

Хильма ПЕУША, Ирина ОДИНЦОВА,
Тамара ШНАЙДЕР

ВЛИЯНИЕ ТЕМПЕРАТУРЫ НА ЭКСПРЕССИВНОСТЬ ГЕНА *Lr23*, КОНТРОЛИРУЮЩЕГО УСТОЙЧИВОСТЬ НЕКОТОРЫХ СОРТОВ МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ К БУРОЙ РЖАВЧИНЕ

В работах по изучению иммунитета растений к болезням исследователями довольно часто отмечается влияние температуры на устойчивость растения-хозяина к патогену.

В зависимости от стабильности реакций в различных температурных условиях гены устойчивости растений к болезням можно разделить на температурочувствительные и -устойчивые. Например, очень чувствительны к температуре гены *Sr6* и *Sr15*, контролирующие устойчивость пшеницы к стеблевой ржавчине, а гены *Sr5*, *Sr8*, *Sr9b*, *Sr11* и *Sr13* гораздо менее чувствительны (Luig, Rajaram, 1972). Так, ген *Sr6*, контролирующий устойчивость растений к стеблевой ржавчине у пшеницы сорта 'Red Egyptian' и являющийся температурочувствительным (Loegering, Geis, 1957), при 20°С обуславливает стабильную реакцию («0»), а при повышении температуры до 24—25°С устойчивость к тем же расам гриба снижается до полной восприимчивости (тип реакции «4»). Исследованиями последних лет показано, что экспрессивность гена *Sr6* определяется сложным взаимодействием генотипа и условий выращивания — световых и температурных (Knott, 1981).

Для генов устойчивости к бурой ржавчине пшеницы также характерна зависимость экспрессивности от температуры. Л. Е. Броудер (Browder, 1980) указывает на то, что особенно чувствительными к температуре после инфицирования являются гены *Lr11*, *Lr12*, *Lr14a*, *Lr18*.

На стабильность проявления гена устойчивости в различных условиях среды оказывает влияние и генотипический фон. Н. Х. Луиг и С. Райарам (Luig, Rajaram, 1972) показали, что экспрессивность гена *Sr5* изменяется в зависимости от генотипа сорта, в который он введен. Так, ген *Sr5* в генотипе чувствительной к ржавчине линии W 2691 становился температурочувствительным, а в генотипах сортов 'Kanred' и 'Reliance' обуславливал реакцию типа «0» даже при температуре 30°.

Целью наших исследований было определение зависимости экспрессивности гена *Lr23*, контролирующего устойчивость мягкой пшеницы к бурой ржавчине, от температуры.

Материал и методика

Изучали высокоустойчивые к бурой ржавчине сорта и образцы мягкой пшеницы из коллекции ВИР — 'Rocta', 'Nainari 60', 'Crim', к-45420, к-51070, которые используются в отечественной селекции как доноры устойчивости к бурой ржавчине. Гибридологический анализ устойчивости к бурой ржавчине указанных сортов показал, что они защищены рецессивным геном *Lr23*. Образец к-45420 имеет малоэффективный

аллель гена *Lr23*, а образец к-51070, кроме гена *Lr23*, несет еще ген, временно обозначенный нами как *Lr_m* (Одинцова, Пеуша, 1982). Кроме того, эти образцы включены в географический опыт — посев в различных зонах СССР —, в котором сотрудниками Отдела иммунитета ВИР И. Г. Одинцовой и О. Г. Григорьевой изучалась устойчивость указанных сортов и образцов к болезням.

Испытуемые образцы в географическом опыте в условиях Эстонии характеризуются большей восприимчивостью, чем в других зонах. Лабораторные данные позволили сделать предположение о том, что либо вирулентность эстонских популяций бурой ржавчины выше, чем популяций из европейской части страны, либо существенное значение имеет температура во время выращивания растений.

Предположение об различающемся расовом составе популяций паразита из Эстонии и из европейской части СССР мало вероятно, так как, по нашим данным (Пеуша, Одинцова, 1981), популяции возбудителя бурой ржавчины в Эстонии не отличаются от популяций Европы. Авторы полагают, что популяции возбудителя *P. recondita* занимают один неразорванный ареал, в котором происходит интенсивный обмен мигрантами. В таком случае более вероятно предположение о зависимости гена *Lr23* от температурных условий во время выращивания растений. Для проверки этого предположения был поставлен следующий опыт. Были выделены два периода, способных различным образом влиять на экспрессивность генов устойчивости: первый — до заражения, и второй — от заражения до проявления болезни (период инкубации). Растения выращивали в течение недели (до фазы первого листа) при двух температурных режимах: 18—20° и 27°. Высокая температура (27°) достигалась в климатической камере «Shereg», а низкая (18—20°) — в световом зале с автоматической регулировкой температуры (Пушкинские лаборатории ВИР). Через неделю растения срезали, укладывали в кюветы на слой ваты, смоченный раствором бензимидазола (0,004%) и заражали авирулентными клонами паразита. В каждом варианте опыта половину растений оставляли для инокуляции гриба при одном режиме, а другую половину переносили в иной температурный режим.

