

ИЗУЧЕНИЕ СТРУКТУРЫ И ИЗМЕНЧИВОСТИ ПОПУЛЯЦИИ БУРОЙ РЖАВЧИНЫ ПШЕНИЦЫ В ПОВОЛЖЬЕ

Т.С. Маркелова, НИИ сельского хозяйства Юго-Востока

Селекция на устойчивость к болезням сталкивается со сложным характером взаимодействия двух биологических систем — растения-хозяина и патогена. Основу этих взаимоотношений сформулировал еще Н.И. Вавилов [1]*. Поэтому для успешной селекции на иммунитет необходимо знание генетического состава популяции патогена и на этой основе осуществлять подбор доноров устойчивости. В первую очередь это относится к таким пластичным патогенам, как бурая ржавчина пшеницы.

Состав популяции бурой ржавчины отличается высокой динамичностью. Значительное число уредогенераций за вегетационный период, миграция спор на большие расстояния, наличие промежуточных растений-хозяев и полового процесса способствуют появлению в популяции новых биотипов, которые устанавливаются по вирулентности к специальному набору моногенных линий, различающихся генами устойчивости.

В настоящее время для изучения состава популяции бурой ржавчины *P. recondita* f. sp. *tritici* используются моногенные линии сорта Thatcher. Они близки друг к другу по фенотипу, но отличаются наличием одного из генов устойчивости. Для идентификации фенотипного состава популяции патогена включаются также ржавчиноустойчивые сорта отечественной селекции (Кавказ, Аврора, Саратовская 46, Л503, Ершовская 32, Прохоровка, Смуглянка) [2].

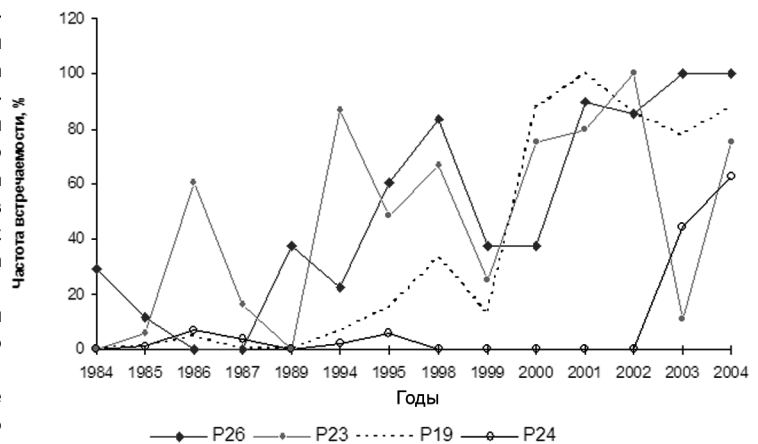
Изучение структуры популяции патогена складывается в основном из двух направлений: определение частоты встречаемости вирулентных клонов к определенным генам устойчивости; изучение изменчивости популяций в результате создания и внедрения в производство новых, в т.ч. устойчивых, сортов пшеницы.

В течение вегетационного периода из разных географических зон региона собираются уредообразцы бурой ржавчины. В тепличных боксах при оптимальных условиях для развития растений и патогена (температура +20...+22°C, относительная влажность воздуха 60—70%, освещенность 10 тыс. лк) из уредообразцов выделяют монопустульные клоны и размножают на восприимчивом сорте озимой пшеницы Лютесценс 230. Размноженные клоны содержат под стеклянными изоляторами. Затем каждый из них идентифицируют на наборе моногенных линий.

С созданием сортов, устойчивых к ржавчине, и использованием их в качестве дополнительных дифференциаторов появилась возможность наблюдать динамику отдельных биотипов в саратовской популяции. Это хорошо прослеживается на представленности по годам патотипов P26, вирулентных к сорту Кавказ (рис.).

