

ГЕНЕТИКА КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ И ИХ ДИКИХ РОДИЧЕЙ

Научная статья
УДК 633.16:632.4:575.1
DOI: 10.30901/2227-8834-2023-4-116-123



Наследование ювенильной устойчивости коллекционных образцов ячменя из Эфиопии к мучнистой росе

Р. А. Абдуллаев, О. В. Яковлева, Т. В. Лебедева

Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, Санкт-Петербург, Россия

Автор, ответственный за переписку: Ольга Владимировна Яковлева, oly.yakovleva@mail.ru

Актуальность. Ячмень (*Hordeum vulgare* L.) – одна из ключевых продовольственных культур, занимающая четвертое место в мире по уровню посевных площадей и по объему производства среди зерновых. Часто одним из основных факторов, снижающим урожайность и качество продукции, является распространение в коммерческих посевах грибных патогенов. Среди болезней ячменя одной из самых распространенных и наиболее вредоносных считается мучнистая роса (возбудитель – *Blumeria graminis* (DC.) Golovin ex Speer f. sp. *hordei* Marchal). Устойчивость растений к *B. graminis* ограничивает распространение заболевания, а создание устойчивых сортов позволяет избежать снижения продуктивности растений. Специфичность отношений «хозяин – паразит» и утрата эффективности многих генов определяют необходимость постоянного изучения ранее не исследованных местных форм ячменя и поиска новых, наиболее эффективных генов устойчивости.

Материалы и методы. Исследовали генетический контроль ювенильной устойчивости к *B. graminis* у 14 образцов ярового ячменя из Эфиопского (Абиссинского) центра происхождения культурных растений. Инфекционным материалом для заражения ячменя служила природная популяция патогена. Показателями резистентности коллекционных форм считались интенсивность спороношения, а также качественные реакции тканей растения в ответ на проникновение гриба (некрозы и хлорозы). Оценка устойчивости к мучнистой росе проводилась в лабораторных и полевых условиях. Генетический контроль признака устойчивости изучали методом гибридологического анализа с последующей статистической обработкой.

Результаты и выводы. Ячмени из Эфиопского центра формообразования отличаются большим генетическим разнообразием. Изучение наследования ювенильной устойчивости к мучнистой росе позволило определить моногенный контроль признака у всех исследуемых образцов. Для селекции на иммунитет рекомендуются 10 образцов ячменя с одним рецессивным эффективным аллелем устойчивости и 4 – с доминантным контролем признака.

Ключевые слова: линии ячменя, генотип, аллель, гены устойчивости, патоген, *Blumeria graminis* f. sp. *hordei*

Благодарности: работа выполнена в рамках государственного задания согласно тематическому плану ВИР по проекту № 0481-2022-0001 «Структурирование и раскрытие потенциала наследственной изменчивости мировой коллекции зерновых и крупяных культур ВИР для развития оптимизированного генбанка и рационального использования в селекции и растениеводстве».

Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы.

Для цитирования: Абдуллаев Р.А., Яковлева О.В., Лебедева Т.В. Наследование ювенильной устойчивости коллекционных образцов ячменя из Эфиопии к мучнистой росе. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2023;184(4):116-123. DOI: 10.30901/2227-8834-2023-4-116-123

GENETICS OF CULTIVATED PLANTS AND THEIR WILD RELATIVES

Original article

DOI: 10.30901/2227-8834-2023-4-116-123

Inheritance of juvenile resistance to powdery mildew in barley accessions from Ethiopia

Renat A. Abdullaev, Olga V. Yakovleva, Tatiana V. Lebedeva

*N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, St. Petersburg, Russia***Corresponding author:** Olga V. Yakovleva, oly.yakovleva@mail.ru

Background. Barley (*Hordeum vulgare* L.) is one of the key food crops, ranking fourth in the world in terms of sown area and production among cereals. Often, one of the main factors that reduces yield and product quality is the spread of fungal pathogens in commercial crops. Powdery mildew (causative agent: *Blumeria graminis* (DC.) Golovin ex Speer f. sp. *hordei* Marchal) is considered one of the most common and harmful among barley diseases. Plant resistance to *B. graminis* limits the spread of the disease, and the development of resistant cultivars prevents a decrease in plant productivity. The specificity of the host-pathogen relationship and the loss of efficiency in many genes determine the need for a continuous study of previously unexplored local barley forms and a search for new, most effective resistance genes.

