

**ПОДРАЗДЕЛЕНИЕ *Lr*-ГЕНОВ УСТОЙЧИВОСТИ ПШЕНИЦЫ
Triticum aestivum L. К ЛИСТОВОЙ РЖАВЧИНЕ (*Puccinia triticina* Eriks.) НА
ЮВЕНИЛЬНЫЕ И ВОЗРАСТНЫЕ: РЕАЛЬНОСТЬ ИЛИ УСЛОВНОСТЬ**

Л.Г. ТЫРЫШКИН, В.Г. ЗАХАРОВ, В.В. СЮКОВ

Согласно современным представлениям, гены устойчивости мягкой пшеницы к листовой ржавчине подразделяются на гены ювенильной и возрастной резистентности. У изогенных линий сорта Тэтчер и сортов пшеницы с различными *Lr*-генами изучали вирулентность монопустульных изолятов возбудителя болезни в отношении ювенильных и взрослых растений. Показано, что гены *Lr12*, *Lr13*, *Lr34*, *Lr35*, *Lr46*, *Lr48* и *Lr49*, относимые к генам возрастной устойчивости, обуславливают резистентность к некоторым изолятам возбудителя и у ювенильных растений. Гены *Lr1*, *Lr10*, *Lr14a*, *Lr15*, *Lr20*, *Lr23*, *Lr26*, *Lr34*, *Lr36*, *Lr37*, в ряде работ классифицируемые как гены ювенильной резистентности, против некоторых изолятов патогена проявляют себя как гены возрастной устойчивости, причем начало их экспрессии в разных по яркости листьях зависит от изолята патогена.

Ключевые слова: пшеница, листовая ржавчина, ювенильная устойчивость, возрастная устойчивость.

Keywords: wheat, leaf rust, juvenile resistance, adult resistance, genes for resistance.

В соответствии с современными представлениями, *Lr*-гены — олигогены устойчивости пшеницы (*Triticum aestivum* L.) к бурой (или листовой) ржавчине, возбудителем которой служит *Puccinia triticina* Erikss. [syn.: *P. recondita* Roberge: Desm. f. sp. *tritici* (Erikss.) C.O. Johnston], подразделяются на гены ювенильной (juvenile, seedling resistance) и гены возрастной (adult resistance, adult plant resistance) устойчивости. Первые экспрессируются в растениях, начиная с фазы 1-го листа, и обуславливают резистентность к отдельным (либо всем) клонам патогена на всех стадиях онтогенеза, вторые не экспрессируются у растений в стадии одного листа, но определяют резистентность к отдельным (либо всем) генотипам гриба у растений на более поздних стадиях развития (появление флагового и предфлагового листьев и т.д.) (1). Согласно каталогам Р.А. McIntosh с соавт. (2-6), из 67 известных *Lr*-генов 59 контролируют ювенильную, 8 (*Lr12*, *Lr13*, *Lr22a*, *Lr22b*, *Lr35*, *Lr46*, *Lr48*, *Lr49*) — возрастную резистентность. Кроме того, к генам возрастной устойчивости пшеницы к листовой ржавчине относят *Lr34*, *Lr27+31*, *Lr37* (1), а также *Lr10* (7).

В литературе имеются крайне скудные сведения о том, что гены возрастной устойчивости могут также экспрессироваться у ювенильных растений и, наоборот, гены ювенильной устойчивости способны контролировать резистентность к некоторым изолятам *P. triticina* только на поздних стадиях онтогенеза растения. Так, сообщалось, что *Lr13*, традиционно описываемый как ген устойчивости взрослых растений, обуславливал устойчивость к отдельным изолятам патогена и у проростков пшеницы, особенно при повышенных температурах (2). При изучении вирулентности изолятов патогена из популяции *P. triticina*, собранной в Северо-Кавказском регионе, показаны различия в частоте проявления вирулентности в отношении проростков и флаговых листьев у линий с разными *Lr*-генами (8) (поскольку при этом отрезки листьев помещали в бензимидазол, который вызывает индукцию устойчивости, результаты исследования могут рассматриваться только как сугубо предварительные). Ювенильные гены устойчивости *Lr14b*, *Lr23*, *Lr26* и *Lr29* не обеспечивали резистентность к расе 77 у проростков изогенных линий, но контролировали устойчивость к

патогену на более поздних стадиях роста (9).