Патотипы, вирулентные к сорту Кавказ, были обнаружены в саратовской популяции гриба уже в 1971 г. В это время в Северо-Кавказском регионе, в частности в дербентской популяции, такие клоны были представлены в незначительном количестве (не более 0,02%) [3]. В саратовской популяции в 1971 г. было 8,0% клонов P26, в 1972 г. — 16,5, а в 1973 и 1974 гг. — уже 54,5 и 76,0% соответственно. Несмотря на то что в 1971 и 1972 гг. бурая ржавчина в Поволжье находилась в депрессии, в популяции присутствовали и даже накапливались клоны P26.

Следующие два года (1973 и 1974) были эпифитотийными. Это способствовало резкому увеличению содержания



Частота встречаемости клонов вирулентности бурой ржавчины в саратовской популяции, %

вирулентных клонов в популяции. В эти же годы отмечалось массовое поражение сорта Кавказ, занявшего к этому времени значительные площади в Краснодарском крае, Ростовской обл. и на Украине [4].

Поскольку в Саратовской обл. в производстве отсутствовали сорта с геном Lr26, становится очевидным, что состав местной популяции во многом определяется миграцией инфекции из южных и юго-западных районов России.

Дальнейшие наблюдения показывают, что частота встречаемости клона P26 в местной популяции сильно колеблется по годам. В годы эпифитотий количество их резко возрастает и значительно уменьшается в сухие жаркие годы, когда бурая ржавчина находится в депрессии. По-видимому, в годы эпифитотий инокулюм, приспособленный к повышенной влажности юго-западных и западных районов России, заносится в Поволжье и при благоприятных условиях накапливается в местной популяции. В сухие жаркие годы эти клоны выпадают из популяции как менее конкурентоспособные в жестких условиях Юго-Востока. Поэтому в годы депрессий бурой ржавчины (1975, 1979, 1980, 1983, 1986, 1987, 1988) частота встречаемости клона P26 снижалась с 7,3% до 0. Напротив, в годы эпифитотий (1973, 1976, 1978, 1989) частота встречаемости клона P26 возрастала с 54,5 до 100%.

Если рассматривать общую тенденцию динамики в популяции клона P26 по годам, то можно отметить следующее.

В начале 1970-х гг., когда в производстве довольно широко начали возделывать сорт озимой пшеницы Кавказ, в популяции бурой ржавчины стал накапливаться вирулентный клон P26. Его количество нарастало с расширением посевных площадей, и сорт потерял устойчивость. В результате к середине 1970-х гг. резко сократились площади его возделывания. Частота встречаемости клона P26 еще продолжала расти, поддерживаемая периодически повторяющимися эпифитотиями. Однако к концу 1980-х гг. количество вирулентных клонов P26 снизилось до 0. Начиная с 1989 г. вновь наблюдается увеличение частоты встречаемости клона P26 в местной популяции (от 37,5% в 1989 г. до 100,0% в 2003—2004 гг.).

* Со списком литературы можно ознакомиться на сайте www.agroxxi.ru

Можно предположить, что ген Lr26 окончательно потерял эффективность и дальнейшее использование его в селекции в нашей зоне бесперспективно.

В настоящее время в поволжской популяции бурой ржавчины идентифицировано 35 генов вирулентности. Наиболее распространенные из них pp1, 1+gene, 2b, 2d, 2c, 3, 3ka, 4, 10, 11, 12, 14a, 14b, 15, 16, 17, 18, 20, 21, 22, 22a, 22b, 25, 27, 29, 30, 32, Ecb, B (всего 31). Частота встречаемости данных патотипов была высокой на протяжении всех лет исследований (1984—1989, 1994—2003) и составляла от 63,6 до 100%.

В отдельные годы (1986, 1987, 1994, 1995) встречаемость некоторых клонов снижалась. В эти годы выявлялись биотипы с генами, авирулентными к Lr1, 3ka, Ecb, 1+27+31.

По нашим данным, основную часть местной популяции бурой ржавчины составляют патотипы, имеющие 31 и более генов вирулентности. Это свидетельствует о высокой степени вирулентности поволжской популяции *Puccinia recondita*.

