

Хильма ПЕУША, Ирина ОДИНЦОВА

ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ЭСТОНСКИХ ПОПУЛЯЦИЙ БУРОЙ РЖАВЧИНЫ

Дифференциация паразита чаще всего служит двум целям: во-первых, в эпидемиологических исследованиях, чтобы проследить изменчивость паразита в пространстве и во времени, причем она изучается в зоне деятельности определенных селекционных центров, а у аэрогенных паразитов исследуется также состав популяций в тех зонах, откуда обслуживаемые селекционными центрами районы получают инокулюм. Во-вторых, дифференциация необходима для непосредственного обслуживания селекционного процесса, т. е. определения частоты вирулентных клонов к тем генам устойчивости, которые используются в селекции.

Решить эти две задачи с помощью одного набора сортов-дифференциаторов (Browder, 1971) едва ли возможно, так как требования к наборам сортов-дифференциаторов часто прямо противоположны.

Для решения первой задачи наборы сортов-дифференциаторов должны быть по возможности стабильны. Во всех странах как можно дольше должен использоваться один и тот же набор сортов-дифференциаторов, обладающий повсюду удовлетворительной дифференцирующей способностью. Во втором случае для определения частоты вирулентных клонов к практически полезным генам устойчивости набор сортов-дифференциаторов должен быть строго скоординирован с селекционными программами (Browder, 1971). Чтобы избежать морального старения его, он должен быть открытым с обеих сторон, т. е. из него должны изыматься источники устойчивости, потерявшие значение для селекции, и включаться новые (Zadoks, 1966). Входящие в него сорта не могут обладать хорошей дифференцирующей способностью, так как каждый из них (если это удовлетворительный источник устойчивости) поражается не более чем 5—10% клонов природной популяции возбудителя. Совмещение двух разных задач дифференциации наиболее конкретно выразилось в структуре дифференцирующих наборов для желтой ржавчины пшеницы.

Наборы сортов-дифференциаторов можно разделить на два ранга (Анпилогова, Смирнова, 1979). Набор I ранга используется в качестве международного. Единственное требование к этому набору — хорошая дифференцирующая способность на всех континентах и стабильность типов реакций. Набор I ранга не должен меняться в течение возможно более длительного времени. Он используется для изучения вопросов эпидемиологии, а также общих закономерностей изменения популяции паразита. Наборы сортов-дифференциаторов II ранга специфичны для каждого материка или для каждого района земного шара. Они скоординированы с местными селекционными программами. Эти наборы под-

вижны и изменяются вслед за изменением селекционных программ. Их назначение — отражать изменение в природных популяциях частоты клонов, вирулентных к тем генам устойчивости, которые используются в селекции или растениеводстве.

В качестве сортов-дифференциаторов I ранга можно использовать либо стандартные наборы эмпирических сортов-дифференциаторов, либо серию изогенных линий, где каждая линия несет строго по одному гену устойчивости, включенному в общую для всех линий основу универсально-чувствительного сорта. Изогенная серия для дифференциации бурой ржавчины создана в Канаде (Samborsky, Dyck, 1968). Сейчас она включает 25 генов устойчивости, введенных в основу универсально-чувствительного сорта 'Thatcher'. Эта серия непрерывно пополняется новыми генами устойчивости.

Использование изогенных серий в качестве сортов-дифференциаторов I ранга имеет, на наш взгляд, следующие преимущества перед стандартными наборами сортов.

Во-первых, прежде всего изогенная серия позволяет получить однозначные результаты. Эмпирические сорта стандартных наборов имеют неопределенное число генов устойчивости. При этом, если сорт имеет два гена устойчивости, то реакция иммунитета против популяций одного эпидемиологического района может зависеть от одного гена, а против популяций другого района — от другого гена устойчивости. Таким образом, тождественный результат может быть получен для совершенно разных популяций паразита.

Во-вторых, лучшая дифференцирующая способность. Стандартный набор Э. Майнса и Х. Джексона может дифференцировать популяции по 5 генам устойчивости Lr1, Lr2, Lr2⁴, Lr3d, Lr11, которые имеются у 8 сортов, входящих в набор (Samborsky, Dyck, 1968), а современный набор изогенных линий несет 23 гена устойчивости. Поэтому изогенная серия на основе сорта 'Thatcher' может дифференцировать популяции на более мелкие субъединицы.