Materials and methods. The genetic control of juvenile resistance to *B. graminis* was studied in 14 accessions of spring barley from the Ethiopian (Abyssinian) center of crop origin. The natural population of the pathogen served as infectious material for infecting barley. The intensity and nature of sporulation as well as the qualitative reactions of plant tissues in response to the penetration of the fungus (necrosis and chlorosis) were accepted as indicators of resistance in the accessions. Powdery mildew resistance was assessed under laboratory and field conditions. The genetic control of the resistance trait was studied using the method of hybridological analysis followed by statistical processing.

Results and conclusions. Barleys from the Ethiopian center of morphogenesis are characterized by great genetic diversity. Studying the inheritance of juvenile resistance to powdery mildew made it possible to ascertain the monogenic control of the trait in all studied forms. Ten barley accessions with one effective recessive resistance allele and four with the dominant control of the trait may be recommended for immunity-targeted breeding.

Keywords: barley lines, allele, genotype, resistance genes, pathogen, *Blumeria graminis* f. sp. *hordei*

Acknowledgements: the research was performed within the framework of the state task according to the theme plan of VIR, Project No. 0481-2022-0001 "Structuring and disclosing the potential of hereditary variation in the global collection of cereal and groat crops at VIR for the development of an optimized genebank and its sustainable utilization in plant breeding and crop production".

The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work.

For citation: Abdullaev R.A., Yakovleva O.V., Lebedeva T.V. Inheritance of juvenile resistance to powdery mildew in barley accessions from Ethiopia. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2023;184(4):116-123. DOI: 10.30901/2227-8834-2023-4-116-123

Введение

Ячмень (*Hordeum vulgare* L.) является одной из ключевых продовольственных культур, занимающей по уровню посевных площадей и по объему производства среди зерновых четвертое место в мире. В нашей стране, по данным Росстата, в 2021 г. посевы ячменя составили 5194,5 тыс. га, средняя урожайность культуры – 28,8 ц/га (Federal State Statistics..., 2021). Ряд биологических особенностей (короткий вегетационный период, высокая адаптивность, относительная нечувствительность к биотическим и абиотическим факторам окружающей среды) позволяет возделывать ячмень в различных почвенно-климатических зонах. Часто одним из факторов, снижающих урожайность и качество продукции, является распространение в посевах ячменя грибных болезней.

Среди болезней зерновых культур одной из самых распространенных и наиболее вредоносных является мучнистая роса. Возбудитель мучнистой росы злаков относится к классу аскомицетов (Ascomycetes), семейству мучнисторосных грибов. *Blumeria graminis* (DC.) Golovin ex Speer – облигатный паразит, имеет узкоспециализированные формы, различающиеся по отношению к растению-хозяину. Так, на видах рода *Hordeum* L. развивается форма f. sp. *hordei* Marchal. Патоген поражает листья и листовые влагалища, колосья, стебли. В зависимости от климатических условий, потери урожая зерновых культур от болезни могут достигать 50% и более (Gong et al., 2013; Tratwal, Vocianowski, 2014). При этом современные сорта ячменя через 3–5 лет после создания могут частично или полностью терять устойчивость к патогену (Wang et al., 2023). Невосприимчивость растений к мучнистой росе ограничивает распространение заболевания, а создание устойчивых сортов позволяет избежать снижения продуктивности растений. Для этого необходим поиск новых, наиболее эффективных генов резистентности для использования их в современных селекционных сортах.

В литературе описано более ста генов, контролирующих устойчивость ячменя к мучнистой росе, но из них большая часть является аллелями известных генов *Mla* (хромосома 1Н) и *Mlo* (хромосома 4Н) (Seeholzer et al., 2010; Kusch, Panstruga, 2017; Dreiseitl, 2020). К сожалению, многие аллели малоэффективны против северо-западной популяции *B. graminis*.

Почти изогенные линии с генами *Mlc*, *Mlg*, *Mlh*, *Mlk*, *Mlnn*, *Mlp*, *Mlat*, *Ml(CP)*, *Ml(1402)*, *Ml(4145)*, *Ml(Ru2)*, *MlO5*, *Ml(La)* восприимчивы к популяции гриба в Санкт-Петербурге, а из 24 образцов с аллелями гена *Mla* устойчивы лишь носители четырех – *Mla16*, *Mla18*, *Mla19* и *Mlai*. Из девяти изученных форм с известными мутантными аллелями *mlo* высоким уровнем устойчивости к патогену характеризуются восемь – *mlo1*, *mlo3*, *mlo4*, *mlo5*, *mlo8*, *mlo9*, *mlo10*, *mlo11* (Abdullaev et al., 2019). Образцы – носители локуса *mlo* (*Mildew Locus O*), за исключением *mlo11*, получены путем искусственного мутагенеза и не встречаются в природных популяциях ячменя. Выращивание растений – *mlo*-мутантов сопровождается негативными плейотропными эффектами гена: снижением урожайности, преждевременным увяданием листьев, а также восприимчивостью к другим патогенным грибам (Acevedo-García et al., 2014). Специфичность отношений «хозяин – паразит» и утрата эффективности многих генов определяет необходимость постоянного изучения ранее не исследованных местных форм ячменя и поиска новых эффективных генов устойчивости. Ранее, в лаборатор-

ных условиях в фазе проростков, оценили 925 образцов ячменя из Эфиопского (Абиссинского) центра разнообразия (Abdullaev et al., 2019). Среди них были выделены наиболее резистентные образцы, используемые нами в гибридологическом анализе.