Цель настоящей работы — проверить гипотезу об условности подразделения *Lr*-генов устойчивости пшеницы к листовой ржавчине на гены ювенильной и возрастной резистентности.

Методика. Монопустульные изоляты *Puccinia triticina* выделяли из популяций патогена, собранных в Среднем Поволжье (Самарская и Ульяновская области), и поддерживали на отрезках листьев сорта пшеницы Ленинградка. Семена почти изогенных линий пшеницы сорта Thatcher с генами устойчивости к листовой ржавчине *Lr1*, *Lr10*, *Lr12*, *Lr13*, *Lr14a*, *Lr15*, *Lr17*, *Lr20*, *Lr23*, *Lr26*, *Lr32*, *Lr34*, *Lr35*, *Lr36*, *Lr37*, а также образцов с генами *Lr27+31*, *Lr46*, *Lr48* и *Lr49* высевали в кюветы на вату, смоченную водой. После прорастания семян кюветы содержали при постоянном освещении (светоустановка, 2500 лк, 20–22 °С). Семена линий с генами устойчивости *Lr1*, *Lr10*, *Lr14a*, *Lr15*, *Lr20*, *Lr23*, *Lr26*, *Lr34*, *Lr35*, *Lr36* и *Lr37* высевали в почву в ящики и выращивали до колошения в климатической камере (постоянное освещение 2500 лк, 22 °С).

Оценку возможной экспрессии генов устойчивости взрослых растений в ювенильной стадии роста и экспрессии генов проростковой устойчивости у растений, находящихся на поздних этапах онтогенеза, проводили в двух независимых экспериментах. В одном эксперименте отрезки первых листьев длиной 0,8–1,0 см, взятых с проростков почти изогенных линий сорта Thatcher с генами *Lr10*, *Lr12*, *Lr13*, *Lr34*, *Lr35*, а также образцов с генами *Lr27+31*, *Lr46*, *Lr48* и *Lr49*, раскладывали в кюветы на вату, смоченную водным раствором бензимидазола (концентрация 100 мг/л) и заражали 200 монопустульными изолятами гриба (10). Кюветы закрывали стеклом и на 12 ч помещали в темноту, а затем в светоустановку (21 °С, постоянное освещение 2500 лк). Тип реакции на заражение учитывали на 7-е сут после инокуляции по шкале Е.В. Mains и Н.С. Jackson (11): 0 — отсутствие симптомов поражения; 0 — некрозы без пустул; 1 — очень мелкие пустулы с некротизацией окружающей их ткани; 2 — пустулы среднего размера с некрозом или хлорозом; 3 — пустулы среднего и крупного размера без некроза. Клонами, для которых отмеченный у изучаемых образцов пшеницы тип реакции на заражение соответствовал значению 0 по шкале Е.В. Mains и Н.С. Jackson (высокая степень резистентности образца, авирулентность патогена), инокулировали интактные растения этих образцов и учитывали тип реакции на заражение по вышеприведенной шкале на 12-е сут после инокуляции. В другом эксперименте отрезки листьев проростков линий с генами устойчивости *Lr1*, *Lr10*, *Lr14a*, *Lr15*, *Lr20*, *Lr23*, *Lr26*, *Lr34*, *Lr36*, *Lr37* помещали в кювету на вату, смоченную водой, и заражали монопустульными изолятами *P. triticina*. Десятью клонами, вирулентными в этих условиях по отношению к конкретной линии (тип реакции 3) заражали помещенные на воду отрезки флаговых листьев, а также 2-го (предфлаг-1), 3-го (предфлаг-2) и 4-го (предфлаг-3) листьев сверху по ярусу растения. Учет типа реакции на заражение проводили на 7-е сут после инокуляции по шкале Е.В. Mains и Н.С. Jackson (11).