Идеальным для дифференциации можно считать сорт, по отношению к которому авирулентно 50% клонов природной популяции. В этом отношении серия линий на основе сорта 'Thatcher' далека от идеала.

В-третьих, преимущество использования в качестве дифференциаторов генетических линий — возможность замены таксономической номенклатуры рас их генетической номенклатурой. После работ Х. Флора (1956) физиологическую расу стали толковать как таксон, характеризующийся определенной комбинацией генов вирулентности, выявляемых на тест-сортах (Zadoks, 1966). Гипотеза Х. Флора «ген для гена» позволяет предсказать количество физиологических рас паразита. Для сортов с n числом генов устойчивости, каждый из которых может давать два фенотипа (устойчивый и восприимчивый) может существовать количество рас, определяемое величиной 2^n . Так, например, число рас, которое можно регистрировать с помощью 8 дифференциаторов равно $2^8=256$. Кроме того, эта информация явно избыточна, она мало полезна для селекции, так как номер расы сам по себе не дает селекционеру полезных сведений о структуре вирулентности. Чтобы перейти от номера расы к вирулентности нужно воспользоваться расовым ключом. Были предприняты попытки избежать необходимости обращения к расовому ключу и построить номенклатуру так, чтобы она непосредственно отражала вирулентность клона.

При генетическом подходе к номенклатуре рас фитопатолог и селекционер пользуются одной терминологией — генетической. Это делает данные фитопатолога более понятными и полезными для селекционера.

Например, высказывание о том, что сорт поражается расой 21 лишено определенного смысла, а поражаемость сорта изолятом 5,7,8/6,9 означает, что сорт не содержит генов устойчивости Sr5, Sr7, Sr8. Сведения о нарастании в популяции расы 77 также не имеют определенного смысла, а данные о нарастании вирулентности к генам Sr10, Sr18 прямо означают, что нужно отказаться от употребления этих генов в селекции (Одинцова и др., 1974).

В нашем случае, однако, мы, как и некоторые другие исследователи (Browder, 1971; Browder, Eversmeyer, 1976; Day, 1974; Wolfe и др. 1976), считаем более целесообразным отказаться от какой бы то ни было расовой номенклатуры, и, что популяционно-генетический подход к изучению патогенной специализации полезнее таксономического. Наша задача состоит не в том, чтобы дать наименование каждому сочетанию генов вирулентности, а в том, чтобы получить полезную для селекции информацию о популяциях паразита. Анализ варьирования индивидуальных вирулентностей даст представления более фундаментальные и полезные для понимания варьирования патогена (Schwarzbach, Wolfe, 1976).

Цель настоящей работы — сравнить популяцию *Puccinia recondita* из Эстонии с популяциями этого же патогена из различных районов Европейской части СССР (по литературным данным), а также с популяциями из различных стран мира.

Для изучения популяций из Европейской части СССР был сделан сбор спорных образцов с районированных сортов из Куйбышева, Одессы, Львова. Споровые образцы мы получали в форме листьев с районированных сортов, пораженных грибом. Эти листья сушили в течение 2 сут при 30 °С, затем хранили в холодильнике, в эксикаторе с хлористым кальцием в течение 2—3 месяцев.

Споровыми образцами заражали листья универсально-чувствительного сорта 'Саратовская 29' в бензимидазоле по методике Л. Михайловой и К. Квитко (1970). Монопустульная изоляция, размножение изолятов и идентификация их генотипа осуществлялись по методике массового тестирования клонов. В качестве дифференциаторов использовали серию изогенных линий на основе сорта 'Thatcher'. Семена линий 'Thatcher' получены из Канады от доктора П. Дика в 1973 г. Вместо линий Lr23, Lr24, Lr25 использовали соответственно сорта 'Gabo', 'Agent', 'Transec'.