Варианты были следующими:

- I — низкая температура до заражения и во время инкубации;
- II — низкая температура в период до заражения и высокая во время инкубации;
- III — высокая температура до заражения и в период инкубации;
- IV — высокая температура в период до заражения и низкая в период инкубации.

Результаты и обсуждение

Как видно из таблицы, для сортов, защищенных только геном *Lr23* — 'Rocta', 'Nainari 60', 'Crim' —, максимальное проявление устойчивости отмечено в III и IV вариантах опыта, т. е. при выращивании растений в условиях высокой температуры. Низкие температуры в период до заражения (I и II варианты опыта) снижают экспрессивность гена *Lr23*. Наибольшая зависимость проявления гена *Lr23* от температуры выращивания растений отмечена у сорта 'Rocta'. При выращивании растений в условиях высокой температуры (27°) авирулентная раса гриба вызывает реакцию типов «0» и «1», и типа «2—» — если растения выращивались при низкой температуре (18—20°). В опыте с образцом к-45420 отмечена обратная тенденция: снижение экспрессивности гена устойчивости в случае выращивания при высоких температурах; реакции типа «2+» при выращивании в условиях низких темпе-

ратур и «3—», «3» — в условиях высоких температур. Наименьшее различие или даже отсутствие различия по типам реакций при разных температурах характерно для сорта 'Crim' (к-46960), защищенного тем же геном устойчивости, что и сорт 'Rocta'. Вероятно, сорт 'Crim' обладает модификаторами, которые способствуют стабильности фенотипического проявления гена *Lr23*. Для образца к-51070, защищенного двумя генами устойчивости к бурой ржавчине — *Lr23* и *Lr_m*, не было отмечено зависимости восприимчивости к патогену от температуры. Стабильность проявления устойчивости в этом случае может зависеть как от гена *Lr_m*, так и от генотипической среды.

Таким образом, полученные нами данные подтверждают мнение Р. А. Мак Интоша и П. Л. Дика (McIntosh, Dyck, 1975), что ген *Lr23* является температурочувствительным. Для Австралии, где характерны высокие температуры в период выращивания пшеницы, он высокоэффективен. Этой же закономерностью можно объяснить и более высокую устойчивость сортов, защищенных геном *Lr23*, в южных зонах СССР по сравнению с их устойчивостью в Эстонии. В нашем опыте реакция сортов на заражение бурой ржавчиной зависела от температуры в период выращивания растений до заражения и не зависела от температуры в период инкубации.

Имеются данные, указывающие на то, что ген *Sr6*, контролирующей устойчивостью к стеблевой ржавчине, также температурочувствителен (Skipp, Samborski, 1974). Отмечается зависимость гена от температуры в период инкубации. Изменение температуры изменяло и типы реакций у сортов с геном *Sr6* только после 1—2 дневной экспозиции при новой температуре.

Влияние температуры на экспрессивность генов устойчивости пшеницы к бурой ржавчине

Вариант	Температура до и после заражения	Типы реакций у сортов и образцов				
		'Rocta'	'Nainari 60'	'Crim'	к-45420	к-51070
I	18—20°/18—20°	2—	2—	1	2+	1
II	18—20°/27°	2—	1	1	2+	0;
III	27°/27°	0; 1	0;	1	3—	0;
IV	27°/18—20°	0;	0;	0;	3	1+

Данные таблицы показывают, что для проявления гена *Lr23* у сорта 'Rocta' и аллеля гена *Lr23* у образца к-45420 имеет важное значение температура в период выращивания растений до заражения. Изменения физиологического состояния тканей, вызываемые температурами 18—20° и приводящие к снижению экспрессивности гена *Lr23*, как и в случае с геном *Sr6*, не происходят мгновенно, а требуют некоторого времени. Наши опыты не позволили определить длительность экспозиции, необходимой для изменения реакции, контролируемой геном *Lr23*, однако полученные данные представляют интерес в связи с определением возможных географических границ использования гена *Lr23* в селекции, а также для изучения механизмов реакции сверхчувствительности.