Цель настоящей работы – изучить наследование признака устойчивости к *B. graminis* у генотипов ячменя из Эфиопии.

Материал и методы.

Изучили генетический контроль ювенильной устойчивости к возбудителю мучнистой росы у 14 образцов ярового ячменя, выделившихся по устойчивости к заболеванию (табл. 1). Природная (северо-западная) популяция патогена служила инфекционным материалом для заражения растений в фазе проростков и взрослых растений. Работы по выращиванию и гибридизации образцов ячменя проводили на экспериментальном поле научно-производственной базы «Пушкинские и Павловские лаборатории ВИР» (ППЛ ВИР, Санкт-Петербург, Пушкин). Опыление материнских растений проводили твелл-методом (Merezhko et al., 1973). В генетический анализ включали потомство одного растения каждого образца.

При изучении наследования признака устойчивости к болезни образцы ячменя скрещивали с восприимчивым сортом 'Белогорский' (к-22089, Россия, Ленинградская область), который использовали также в качестве накопителя инфекции и контроля при скрининге. Для определения аллельных отношений генов резистентные образцы ячменя из Эфиопии скрещивали с линиями – носителями известных эффективных генов *mlo10* (к-30224), *mlo11* (к-30225), *Mla18* (к-31007) и *Mla19* (к-30238).

В лабораторных условиях в пластмассовые кюветы на увлажненную вату высевали по 1 рядку исходные родительские формы и гибриды первого поколения, а также 7-8 рядков гибридов второго поколения. Заражение растений патогеном проводили в фазу второго листа. Оценку поражения гибридов проводили в момент гибели неустойчивой родительской формы или контроля (при изучении аллельных отношений генов). Параметрами устойчивости служили степень спороношения, а также реакции тканей растений в ответ на проникновение гриба (некрозы и хлорозы). Степень поражения первого листа диагностировали на восьмой – десятый день после инокуляции, используя шкалу Е. В. Mains и S. M. Dietz (1930). К устойчивым формам (R) относили растения, сходные по степени поражения с резистентной родительской формой (0, 1, 2 балла). Неустойчивыми (S) считали растения, сходные с восприимчивым родителем или контролем (баллы 3, 4). После статистической проверки однородности результаты расщепления гибридов второго поколения (F_2) по признаку устойчивости к мучнистой росе потомства индивидуальных растений гибридов первого поколения объединяли. Для проверки соответствия фактически полученных и теоретически ожидаемых значений использовали критерий χ^2 Пирсона. Расчеты проводили для 95-процентного уровня значимости (Dospekhov, 1985). Статистическая обработка данных гибридологического анализа выполнена с помощью программы Microsoft Excel.

Вирулентность патогена анализировали с использованием 47 линий ячменя, несущих известные гены устойчивости к *B. graminis*. Устойчивость взрослых растений исследовали на экспериментальном поле научно-произ-

Таблица 1. Образцы ячменя, устойчивые к популяции мучнистой росы в фазах проростков и колошения
Table 1. Barley accessions resistant the powdery mildew population at the seedling and heading phases

Номер по каталогу ВИР / VIR catalogue No.	Образец / Accession	Разновидность / Variety	Поражение, балл* / Disease severity, score*		
			Взрослые растения, поле / Adult plants, field		Проростки, лаборатория / Seedlings, laboratory
			2019	2020	
3554	местный	<i>pallidum</i>	7	7	1
5448	Аbyn 8	<i>duplinigrum</i>	7	7	1
17554	Ер-80 Abissinien	<i>duplinigrum</i>	7	7	1
19975	Линия АНОР 1635/66	<i>deficiens, pallidum</i>	9	7	0
20041	Л. АНОР 4256/6	<i>pallidum</i>	7	7	2
20064	Линия АНОР 2574/65	<i>nigripallidum</i>	7	7	1
20077	Линия АНОР 2574/63	<i>duplinigrum</i>	7	7	1
20087	Линия АНОР 1501/65	<i>nigripallidum, pallidum</i>	7	7	2
20097	Линия АНОР 1506/66	<i>dupliatrum, duplinigrum</i>	7	7	0
20864	местный	<i>nutans</i>	7	7	0
21139	DZ02-180	<i>pallidum</i>	7	9	0
22752	местный	<i>nudimelanocrithum</i>	7	7	0
22986	Dz02-557	<i>deficiens</i>	7	7	0
25009	местный	<i>nigrinudum</i>	7	7	0
Белогорский (районированный сорт)			1	1	4