Данные по Северной Америке и Западной Европе даны в табл. 1 (Bošković, Browder, 1976; Samborsky, 1976). Гены устойчивости, эффективные в Северной Америке, совершенно неэффективны в условиях Европы, кроме генов Lr9, Lr19, Lr24. На американском континенте, по данным тех же авторов, эффективны гены Lr9, Lr11, Lr16, Lr21. Авторы отмечают появление вирулентных клонов гриба к генам устойчивости Lr9, Lr24, объясняя это возделыванием в производстве сортов, несущих эти гены устойчивости. В отношении гена Lr21 встречаются изоляты, дающие различные типы реакции, кроме полностью совместимой. По-видимому, это связано с возможностью постепенного преодоления устойчивости, контролируемой этим геном. Подобным же образом паразит преодолевал устойчивость сортов 'Аврора' и 'Кавказ' (Михайлова, 1973). Для патогена в США характерна более высокая вирулентность к гену Lr10, так как широко распространен сорт 'Blueboy', содержащий этот ген. Для США и Канады в селекции не имеют практического значения линии Lr3 и Lr10, так как вирулентность к ним составляет соответственно 98 и 67%.

В Африке эффективны гены устойчивости Lr1, Lr2, Lr3. Комбинация

Таблица 1

Клоны возбудителя бурой ржавчины пшеницы, вирулентные к линиям серии 'Thatcher' в различных странах мира

Гены устойчивости	Количество вирулентных клонов, %			
	В США (по Boškovič, Browder, 1976)	В Канаде (по Boškovič, Browder, 1976)	В Европе (по Boškovič, Browder, 1976)	В Италии (по Cariello и др., 1976)
Lr1	34	6,2	97,2	1,8
Lr2a	17	2,4	96,4	5,8
Lr2b	26	11,2	100	—
Lr3	89	96	100	13,5
Lr9	0	0	0	0,5
Lr10	6,7	46	100	—
Lr16	5,0	4,7	87	—
Lr17	15,4	5,9	99	—
Lr18	4,5	23,1	77	—
Lr19	0	0	0	10

генов Lr1 и Lr3 достаточно эффективна для практической селекции. Следовательно, европейские популяции патогена, кроме итальянских и испанских, совершенно отличны от этих же популяций Африки. О сходстве итальянских популяций с африканскими трудно судить, так как о последних нет цифровых данных о частоте вирулентности к линиям 'Thatcher' (Hurder, 1971), а данные итальянских авторов (Cariello и др., 1976) отрывочны.

Совершенно иная картина наблюдается в Европе. В европейских популяциях патогена процент вирулентных клонов очень высок по отношению ко всем тест-линиям. К сожалению, мы не располагаем цифровыми данными по всем европейским странам. Имеющиеся сведения представлены в табл. 1. В Европе эффективны лишь линии, несущие гены устойчивости Lr9 и Lr19. Остальные гены изогенной серии не имеют практического значения. Исключением в Европе являются страны, широко возделывающие твердую пшеницу, — Италия и Испания. В этих странах эффективны гены устойчивости Lr1, Lr2a, Lr3, Lr24 (Cariello и др., 1976; Salazar и др., 1976). Расовый состав *Puccinia recondita* в Италии и Испании отличен от такового всех стран района Средиземноморья. Только в Италии и Испании расы 77 и 20 встречаются редко и локально, тогда как по всей Европе раса 77 превалирует.

В табл. 2 представлены данные о составе популяций *P. recondita* в Европейской части СССР и в Эстонии. Если сравнить эстонские популяции *P. recondita* по представленности вирулентных клонов с северокавказскими и с украинскими популяциями, то можно сказать, что между ними практически не существует разницы. Отмечаются только колебания вирулентности к гену Lr10. По Г. К. Сорокиной и Т. П. Алексеевой, он относительно эффективен, по М. Бошковичу, — совершенно неэффективен. Наши данные занимают промежуточное положение между этими двумя. Отмеченные различия, скорее всего, зависят не от действительной разницы между популяциями, а от условий эксперимента: ген Lr10 — температурочувствителен.

Различия по Lr18 и Lr14 также, скорее всего, обусловлены условиями эксперимента, а не реальной разницей между популяциями. Наши данные в отношении частоты вирулентности к этим генам ближе к данным М. Бошковича и Г. Сорокиной. Причиной расхождения может быть температурный режим, при котором ведется эксперимент.