В 1970—1980-х гг. наиболее эффективными для защиты пшеницы от бурой ржавчины во всех регионах России были гены Lr9, Lr19, Lr 24. Однако в 1985 г. в поволжской популяции нами были выявлены новые клоны вирулентности, ранее отсутствовавшие (Pr23, 19, 24). Частота встречаемости их была невысока (от 1% — Pr19 и 24 до 5,9% — P23), но затем стала возрастать (табл. 1, рис.). Это объясняется тем, что в селекции все чаще стали использоваться гены Lr23, Lr19.

Таблица 1. Частота встречаемости клонов вирулентности в поволжской популяции бурой ржавчины, %

Год	P26	P23	P19	P24	P9	Степень развития бурой ржавчины
1984	29,2	0	0	0	0	Депрессия
1985	11,3	0	0	0	0	Депрессия
1986	0	60,5	4,6	7,0	0	Депрессия
1987	0	16,4	0	3,6	0	Депрессия
1989	37,5	0	0	0	0	Эпифитотия
1994	22,2	86,7	6,7	2,2	0	Эпифитотия
1995	60,6	48,5	15,2	6,0	0	Депрессия
1998	83,3	66,7	33,3	0	0	Депрессия
1999	37,5	25,0	12,5	0	0	Депрессия
2000	37,5	75,0	87,5	0	0	Эпифитотия
2001	90,0	80,0	100	0	0	Эпифитотия
2002	85,7	100	85,7	0	0	Умеренная
2003	100	11,1	77,7	44,4	0	Эпифитотия
2004	100	75,0	87,5	62,5	0	Эпифитотия

В 1986 г. частота встречаемости клона вирулентности P19 составляла 4,6%, а к 1998 г. возросла до 33,3%. В 2001 г., когда наблюдалась сильная эпифитотия бурой ржавчины, частота встречаемости клона P19 достигла 100%. В последующие годы (2002—2004) произошла стабилизация клона P19 в популяции, частота встречаемости колебалась на уровне 77,7—85,7%. Следовательно, ген Lr19 практически потерял свою эффективность. Причиной этого послужило распространение в производстве сортов яровой мягкой пшеницы, имеющих ген Lr19 (Л503, Добрыня). Многолетний опыт [5] свидетельствует, что после достижения сортом, содержащим чужеродный R-ген, определенной «критической» посевной площади (свыше 100 тыс. га) его устойчивость теряется.

Создание и внедрение в производство нового сорта яровой мягкой пшеницы Л503 с эффективным геном устойчивости к бурой

ржавчине Lr19 привело к появлению в популяции нового патотипа с комплементарным геном вирулентности. Резкое увеличение посевных площадей под этим сортом в разных регионах страны способствовало быстрому накоплению патотипа (P19) в популяции и, как следствие, к потере сортом устойчивости.

Ген Lr23 перенесен в мягкую пшеницу в результате скрещивания восприимчивого сорта Bobin W 392 с устойчивым сортом твердой пшеницы Gaza. От этого скрещивания получен австралийский сорт Gabo, который стал первым носителем гена Lr23 среди сортов мягкой пшеницы [6]. От скрещивания восприимчивого сорта мягкой пшеницы Steinwedel с *Triticum timopheevi* Zhuk. получен сорт Timstein. Показано, что устойчивость Timstein имеет ту же генетическую природу, что и Gabo [10]. Ген Lr23 идентифицировали у сортов Lee, Kenya Farmer, Gamenuya [11]. Сообщается [6], что этот ген содержат также сорта Rocta (к-45294), Lee x Kenya Farmer (к-44440), Hope x Timstein (к-45294), Crim (к-46960).

По мнению некоторых авторов [7], эффективность гена Lr23 и пригодность его для использования в селекции в последние годы снижается из-за возникновения в популяциях патогена вирулентных к нему клонов. Это вызвано внедрением в производство во многих регионах сортов отечественной селекции с геном Lr23. Особенно высока встречаемость клонов, вирулентных к Lr23, на Украине, где при создании новых сортов широко используются доноры устойчивости с геном Lr23 [9].