Результаты. Доля монопустульных изолятов возбудителя листовой ржавчины, авирулентных в отношении растений с генами устойчивости *Lr10*, *Lr12*, *Lr13*, *Lr34*, *Lr35*, *Lr27+31*, *Lr46*, *Lr48* и *Lr49* при заражении отрезков листьев в бензимидазоле, составила соответственно 0,23; 0,18; 0,13; 0,13; 0,34; 0,40; 0,20; 0,19 и 0,19. Поскольку, как уже отмечалось, названный химикат в используемой нами концентрации вызывает генотип-зависимую индукцию устойчивости пшеницы к листовой ржавчине (10), изоляты, отнесенные к категории авирулентных для растений с соответ-

ствующим геном, использовали для заражения интактных ювенильных растений. Авирулентными в вариантах с генами резистентности *Lr10*, *Lr12*, *Lr13*, *Lr34*, *Lr35*, *Lr27+31*, *Lr46*, *Lr48* и *Lr49* были соответственно 16; 6; 6; 10; 51; 36; 18; 16 и 10 монопустульных изолятов возбудителя. При этом на линиях и образцах с генами *Lr10*, *Lr12*, *Lr27+31*, *Lr34*, *Lr35*, *Lr46*, *Lr48*, *Lr49* тип реакции на заражение по шкале соответствовал показателю 0 и только на линии с *Lr13* — показателю 2. Таким образом, эти гены, рассматриваемые в ряде работ как гены возрастной устойчивости, определяют и ювенильную резистентность к некоторым генотипам возбудителя листовой ржавчины.

При инокуляции листьев взрослых растений монопустульными изолятами *P. tritricina*, вирулентными для проростков у линий с генами резистентности *Lr1*, *Lr10*, *Lr14a*, *Lr15*, *Lr20*, *Lr23*, *Lr26*, *Lr34*, *Lr36*, *Lr37*, во всех случаях наблюдали реакцию устойчивости к некоторым изолятам гриба (табл.). Иными словами, гены, классифицируемые в научной литературе как определяющие ювенильную устойчивость, в отношении некоторых изолятов *P. tritricina* также контролируют типичную возрастную резистентность. Впервые было показано, что начало экспрессии генов устойчивости взрослых растений в разных по ярусности листьях зависит от изолята патогена. Так, у линии с *Lr10* резистентность к разным клонам *P. tritricina* проявлялась, начиная с 3-го и 2-го листа сверху по ярусу, либо экспрессировалась только у флагового листа (см. табл.). Устойчивость к большинству изученных клонов у линии с геном *Lr23* проявляется у 3-го листа сверху по ярусу, но в варианте с одним из изолятов устойчивым оказался только флаговый лист.

Типы реакции на заражение листьев монопустульными изолятами *Puccinia tritricina* у почти изогенных линий пшеницы сорта Thatcher с *Lr*-генами устойчивости к листовой ржавчине

Число клонов	1-й лист	Лист сверху по ярусу растения			
		4-й (предфлаг-3)	3-й (предфлаг-2)	2-й (предфлаг-1)	флаговый
Ген <i>Lr1</i>					
2	3	3	0	0	0
8	3	3	3	3	3
Ген <i>Lr10</i>					
1	3	3	0	0	0
1	3	3	3	0	0
2	3	3	3	3	0
6	3	3	3	3	3
Ген <i>Lr14a</i>					
8	3	3	3	3	0
2	3	3	3	3	3
Ген <i>Lr15</i>					
1	3	3	0	0	0
8	3	3	3	3	0
1	3	3	3	3	3
Ген <i>Lr20</i>					
1	3	3	3	3	0
9	3	3	3	3	3
Ген <i>Lr23</i>					
8	3	3	0	0	0
1	3	3	3	3	0
1	3	3	3	3	3
Ген <i>Lr26</i>					
8	3	3	3	0	0
2	3	3	3	3	3
Ген <i>Lr34</i>					
7	3	3	3	0	0
2	3	3	3	3	0
1	3	3	3	3	3
Ген <i>Lr36</i>					
5	3	3	3	3	0
5	3	3	3	3	3
Ген <i>Lr37</i>					
6	3	3	3	0	0
4	3	3	3	3	0

Итак, полученные данные с очевидностью указывают на условность подразделения *Lr*-генов пшеницы на разные группы — ювенильной и возрастной устойчивости к листовой ржавчине, поскольку один и тот же ген по эффекту можно отнести к той или другой группе в зависимости от генотипа возбудителя. С практической точки зрения полученные результаты означают, что, основываясь на оценке вирулентности на стадии проростков, невозможно предсказать полевую устойчивость к листовой ржавчине у образцов пшеницы с генами, которые в научной литературе классифицируются как ювенильные, поскольку эта вирулентность и частота поражения листьев у взрослых растений могут кардинально не совпадать.