Таблица 2

Клоны возбудителя бурой ржавчины пшеницы, вирулентные к линиям серии 'Thatcher'

Гены устойчивости	Количество вирулентных клонов, %							
	Северный Кавказ (Алексеева, 1979)	Европейская часть СССР (Сорокина, 1978)	Украина, 1979 г.	Львов, 1979 г.	Куйбышев, 1979 г.	Одесса, 1979 г.	Эстония, 1978 г.	Эстония, 1979 г.
Lr1	95,1	85,9	85,4	100	100	100	90,0	94,0
Lr2a	97,2	87,3	100	100	100	100	90,0	98,0
Lr2	100	98,6	—	—	—	—	100	—
Lr3a	100	100	100	92,9	91,0	100	100	100
Lr3	—	100	66,4	100	91,9	100	100	90,0
Lr9	0	2,0	0	0	0	0	0	0
Lr10	13,3	85,9	100	0	72,8	—	80,0	40,0
Lr14a	17,0	86,9	100	92,9	100	100	90,0	96,0
Lr14b	18,0	43,9	—	92,0	100	100	100	64,0
Lr16	63,0	33,8	100	92,9	100	100	94,4	99,0
Lr17	100	100	100	92,9	100	100	90,0	96,0
Lr18	11,4	84,5	100	90,9	100	100	75,0	96,0
Lr19	0	0	0	0	0	0	0	0
Lr23	1,6	—	—	—	—	—	—	4,0
Lr24	0	—	—	—	—	—	—	10,0

Все проанализированные нами популяции из Европейской части СССР, включая эстонские, очень сходны между собой и с популяциями из Западной Европы, кроме Италии и Испании. Очевидно, все они составляют один большой ареал возбудителя бурой ржавчины пшеницы, в котором происходит свободный обмен инокулюмом.

Общность популяции паразита, на наш взгляд, накладывает некоторые ограничения на использование генов в селекции на устойчивость. Ген устойчивости, включенный в промышленные сорта в районах, расположенных к югу от Эстонии, будет иметь сомнительную ценность для республики. Можно ожидать, что промышленное возделывание такого сорта приведет к накоплению вирулентных к нему рас во всем ареале и сделает бессмысленным употребление того же гена устойчивости в любой другой его части.

Выводы

1. Популяция возбудителя бурой ржавчины очень сходна на всей территории Европы. Эстонская популяция представляет собой часть ареала *Puccinia recondita*, распространенного в Европе.
2. В Эстонии, как и во всей Европе, большинство генов устойчивости, идентифицированных в Северной Америке, не эффективны. Достаточной для селекционного использования эффективностью обладают 4 гена устойчивости: Lr9, Lr19, Lr23, Lr24.
3. Общность ареала возбудителя означает, что в Эстонии в селекции следует избегать использования тех же генов устойчивости, что и в районах, расположенных к югу и юго-западу от республики.