Следует отметить, что в Поволжье, так же как и в других регионах, создано довольно много сортов с геном устойчивости Lr23 (Ершовская 32, Олимп, Куйбышевская 1, Смуглянка и др.), и, казалось бы, дальнейшее его использование в селекции бесперспективно. Однако по данным некоторых исследователей [8, 9], ген Lr23, перенесенный в мягкую пшеницу из генома твердой пшеницы, обеспечивает довольно высокий уровень горизонтальной устойчивости этим сортам. Несмотря на поражаемость в фазе проростка и довольно высокую частоту встречаемости клона вирулентности P23 в популяции, сильного развития заболевания на них не происходит.

Так, сорт озимой пшеницы Смуглянка, обладающий геном устойчивости к бурой ржавчине Lr23, имеет тип реакции иммунности в фазе проростка 3, но даже в годы эпифитотий, когда частота встречаемости клона P23 в популяции достигала 86,7%, развитие бурой ржавчины на нем не превышало 20% (табл. 2). Этот уровень пораженности сохраняется с 1993 г.

Анализируя свои наблюдения и данные литературы [6], можно предположить, что ген Lr23 представляет сложный локус. Вероятно, он сцеплен с другими генами, обеспечивающими «slow rusting». В сорте Смуглянка возможно также взаимодействие гена Lr23 с преодоленными генами (Lr3 и др.) от сортов Мироновская 808, Саратовская 10, Безостая 1, которые присутствуют в родословной этого сорта.

Результаты исследований динамики вирулентности клона P23 показывают, что в 1985 г. частота встречаемости его в популяции бурой ржавчины составила 5,9%. В дальнейшем отмечался рост доли клонов P23 до 66,7% (1998 г.) и до 100% (2002 г). Несмотря на высокую частоту встречаемости его в популяции (до 100%) и широкое использование в селекции гена Lr23, данный ген не потерял значения, поскольку сорта, защищенные этим геном, проявляют довольно высокий уровень полевой устойчивости.

Таблица 2. Поражаемость сортов озимой пшеницы бурой ржавчиной в годы эпифитотий

Сорт	1993 г.		1994 г.		1996 г.		1997 г.	
	тип реакции	%	тип реакции	%	тип реакции	%	тип реакции	%
Смуглянка	3	20	3	5–10	3	3–5	3	15–20
Саратовская 90	3	100	3	70–80	3	60–70	3	80–90

Анализ динамики клона P24 показывает (табл. 1, рис.), что частота встречаемости его по годам была невысокой (от 1 до 7%), а в отдельные годы равнялась нулю. Вероятно, появление этого клона в местной популяции не связано со сменой растений-хозяев, а является результатом миграции спор. Нарастание численности клонов P24 не является следствием естественного отбора, поскольку в настоящее время в нашей зоне сортов с геном устойчивости Lr24 нет. Может ли он представлять интерес для селекции в нашем регионе, покажут дальнейшие наблюдения за сортами в производстве.


Для местной популяции бурой ржавчины остается эффективным ген Lr9. За все годы исследований не было обнаружено вирулентного к нему клона.

В 2001 г. в наших исследованиях в набор моногенных линий были включены несколько дополнительных — Lr35, Lr37, Lr38, Lr44 и LrW. Эффективной против местной популяции оказалась линия Lr W (тип реакции — 0; –2). Однако в 2003 г. она была поражена на уровне 15–20%.

Многолетнее изучение популяции при помощи набора моногенных линий с идентифицированными генами устойчивости приводит к выводу, что поволжская популяция *Puccinia recondita* f. sp. *tritici* эволюционно активна, причем вирулентность ее возрастает. Частота появления новых вирулентных патотипов увеличивается. Об этом свидетельствует анализ поражения сортов с различными генами устойчивости.

Из числа известных генов устойчивости надежно сохраняет эффективность только один ген — Lr9. Линии сорта Thatcher, так же как и сорта-дифференциаторы, перестают дифференцировать популяцию.