Выводы

1. Экспрессивность гена *Lr23* у изученных сортов мягкой пшеницы зависит от температуры во время выращивания растений.
2. Для сортов 'Rocta', 'Crim', 'Nainari 60' характерно повышение экспрессивности гена *Lr23* в условиях высоких температур.

3. Стабильность проявления устойчивости образца к-51070 в различных температурных режимах может обеспечиваться геном *Lr_m* или генотипом самого образца.
4. Для образца к-45420, имеющего малозффективный аллель гена *Lr23*, отмечена обратная зависимость экспрессивности от температуры. Высокие температуры в период выращивания понижают экспрессивность аллеля, а низкие — повышают.

ЛИТЕРАТУРА

- Одинцова И. Г., Пеуша Х. О. Наследование устойчивости к бурой ржавчине пшеницы. — Тр. по прикл. бот. генет. селекции, ВИР, 1982, 73, 41—47.
- Пеуша Х. О., Одинцова И. Г. Генетическая дифференциация эстонских популяций бурой ржавчины. — Изв. АН ЭССР. Биол., 1981, 30, 44—50.
- Browder, L. E. A compendium of information about named genes for low reaction to *Puccinia recondita* in wheat. — Crop Sci., 1980, 20, 775—779.
- Loegering, W. Q., Geis, J. R. Independence in the action of three genes conditioning stem rust resistance in Red Egyptian wheat. — Phytopathology, 1957, 47, 740—741.
- Luig, N. H., Rajaram, S. The effect of temperature and genetic background on host gene expression and interaction to *Puccinia graminis tritici*. — Phytopathology, 1972, 62, 1171—1174.
- McIntosh, R. A., Dyck, P. L. Cytogenetical studies in wheat. VII. Gene *Lr23* for reaction to *Puccinia recondita* in Gabo and related cultivars. — Austr. J. Biol. Sci., 1975, 28, 201—211.
- Skippr, R. A., Samborski, D. J. The effect of the *Sr6* gene for host resistance on histological events during the development of stem rust in near-isogenic wheat lines. — Canad. J. Bot., 1974, 52, 1107—1115.
- Knott, D. R. The effects of genotype and temperature on the resistance to *Puccinia graminis tritici* controlled by the gene *Sr6* in *Triticum aestivum*. — Can. J. Genet. Cytol., 1981, 23, 183—190.

Институт экспериментальной биологии
Академии наук Эстонской ССР

Поступила в редакцию
7/XII 1981

Hilma PEUSA, Irina ODINTSOVA, Tamara SNAIDER

TEMPERATUURI MÕJU MÕNINGATE PEHME NISU SORTIDE PRUUNROOSTEKINDLUST KONTROLLIVA RESISTENTSUSGEENI *Lr23* EKSPRESSIIVSUSELE

Pehme nisu sortide ja vormide pruunroosteresistentsuse geneetilise olemuse uurimise eesmärgil nakatati neid kontrollitavates tingimustes kahel temperatuurirežiimil patogeeni avirulentsete kloonidega. Nagu näitas nende retsessiivse geeni *Lr23*-ga kaitstud sortide ja vormide haiguskindluse hindamine, sõltub nimetatud resistentsusgeeni ekspressiivsus taimede kasvuagest temperatuurist. Kõrgematel temperatuuridel sortide 'Rocta', 'Crim' ja 'Nainari 60' geeni ekspressiivsus suureneb, kuna nisuvormi k-45420 kaitsva *Lr23* väheefektiivse alleeli ekspressiivsus väheneb.

THE EFFECT OF TEMPERATURES ON THE EXPRESSIVITY OF LEAF RUST RESISTANCE GENE *Lr23* IN SOME COMMON WHEAT VARIETIES

The investigations were carried out with the aim to evaluate the temperature dependence of host/pathogen reaction in the varieties of common wheat with resistance to leaf rust controlled by previously identified gene *Lr23*. Seedlings of wheat varieties were exposed during two weeks to two temperature regimes: +18—20 °C (low temperatures) and +27 °C (high temperature) before and after inoculation with avirulent clones of the pathogen. Results indicate that the resistance in the varieties under study depends on temperatures during the growth period. In the seedlings of the varieties 'Rocta', 'Crim' and 'Nainari 60', which were growing under the high temperature regime, an increase of gene expressivity was observed. In the selection number k-45420 with the low effective allele of gene *Lr23*, the high temperature regime during the growth period, on the contrary, resulted in the decrease of the allele expressivity.