

УДК 633.17:631.524.86

<https://doi.org/10.32634/0869-8155-2020-343-11-97-100>

Оригинальное исследование/Original research

Вилунов С.Д.

Федеральное Государственное бюджетное
научное учреждение "Федеральный научный
центр зернобобовых и крупяных культур"
E-mail: vniizbk@mail.ru

Ключевые слова: просо, гены, сортовые
особенности, головня, устойчивость,
агрессивность, болезнь, линейная
аппроксимация, вероятностная функция
распределения

Для цитирования: Вилунов С.Д.

Исследование вклада горизонтальной
устойчивости в вероятностной модели
системы взаимодействий «хозяин-патоген»
на основе восприимчивых к головне сортов
проса. Аграрная наука. 2020; 343 (11):
97–100.

<https://doi.org/10.32634/0869-8155-2020-343-11-97-100>**Конфликт интересов отсутствует****Sergey D. Vilyunov**

FSBSI «Federal Scientific Center of Legumes and
Grain Crops»
E-mail: vniizbk@mail.ru

Key words: millet, genes, varietal charac-
teristics, smut, resistance, aggressiveness,
disease, linear approximation, probabilistic
distribution function.

For citation: Vilyunov S.D. Study of the
contribution of horizontal stability in the
probability model of the "host-pathogen"
interaction system on the basis of millet
varieties susceptible to smut. Agrarian
Science. 2020; 343 (11): 97–100. (In Russ.)

<https://doi.org/10.32634/0869-8155-2020-343-11-97-100>**There is no conflict of interests**

Исследование вклада горизонтальной устойчивости в вероятностной модели системы взаимодействий «ХОЗЯИН-ПАТОГЕН» на основе восприимчивых к головне сортов проса

РЕЗЮМЕ

Цифровой контроль селекционного процесса, создание математических моделей живых объектов и управление жизненным циклом растения является актуальной проблемой нового времени. Создание технологий, обеспечивающих реализацию концепции передового цифрового «умного» сельского хозяйства, невозможно без базовых математических моделей «массовых взаимодействий» природных живых объектов. В первую очередь это затрагивает распространение отдельных заболеваний в популяциях. В растительном мире таким удобным модельным объектом является хорошо изученная система «хозяин-патоген» на примере взаимодействия проса посевного и его заболевания головня. В настоящее время изученность закономерностей развития этой болезни у растения проса имеет качественный характер (вирулентность), а количественные характеристики (агрессивность) носят приблизительный характер. Точно описать развитие болезни позволяет только математическое моделирование этого процесса. В данной работе рассматривается вероятностная модель и отдельные аспекты математического моделирования на примере выявления законов горизонтальной устойчивости к поражению головней восприимчивых генотипов проса.

Study of the contribution of horizontal stability in the probability model of the “host- pathogen” interaction system on the basis of millet varieties susceptible to smut

ABSTRACT

Digital control of breeding process, creation of mathematical models of living objects and management of plant life cycle is an urgent problem of modern times. Creation of technologies that ensure implementation of the concept of advanced digital "smart" agriculture is impossible without basic mathematical models of "mass interactions" of natural living objects. This primarily affects the spread of certain diseases in populations. In the plant world, such a convenient model object is the well-studied "host-pathogen" system by the example of the interaction of millet and its smut disease. At present, the knowledge of the patterns of development of this disease in the millet plant is of a qualitative nature (virulence), and the quantitative characteristics (aggressiveness) are approximate. Only mathematical modeling of this process can accurately describe the development of the disease. This paper examines a probabilistic model and certain aspects of mathematical modeling using the example of identifying the laws of horizontal resistance to smut in susceptible millet genotypes.

Поступила: 9 ноября
После доработки: 18 ноября
Принята к публикации: 10 сентября

Received: 9 November
Revised: 18 November
Accepted: 10 september

Введение

Возбудитель болезни — базидиальный гриб *Sphacelotheca panici miliaceae* (Pers.) Bub. семейства *Ustilaginaceae* порядка *Ustilaginales*. Телиоспоры его шаровидные или слегка угловатые, около 7 мкм в диаметре, с темно-коричневой гладкой с двойным контуром оболочкой. Телиоспоры распыляются во время уборки и обмолота зерна, попадая в почву и на семена [1].