Примечание: * – ювенильная устойчивость образцов к *B. graminis* выражена в баллах по шкале Е. В. Мейнс и С. М. Дитц (1930), реакция взрослых растений – по шкале И. Г. Лоскутова и др. (Loskutov et al., 2012)

Note: * – juvenile resistance of the accessions to *B. graminis* is expressed in points on the scale by E. V. Mains and S. M. Dietz (1930), while the reaction of adult plants on the scale by I. G. Loskutov et al. (2012)

водственной базы «Пушкинские и Павловские лаборатории ВИР». Устойчивость к болезни образцов ячменя оценивали с помощью балловой шкалы дважды – в фазы колошения и молочной спелости колоса. Баллы 7, 9 соответствуют реакции устойчивости, баллы 1, 3, 5 – восприимчивости (Loskutov et al., 2012).

Результаты и обсуждение

Генотипы ячменя из Эфиопии, устойчивые к популяции патогена в фазе проростков, сохраняли устойчивость на всех этапах онтогенеза в течение нескольких лет (табл. 1).

Наследование признака устойчивости к возбудителю мучнистой росы у генотипов ячменя из Эфиопии изучали на стадии проростков. В комбинациях от скрещивания 10 образцов (к-5448, к-17554, к-19975, к-20041, к-20077, к-20087, к-20097, к-22752, к-22986, к-25009) с восприимчивым сортом 'Белогорский' гибриды F₁ были восприимчивы к болезни (балл 4), что указывает на рецессивный характер наследования устойчивости у этих образцов. Растения F₁ от скрещивания образцов к-3454, к-20064, к-20864 и к-21139 с сортом 'Белогорский' оказались устойчивыми (0-1 балл) к болезни, что предполагает доминантный характер наследования признака у этой группы образцов.

Анализ расщепления фенотипов в гибридных популяциях второго поколения показал, что в фазе проростков у всех образцов ячменя наблюдается моногенный контроль устойчивости к *B. graminis*.

При этом у образцов к-5448, к-17554, к-19975, к-20041, к-20077, к-20087, к-20097, к-22752, к-22986 и к-25009 ген, контролирующей устойчивость к болезни, является рецессивным, а у образцов к-20064, к-20864, к-21139 и к-3454 – доминантным (табл. 2).

Соотношение устойчивых и восприимчивых растений от скрещивания сорта 'Белогорский' с образцами к-20041, к-20097, к-22752, к-20064 в прямых и обратных комбинациях представлены в таблице 2. Реципрокные скрещивания устойчивых образцов с восприимчивой формой не выявили влияния материнского или отцовского родителя на характер расщепления.

В лабораторных условиях (стадия проростков) и в поле (взрослые растения) оценили 47 почти изогенных линий ячменя, с идентифицированными генами устойчивости. Носители генов *mlo* (аллели 1, 3-5, 8-11) и *Mla* (аллели 18, 19, i) не поразились или слабо поразились популяцией возбудителя мучнистой росы, формирующейся в условиях ППЛ ВИР. Образец к-31005 с аллелем *Mla16*, ранее характеризовавшийся высокой устойчивостью к патогену, оказался восприимчивым к *B. graminis* во взрослой фазе развития в 2022 г. (табл. 3). Поте-

Таблица 2. Распределение гибридов второго поколения (F_2) по устойчивости к *Blumeria graminis*
Table 2. Distribution of the second-generation (F_2) hybrids according to their resistance to *Blumeria graminis*