ЛИТЕРАТУРА

1. Kolmer J.A. Genetics of resistance to wheat leaf rust. *Annu. Rev. Phytopathol.*, 1996, 34: 435-455.
2. McIntosh R.A., Yamazaki Y., Devos K.M., Dubcovsky J., Rogers W.J., Appels R. Catalogue of gene symbols for wheat. MACGENE2003 (CD Version). User Manual.
3. McIntosh R.A., Devos K.M., Dubcovsky J., Rogers W.J., Morris C.F., Appels R., Somers D.J., Anderson O.A. Catalogue of gene symbols for wheat: 2007 Supplement. <http://wheat.pw.usda.gov/ggpages/wgc/2007upd.html>.
4. McIntosh R.A., Yamazaki Y., Dubcovsky J., Rogers W.J., Morris C.F., Somers D.J., Appels R., Devos K.M. Catalogue of gene symbols for wheat 2008. <http://wheat.pw.usda.gov/GG2/Triticum/wgc/2008/>.
5. McIntosh R.A., Dubcovsky J., Rogers W.J., Morris C.F., Appels R., Xia X.C. Catalogue of gene symbols for wheat: 2009 Supplement. <http://www.shigen.nig.ac.jp/wheat/komugi/genes/macgene/supplement2009.pdf>.
6. McIntosh R.A., Dubcovsky J., Rogers W.J., Morris C.F., Appels R., Xia X.C. Catalogue of gene symbols for wheat: 2011 Supplement. <http://www.shigen.nig.ac.jp/wheat/komugi/genes/macgene/supplement2011.pdf>.
7. Курбанова П.М. Генетическое разнообразие яровой мягкой пшеницы по эффективной возрастной устойчивости к листовой ржавчине. Автореф. канд. дис. СПб, 2011.
8. Тырышкин Л.Г. Генетика доноров устойчивости пшеницы к листовой ржавчине и усовершенствование методов дифференциации популяции возбудителя. Автореф. канд. дис. Л., 1988.
9. Saini R.G., Gupta A.K., Nand D.A. Expression of some leaf rust resistance genes at different growth stages in wheat against race 77-A. *Current Sci.*, 1986, 85(16): 802-804.
10. Тырышкин Л.Г., Курбанова П.М. Индукция экспрессии генов устойчивости взрослых растений к листовой ржавчине у проростков пшеницы. *Микология и фитопатология*, 2009, 43(1): 75-80.
11. Mains E.B., Jackson H.S. Physiological specialization in leaf rust of wheat, *Puccinia triticina* Erikss. *Phytopathology*, 1926, 16: 89-120.

ГНУ Всероссийский НИИ растениеводства
им. Н.И. Вавилова Россельхозакадемии,
190000 г. Санкт-Петербург, ул. Большая Морская, 44,
e-mail: tyryshkinlev@rambler.ru

Поступила в редакцию
9 апреля 2012 года

JUVENILE AND AGE-SPECIFIC *Lr*-GENES OF RESISTANCE TO *Puccinia triticina* Eriks. IN *Triticum aestivum* L.: REALITY OR CONDITIONALITY

L.G. Tyryshkin, V.G. Zakharov, V.V. Syukov

S u m m a r y

In accordance with current conception the genes of resistance of soft wheat to leaf rust divided into genes of juvenile and age resistance. The authors studied the virulence of monopustular isolates of disease agent to juvenile and adult plants of isogenic lines of the Thatcher variety and wheat varieties with different *Lr* genes of resistance. It was shown, that *Lr12*, *Lr13*, *Lr34*, *Lr35*, *Lr46*, *Lr48* and *Lr49* genes, relating to genes of age resistance, determine the resistance to some agent's isolates also in juvenile plants. The *Lr1*, *Lr10*, *Lr14a*, *Lr15*, *Lr20*, *Lr23*, *Lr26*, *Lr34*, *Lr36*, *Lr37* genes, which in set articles were related to genes of juvenile resistance, against individual pathogen isolates manifest properties of juvenile resistance genes, and the beginning of their expression in different leaf level depends on pathogen isolate.