Еще в опытах Н. И. Вавилова (1919) по искусственному заражению проса [2] показано, что все сорта поражаются головней. Сейчас хорошо изучены присутствующие генетические факторы системы «просо посевное — головня». Каждая из впервые идентифицированных рас возбудителя головни проса обладает индивидуальным сочетанием вирулентности/авирулентности по отношению к сортам проса, несущим конкретные Sp-факторы резистентности. [3]. Многими авторами отмечается, что болезнь пыльная головня наиболее сильно поражает посевы во влажные годы [4, 5], что кардинальные температуры для прорастания проса и телиоспор гриба в основном совпадают. Минимальная температура, необходимая для прорастания спор головни несколько ниже, чем для семян проса, но растение способно переносить более высокую температуру, чем возбудитель болезни [6, 7, 8].

Математический подход к описанию болезнетворности головни был предпринят М. Койшибаевым в 1998 году [6]. Им была предложена, на основе многолетних эмпирических данных, регрессионная модель, выражающаяся уравнением линейной зависимости:

$$Y = 1,38 + 0,0014X \pm 5,5,$$

где Y — поражение растений в процентах, а X — степень заспоренности семян в тыс. шт.

Многие фитопатологи отмечают, что степень проявления агрессивности зависит от многих причин, в первую очередь — от количества заразного начала, а также от почвенно-климатических условий и от количественного порога инфекции. Эти характеристики определяют скорости развития растения и патогенна, т. е. период восприимчивости к заражению и способность заразить, индивидуальные особенности патогенного гриба, определяющие количество проросших спор на одно семя (от сотни до тысячи), способных образовать мицелий, поражающий растение [1]. В то же время известный фитопатолог Ван дер Планк (1972) [9] использовал для характеристики развития эпифитотии математический анализ и предложил для количественного описания этого процесса уравнение, базирующееся на вероятност-

ных законах Пуассона, где в формуле используется основание натурального логарифма:

$$X_t = X_0 e^{rt},$$

где X — уровень болезни в момент учета (t), определяется путем подсчета числа больных растений в поле при общих болезнях, числа пятен или степени развития болезни на растениях — при местных болезнях; X_0 — исходный уровень болезни; e — основание натуральных логарифмов; r — скорость нарастания болезни; t — время.

Получается, что на восприимчивом сорте развитие болезни во многом зависит от инфекционной нагрузки и условий погоды в период прорастания семян [6, 7, 8, 10, 11].

Целью нашего исследования было выявить закономерности и сформировать математическую модель взаимодействия патогена и растения в системе «просо посевное — головня». Нами была предложена вероятностная модель уровня поражения растений, связанная с биотическими и абиотическими факторами [12].

Условия, материалы и методы исследований.

Опытные делянки располагались на инфекционном фоне селекционного севооборота ФГБНУ ФНЦ ЗБК. Площадь каждой делянки (ширина 1,65 м, длина 2 м, 4 ряда, ширина междурядий 0,45 м) составляла 3,3 м². Почва темно-серая лесная, среднесуглинистая, среднеокультуренная, микрорельеф участка выровненный. По основным физико-химическим показателям данная почва является типичной для природно-экономической зоны. Пахотный и метровый слой почвы характеризуется высокой удерживающей способностью (118–345 мм). Возможные запасы доступной растениям влаги в слое почвы 0–35 см соответствуют 88 мм, а в метровом слое 262 мм. Максимальная гигроскопическая влажность — 6,8–7,5% от массы почвы, влажность устойчивого увядания составляет 9,6–13,3%. Высев осуществлялся в середине мая кассетной сеялкой по 200 семян в рядок исходя из нормы 2,7 млн растений на 1 га со всхожестью 90%. Посев и уход за посевами проводился в соответствии с агротехникой возделывания проса посевного.

