.* — *Arch. Zuchtungs.*, 1977, vol.

7, p. 225—229. — **11.** *Sebastian S.A., Risius M.L., Royer M.L.* — Plant disease, 1983, vol. 67(9), p. 943—945. — **12.** *Sidhu G., Webster J.M.* Genetics of simple and complex host-parasite interactions, pp. 59—79. — In: Induced Muta-

tions Against Plant Diseases. Intern. Atomic Energy Agency, Vienna, 1977. — **13.** *Vanderplank J.E.* Plant diseases. Epidemics and Control. Academic Press, N.Y., 1963.

*Статья поступила 18 июля
1994 г.*