Однако, как показывает многолетний опыт исследований состава популяций, частота встречаемости вирулентных клонов в природных популяциях может меняться независимо от использования соответствующего гена устойчивости в коммерческих сортах. Поэтому исключение каких-либо линий Thatcher из набора может стать причиной потери ценной информации об изменениях, происходящих в структуре природных популяций бурой ржавчины. Дифференциация популяции бурой ржавчины при помощи моногенных линий серии Thatcher позволяет лишь объяснить ситуацию, существующую в структуре популяции патогена, а также установить причину потери сортами устойчивости.

Таким образом, основой стратегии селекции сортов с продолжительной устойчивостью к болезням должен быть мониторинг популяции бурой ржавчины, на основании которого разрабатывается план использования определенных источников устойчивости с различными генотипами, а также намечается тип устойчивости будущего сорта. Для создания генетического разнообразия необходимо поиск новых генов устойчивости в мировом ассортименте *Triticum aestivum*, а также интрогрессия их от диких злаков. 

Литература

1. Вавилов Н.И. Учение об иммунитете растений к инфекционным заболеваниям / Избр. тр. — М.-Л.: Сельхозгиз, 1935. — 100 с.
2. Веденеева М.Л., Маркелова Т.С. Структура популяции бурой ржавчины пшеницы в Поволжье и эффективность селекции на иммунитет // Проблемы и пути преодоления засухи в Поволжье: Науч. тр. НИИСХ Юго-Востока. — Саратов, 2000. — С. 325–331.
3. Михайлова Л.А., Абдуллаев К.М., Шеломова Л.Ф. Изменчивость дербентской популяции *Puccinia recondite* Rob. ex Desm. f. sp. *tritici* в ретроспективе 25 лет (1969–1994 гг) // Защита растений в условиях формирования агропромышленного комплекса: экономика, эффективность, экологичность: Тез. докл. Всерос. съезда по защите растений. — СПб., 1995. — С. 564.
4. Одинцова И.Г., Шеломова Л.Ф. Пути селекции на устойчивость в связи с миграцией возбудителя бурой ржавчины пшеницы // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. Т. 58. Вып. 3. — Л.: изд. ВИР, 1977. — С. 41–44.
5. Крупнов В.А. Чужеродные гены в защите растений от паразитов // Генетика в XXI веке: современное состояние и перспективы развития: Материалы 3 съезда ВОГиС. — М., 2004. — С. 427.
6. Одинцова И.Г., Пеуша Х.О. О сложности локуса Lr23, контролирующего устойчивость пшеницы к бурой ржавчине // Селекционно-генетическая характеристика сортов пшениц (Сб. науч. тр. по прикл. бот., ген. и сел. Т. 85). — Л., изд. ВИР, 1984. — С. 13–19.
7. Михайлова Л.А., Гулятьева Е.И., Мироненко Н.В. Методы исследований структуры популяций возбудителя бурой ржавчины пшеницы *Puccinia recondite* Rob. ex Desm. f. sp. *tritici* / СПб., 2000. — 25 с.
8. Берлянд-Кожевников В.М., Федин М.А. Селекция пшеницы на устойчивость к основным грибным болезням / Обзорная информация: М., 1977. — 56 с.
9. Михайлова Л.А. Горизонтальная устойчивость образцов пшеницы к бурой ржавчине // Тез. докл. 7 Всесоюз. совещания по иммунитету с.-х. растений к вредителям и болезням. — Новосибирск, 1981. — С. 153–154.
10. Watson J.A., Stewart D.M., A comparison of the rust reaction of wheat varieties Gabo, Timstein and Lee // *Agron. J.*, 1956, vol. 48. — P. 514–516.
11. Watson J.A., Luig N.H. Leaf rust on wheat in Australia: a systematic scheme for classification of strains // *Proc. Linn. Soc. N.S.W.*, 1961, vol. 86, N. 2. — P. 241–250.