Заражение проса головней путем заспорения семян спорами головни проводили исходя из известного способа «купания» их в спорах головни. Для этого имеющиеся равные навески телиоспор расы 1 и расы 6А последовательно добавляли в образцы семян двух сортов проса, перемешивали и соответственно отбирали семена по вариантам. Четыре образца (по двум устойчивым сортам и двум расам головни) были заранее сформированы (отсчитанные семена по 200 семян на

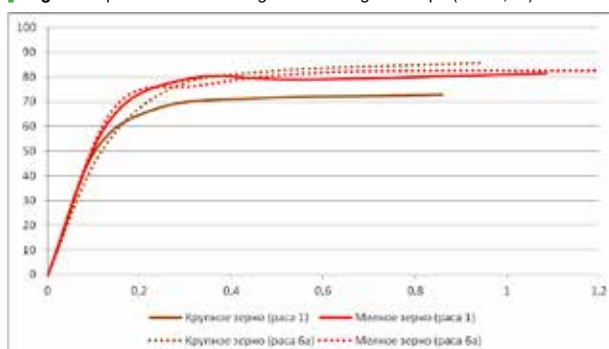
Таблица 1. Влияния уровня инфекционной споровой нагрузки (*Sporisorium destruens*) на степень развития заболевания растений проса (*Panicum miliaceum*), 2018 г.

Table 1. Influences of the level of infectious spore load (*Sporisorium destruens*) on the degree of development of millet plant disease (*Panicum miliaceum*), 2018 year

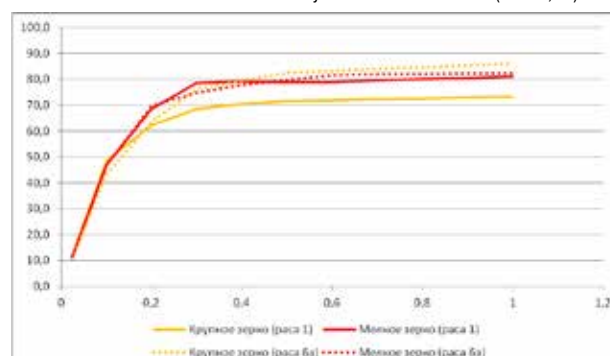
Наименование	Вариант 1	Вариант 2	Вариант 3	Вариант 4
Раса 1				
Заспорение (%)	0,10	0,24	0,45	0,86
Крупное зерно (%)	50	67	71	73
Заспорение (%)	0,13	0,30	0,56	1,09
Мелкое зерно (%)	61	79	79	81
Раса 6а				
Заспорение (%)	0,11	0,27	0,49	0,95
Крупное зерно (%)	49	75	82	86
Заспорение (%)	0,144	0,336	0,624	1,20
Мелкое зерно (%)	67	77	82	83

Рис. 1. Зависимость степени поражения посевов (ось Y, %) неустойчивых сортов проса от уровня заспорения различными расами головни (ось X, %)

Fig. 1. Dependence of the degree of damage to crops (Y-axis, %) of unstable millet varieties on the level of infestation by various races of smut (X-axis, %)



а) фактические данные



б) аппроксимированные данные

повторность, в 3 повторениях на 4 варианта). В результате фактическое заспорение составило:

- крупные кремевые семена ($M_{1000} = 9,587$ г) расой 1 — 0,103, 0,241, 0,447, 0,860%, расой 6A — 0,117, 0,272, 0,505 и 0,971%, соответственно;

- мелкие красные семена ($M_{1000} = 7,629$ г) расой 1 — 0,130, 0,303, 0,862, 1,081%, расой 6A — 0,146, 0,342, 0,635 и 1,220%, соответственно.

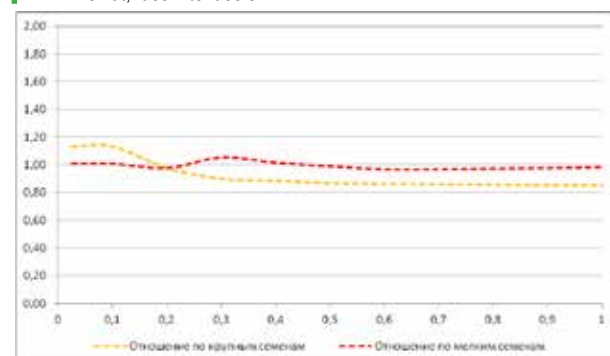
Подсчет общего количества здоровых и пораженных растений проводился по рядам в конце июля — начале августа при полном формировании метелок и сорусов. Для построения наглядной зависимости полученные результаты подвергались линейной аппроксимации по соседним фактическим показателям.