ЛИТЕРАТУРА

- Алексеева Т. П. Практические свойства и структура северокавказской популяции гриба *Puccinia triticana* Erikss. Автореф. канд. дис. М., 1979.
- Анпилогова Л. К., Смирнова Л. А. Сравнительная оценка дифференцирующей способности стандартных наборов сортов и линий пшеницы относительно северокавказской популяции *Puccinia striiformis* West. — Биол. науки, 1979, 2, 64—69.
- Михайлова Л. А., Квитко К. В. Лабораторные методы культивирования возбудителя бурой ржавчины *Puccinia recondita* f. sp. *tritici* Rob. ex Desm. — Микол. и фитопатол., 1970, 4, 269—273.
- Михайлова Л. А. Популяционно-генетическое исследование возбудителя бурой ржавчины пшеницы *Puccinia recondita* f. sp. *tritici* Rob. ex Desm. в Дербенте. — Автореф. канд. дис. Л., 1973.
- Одинцова И. Г., Кривченко В. И., Григорьева О. Г. Проблемы дифференциации видов возбудителей ржавчины в связи с требованиями селекции на иммунитет. — Микол. и фитопатол., 1974, 8, 49—53.
- Сорокина Г. К. Динамика расового состава и специализация возбудителя бурой ржавчины пшеницы (*Puccinia recondita*) на территории Европейской части СССР. — Автореф. канд. дис. М., 1978.
- Bošković, M., Browder, L. E. A comparison of pathogenicity of *Puccinia recondita tritici* in Europe, the United States and Canada. — Plant Disease Rep., 1976, 60, 278—280.
- Browder, L. E. Pathogenic specialization in Cereal Rust Fungi, especially *Puccinia recondita* f. sp. *tritici*: Concepts, methods of study, and application. — Techn. Bull. U.S. Dept. of Agr., 1971, 1432, 1—51.
- Browder, L. E., Eversmeyer, M. G. Pathogenity association, a means describing Cereal Rust Fungus populations. — Proc. Fourth Europ. Medit. Cereal Rust Conf., Zurich, 1976, 79—81.
- Cariello, G., Tarantini, P., Casulli, F., Vallega, J. Efficiency of certain resistance genes and reaction of some wheat varieties to leaf rust in Italy. Proc. Fourth Europ. Medit. Cereal Rust Conf., Zurich, 1976, 117—119.
- Day, P. R. Genetics of host-parasite interaction. — San Francisco, Freeman, 1974.
- Flor, H. H. The complementary genic systems in flax and flax rust. — Advances Genet., 1956, 8, 14—21.
- Hurder, D. E. Physiologic specialization and sources of resistance to wheat leaf rust in Kenya. — Phytopath., 1971, 61, 1201—1204.
- Salazar, J., Branas, M., Mrliner, M. Physiological specialization of wheat rust in Spain 1972—1975. — Proc. Fourth Europ. Medit. Cereal Rust Conf., Zurich, 1976, 90—91.
- Samborsky, D. J. Leaf rust of wheat in Canada in 1976. — Canad. Plant Dis. Surv., 1976, 56, 123—128.
- Samborsky, D. J., Dyck, P. L. Inheritance of virulence in wheat leaf rust of the standard differentials wheat varieties. — Canad. J. Genet. Cytol., 1968, 10, 24—32.
- Schwarzbach, E., Wolfe, M. S. Consideration of the relationship between *Erysiphe graminis* f. sp. *hordei* and its host barley in the exploitation of host resistance. — Proc. Third Internat. Barley Genet. Symposium, Munich, 1975, 112—114.
- Wolfe, M. S., Barrett, J. A., Shattock, R. C., Shaw, D. S., Whitbread, R. Genotype-phenotype analysis: field application of the gene-for-gene hypothesis in host-pathogen relations. — Ann. Appl. Biol., 1976, 82, 369—374.
- Zadoks, J. K. Problems in race identification of wheat rusts. — Savremena poljoprivreda (Novi Sad), 1966, 14, 299—307.

Институт экспериментальной биологии
Академии наук Эстонской ССР

Поступила в редакцию
20/V 1980

Hilma PEUSA, Irina ODINTSOVA

EESTIS ESINEVATE NISU-PRUUNROOSTE TEKITAJA POPULATSIOONIDE DIFERENTSEERIMINE

Artiklis on käsitletud nisu-pruunrooste tekitaja diferentseerimise probleeme ja esitatud sel alal Nõukogude Liidu Euroopa-osas ning Eestis saadud tulemusi. Kogu maailmas kasutatakse nimetatud roosteseene varieeruvuse uurimiseks nisu isogeenseid liine, nn. I järgu diferentsiaatorsorte. Selektiooni eesmärgil on aga hädavajalikud II järgu diferentsiaatorsordid, mis on spetsiifilised teatud territooriumile.

Eestis levinud patogeen kujutab endast osa Euroopas laialt levinud roosteseene *Puccinia recondita* populatsioonist, millest tingituna haiguskindlate nisusortide aretamisel tuleb vältida neid haiguskindlust tagavaid geene, mis on omased Eestist lõuna ja edela pool aretatavaile nisusortidele. Eestis on efektiivsed samad haiguskindluse geenid mis Euroopaski — Lr19, Lr9, Lr23, Lr24.

Hilma PEUSHA, Irina ODINTSOVA

A GENETIC DIFFERENTIATION OF THE ESTONIAN POPULATION OF LEAF RUST

The experiments described in this paper involve data on the pathogen differentiation in the European part of the USSR and in the Estonian SSR. Problems of leaf rust differentiation are discussed.

The isogenic lines of the wheat variety Thatcher possess an advantage for pathogen differentiation over the standard set of differentiator varieties. It was ascertained that the Estonian population of *Puccinia recondita* represents a part of the European population of this pathogen, and therefore, in the breeding programmes for rust resistance in the Estonian SSR, it is recommended to avoid the use of these genes of resistance, as it is done in the districts situated south and south-west from the Estonian SSR. The genes of resistance Lr9, Lr19, Lr23 and Lr24 are effective in Estonia as well as in Europe.