Анализ и обсуждение результатов

Инфекционные гифы головни проникают в ткани проростков как восприимчивых, так и устойчивых к ней сортов. Однако в тканях устойчивых сортов дальнейшее развитие головни подавляется, и проявляется сформулированная Ван дер Планком вертикальная генетическая устойчивость (гены *Sp*). В неустойчивых сортах отмечается различие в реакции на устойчивость к патогену особенно при различающихся почвенно-климатических условиях. Отмечалось на инфекционных фонах стабильное сохранение здоровых растений среди неустойчивых образцов и в случае максимального заспорения (более 2%). Проявление горизонтальной устойчивости объясняется как реальной устойчивостью растений, так и влиянием почвенно-климатических условий на особенность телиоспор возбудителей головни прорастать в почве неодновременно. Такое затягивание прорастания телиоспор позволяет в определенном режиме температуры и влажности обеспечить продолжительность первой стадии органогенеза головни и тем

Рис. 2. Соотношения уровня поражения разных сортов проса головней расой 1 к расе 6A

Fig. 2. Correlation of the level of infestation of different varieties of millet by smut, race 1 to race 6A



самым продлить процесс взаимодействия спор патогена с проростками проса [13].

Крайне важно было вычлнить эффект горизонтальной устойчивости, вызванной сортовыми особенностями различных неустойчивых сортов проса к разным расам головни и почвенно-климатическими факторами из вероятностной модели взаимодействия системы «просо посевное — головня».

Полученные данные (табл. 1, рис. 1а) подтвердили нелинейную зависимость между степенью поражения растений и уровнем изначального заспорения.

Для вычлнения эффекта горизонтальной устойчивости из общей вероятностной модели взаимодействия системы «просо посевное — головня» была выдвинута гипотеза «о независимом пропорциональном вкладе горизонтальной устойчивости в общее поражение растений при различных уровнях заспорения одной расой головни на одинаковый семенной материал, в одинаковых

Таблица 2. Влияния уровня инфекционной споровой нагрузки (*Sporisorium destruens*) на степень развития заболевания растений проса (*Panicum miliaceum*), линейная аппроксимация по соседним фактическим показателям, 2018 г

Table 2. Influences of the level of infectious spore load (*Sporisorium destruens*) on the degree of development of millet plant disease (*Panicum miliaceum*), linear approximation by adjacent actual data, 2018

Наименование	Споровая нагрузка, %										
	0,025	0,1	0,2	0,3	0,4	0,5	0,6	0,7	0,8	0,9	1,0
Крупное зерно (раса 1), %	12,2	48,7	62,3	68,5	70,4	71,5	71,9	72,2	72,6	72,9	73,3
Мелкое зерно (раса 1), %	11,8	47,1	68,5	78,7	79,0	78,9	79,0	79,5	80,0	80,5	81,0
Крупное зерно (раса 6A), %	10,7	43,0	63,8	76,2	79,4	82,4	83,1	83,8	84,6	85,3	86,0
Мелкое зерно (раса 6A), %	11,7	46,7	70,0	74,9	77,8	79,6	81,5	82,0	82,1	82,2	82,3
Соотношение по крупным семенам	1,13	1,13	0,98	0,90	0,89	0,87	0,86	0,86	0,86	0,86	0,85
Соотношение по мелким семенам	1,01	1,01	0,98	1,05	1,02	0,99	0,97	0,97	0,97	0,98	0,98

почвенно-климатических условиях». Это соответствовало бы одинаковой величине (константе) отношения степени поражения различных сортов при одинаковой споровой нагрузке. Но так как изначально фактические споровые нагрузки не совпадали, была проведена линейная аппроксимация по соседним фактическим показателям из полученных данных (табл. 2, рис. 1б).

Соотношения уровня поражения сортов (головня расы 1 к расе 6А) по отдельному сорту проса (табл. 2, рис. 2) фактически стабильно соответствовало 0,93 (дисперсия 0,012), по сорту с крупными семенами и 0,99 (дисперсия 0,001), по сорту с более мелкими семенами, что подтвердило гипотезу «о независимом пропорциональном вкладе горизонтальной устойчивости в общее поражение растений при различных уровнях заспорения одной расой головни на одинаковый семенной материал в одинаковых почвенно-климатических условиях».

Выводы

1. Подтверждено, что степень поражения посева от уровня вирулентного начала носит нелинейный характер.
2. Линейная аппроксимация по соседним фактическим показателям результата заспорения семян проса телиоспорами головни, из опыта с последовательным отбором вариантов из общего образца, после внесения навесок головневого материала, дает адекватную картину в любой точке эмпирической модели.
3. При заспорении головней более 0,4% к массе семян проса наблюдается стабилизация уровня поражения растений.
4. Основываясь на полученные результаты, получаем математическую модель системы взаимодействий «хозяин-патоген» на основе неустойчивых к головне сортов проса:

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Каратыгин И.В. Головневые грибы. Л.: Наука, 1981. – 216 с.
2. Вавилов Н.И. Иммуитет растений к инфекционным заболеваниям. М., 1919. – 240 с.
3. Тихонов Н.П., Тихонова Т.В., Милкин А.А. Идентификация сортов проса по устойчивости к головне // Зернобобовые и крупные культуры. Орел. №3, 2018, С.71-77 DOI: 10.24411/2309-348X-2018-11036
4. Романов В.А. Возделывание проса на Юго-Востоке СССР. М.: Сельхозгиз, 1958, – 72 с.
5. Космодемьянский М.П., Потапов Г.В. Просо в богарном земледелии Нижнего Поволжья. Волгоград, Нижне-Волжское книжное издательство, 1970, – 111 с.
6. Койшибаев М. Болезни проса. Алматы: Бастау, 1998, 248 с.
7. Койшибаев М. О передаче инфекции головни через почву / М. Койшибаев // Вестник с.-х. науки Казахстана. 1974. –

REFERENCES

1. Karatygin I.V. Golovnevye griby [Smut fungi]. Leningrad.: Nauka, 1981. - 216 p. (In Russian)
2. Vavilov N.I. Immunitet rastenii k infektsionnym zaboilevaniyam [Plant immunity to infectious diseases]. Moscow., 1919. - 240 p. (In Russian)
3. Tikhonov N.P., Tikhonova T.V., Milkin A.A. Identifikatsiya sortov prosa po ustoychivosti k golovne [Identification of millet varieties by smut resistance] // Zernobobovye i krupnyane kul'tury. Orel. No.3, 2018, pp.71-77 DOI: 10.24411/2309-348X-2018-11036 (In Russian)
4. Romanov V.A. Vozdelyvanie prosa na Yugo-Vostoke SSSR [Cultivation of millet in the South-East of the USSR]. Moscow.: Sel'khozgiz, 1958, 72 p. (In Russian)
5. Kosmodem'ianskii M.P., Potapov G.V. Proso v bogarnom zemledelii Nizhnego Povolzh'ya [Millet in rainfed agriculture in the Lower Volga region]. Volgograd, Nizhne-Volzhskoe knizhnoe izdatel'stvo Publ., 1970, 111 p. (In Russian)
6. Koishibaev M. Bolezni prosa [Millet diseases]. Almaty: Bastyau, 1998, 248 p. (In Russian)
7. Koishibaev M. O peredache infektsii golovni cherez pochvu [About soil transmission of smut infection] / M. Koishibaev // Vestnik s.-kh. nauki Kazakhstana. 1974. - No. 4. - Pp. 112-115. (In Russian)

$$P_{\%} = 100 \times$$

$$\times F_{\text{гу(сорт, раса, почва-климат)}} \times F_{\text{Вр(заспорение, сорт, раса)'}}$$

где $P_{\%}$ – процент пораженных растений к уборке; $F_{\text{гу(сорт, раса, почва-климат)}}$ – функция соответствует горизонтальной устойчивости индивидуального сорта к данной расе головни в конкретных почвенно-климатических условиях. Функция принимает постоянную величину (константна) и равна поражению идентичного посева проса при максимальном уровне заспорения (более 1%) идентичной расой головни. Для иммунных линий значение функции равно нулю, для восприимчивых генотипов будет колебаться до 100%, в нашем случае от 73% до 86%; $F_{\text{Вр(заспорение, сорт, раса)'}}$ – вероятностная функция распределения достаточного (критического) числа телеоспор головни на поверхности семян [12].

$$F_{\text{Вр}} = 1 - e^{-\frac{q_{\%} M_{1000}}{sm_{1000}}},$$

где $q_{\%}$ – концентрация заспорения; M_{1000} – масса 1000 семян проса; m_{1000} – масса 1000 телиоспор головни; s – число телиоспор, необходимых для образования мицелия, способного вызвать инфекцию.

5. Степень агрессивности конкретной расы головни в отношении конкретного сорта – величина постоянная при любых концентрациях заспорения и соответствует уровню горизонтальной устойчивости сорта к расе в уникальных почвенно-климатических условиях.

Особенность взаимодействия облигатного патогена и растения в системе «просо посевное – головня» заключается в полном поражении отдельного растения. Предлагаемая модель позволяет адекватно описать взаимодействие подобных систем и использовать в селекционном процессе на устойчивость сортов к патогену – выявление на жестком инфекционном фоне критерия «агрессивности».

№ 4. – С. 112-115.

8. Новопокровский И.В., Сказкин Ф.Д. Влияние температуры на прорастание хламидоспор головни хлебных злаков. Доложено проф. И.В.Новопокровским в засед. Рус. ботан. о-ва при Акад. наук в Ленинграде 14 янв. 1925 г.

9. Ван дер Планк Я. Устойчивость растений к болезням. – М.; 1972. – 253 с.

10. Jones E.S. Influence of temperature on the Spore germination of Ustilago Zeae // Your, agricul. Research. 1923. - V. 24. - N. 7. - 25 p

11. Яшовский И.В. Селекция и семеноводство проса / И.В. Яшовский. М.: Агропромиздат, 1987. – 256 с.

12. Вилунов С.Д., Жук Г.П. Динамика состава мультилинейного сорта проса с различными генами устойчивости к расам головни // Вопросы физиологии, селекции и технологии возделывания сельскохозяйственных культур. Орелиздат, 2001, – С. 153-158.

13. Сурков Ю.С. Способ заражения проса головней // Бюлл. изобретений: А.С. No 2090054. – 1993. – No 26.

8. Novopokrovskii I.V., Skazkin F.D.. Vliyanie temperatury na prorastanie khlamidospoer golovni khlebynykh zlakov [Effect of temperature on germination of chlamydospores in cereal smut]. Dolozheno prof. I.V.Novopokrovskim v zased. Rus. botan. o-va pri Akad. nauk v Leningrade 14 yanv. 1925 g. [Reported by prof. I.V. Novopokrovsky in a meeting of Rus. Botanical Society at Acad. sciences in Leningrad on January 14. 1925] (In Russian)

9. Van der Plank Ya. Ustoichivost' rastenii k bolezniam [Plant disease resistance]. - Moscow.; 1972. - 253 p. (In Russian)

10. Jones E.S. Influence of temperature on the Spore germination of Ustilago Zeae // Your, agricul. Research. 1923. - V. 24. - N. 7. - 25 p

11. Yashovskii I.V. Seleksiya i semenovodstvo prosa [Breeding and seed production of millet] / I.V. Yashovskii. Moscow.: Agropromizdat, 1987. - 256 p. (In Russian)

12. Vilyunov S.D., Zhuk G.P. Dinamika sostava mul'tilineinogo sorta prosa s razlichnymi genami ustoychivosti k rasam golovni [Compositional dynamics of a multilinear millet cultivar with different genes for resistance to smut races] // Voprosy fiziologii, selektsii i tekhnologii vozdel'yvaniya sel'skokhozyaistvennykh kul'tur. Orelizdat, 2001, pp. 153-158. (In Russian)

13. Surkov Yu.S. Sposob zarazheniya prosa golovnei [Method of infecting millet with smut] // Byull. Izobretenii - Bull. inventions: A.S. No 2090054. - 1993. - No 26. (In Russian)