Комбинация скрещивания / Cross combination	Изучено растений / Plants studied	Фактическое соотношение фенотипов (У : В)* / Actual ratio of phenotypes (R : S)*	χ^2 (1 : 3)	χ^2 (3 : 1)
к-5448 × Белогорский	329	84 : 245	0,05	–
к-17554 × Белогорский	433	93 : 340	2,87	–
к-19975 × Белогорский	471	112 : 359	0,37	–
к-20041 × Белогорский	309	74 : 235	0,19	–
к-20064 × Белогорский	420	312 : 108	–	0,11
к-20087 × Белогорский	441	92 : 349	4,03	–
к-20097 × Белогорский	549	147 : 402	0,92	–
к-20864 × Белогорский	420	312 : 108	–	0,11
к-21139 × Белогорский	387	287 : 100	–	0,15
к-22752 × Белогорский	358	78 : 280	1,97	–
к-22986 × Белогорский	567	143 : 424	0,01	–
к-25009 × Белогорский	347	74 : 273	2,50	–
Белогорский × к-20041	346	94 : 252	0,87	–
Белогорский × к-20077	413	84 : 329	4,77	–
Белогорский × к-20097	571	150 : 421	0,49	–
Белогорский × к-22752	428	122 : 306	2,17	–
Белогорский × к-20064	424	308 : 116	–	1,26
Белогорский × к-3454	512	395 : 117	–	1,26

Примечание: * У : В – устойчивые : восприимчивые; $\chi^2 < 3,84$, $P > 0,05$

Note: * R : S – resistant : susceptible; $\chi^2 < 3.84$, $P > 0.05$

ря эффективности гена *Mla16* свидетельствует об изменении структуры популяции гриба с преобладанием вирулентной (вирулентных) рас возбудителя мучнистой росы.

Проведенный фитопатологический тест показал, что представленные в таблице 1 устойчивые образцы ячменя из Эфиопии могут быть защищены рецессивным аллелем гена *mlo* либо доминантным – *Mla*. Для проверки этой гипотезы были проведены скрещивания выделенных нами образцов с устойчивыми линиями ячменя, защищенных генами *mlo10* (к-30224), *mlo11* (к-30225), *Mla18* (к-31007) и *Mla19* (к-30238) (табл. 4).

Линии ячменя к-3454, к-20064, к-21139, защищенные одним доминантным эффективным геном к мучнистой росе, скрестили с носителями аллелей *Mla*. Изучение аллельных отношений генов устойчивости у выделившихся образцов к-3454 и к-20064 с почти изогенными линиями в популяциях гибридов второго поколения (F_2) показало, что выделенные нами образцы ячменя защищены генами, отличающимися от *Mla18* и *Mla19*. Устойчивость линии к-21139 контролирует ген, неаллельный *Mla18*. Образец к-17554 имеет рецессивный ген, аллельный *mlo11*. Анализ расщепления гибридов F_2 на устойчивые и восприимчивые фенотипы в комбинации к-20077 × к-30225 (*mlo11*) указывает на взаимодействие двух ре-

цессивных генов (7R : 9S; $\chi^2 = 0,03$). Образец к-20077 защищен одним рецессивным геном, отличающимся от *mlo11*.

Соотношение устойчивых и восприимчивых фенотипов в F_2 от скрещивания устойчивого образца к-19975 с носителем гена *mlo10* (к-30224) оказалось 370 (R) и 70 (S), что соответствует соотношению 13R : 3S ($\chi^2 = 2,33$) и указывает на взаимодействие доминантного и рецессивного генов устойчивости к мучнистой росе. Однако это противоречит ранее сделанному выводу о рецессивном характере наследования устойчивости образца к-19975. Возможно, это связано с эффектом смены доминирования у одной из родительских линий.

Многолетние (2015–2021 гг.) фитопатологические исследования показывали незначительные изменения вирулентности популяции *B. graminis* на северо-западе и юге России (Abdullaev et al., 2019; Abdullaev et al., 2021b). Степень поражения многих тестерных линий – носителей известных генов – различалась по годам, и только образцы с аллелями *mlo1*, *mlo3*, *mlo4*, *mlo5*, *mlo8*, *mlo9*, *mlo10*, *mlo11*, *Mla16*, *Mla18*, *Mla19*, *Mlai* (см. табл. 3) характеризовались высокой устойчивостью к патогену в течение всего периода наблюдений. Вместе с тем оценка устойчивости взрослых растений в 2022 г. на полях ППЛ ВИР показала сильное поражение почти изогенной ли-

Таблица 3. Линии ячменя с известными эффективными генами устойчивости к северо-западной популяции *Blumeria graminis***Table 3. Barley lines with known effective genes of resistance to the northwestern *Blumeria graminis* population**

Номер по каталогу ВИР / VIR catalogue No.	Образец / Accession	Происхождение / Origin	Поражение, балл* / Damage, score	
			Взрослые растения, поле / Adult plants, field	Проростки, лаборатория / Seedlings, laboratory
30218	Изогенная линия (ИЛ)** сорта Ingrid <i>mlo1</i>	Germany	7	1
30219	ИЛ сорта Ingrid <i>mlo3</i>	Germany	7	0
30220	ИЛ сорта Ingrid <i>mlo4</i>	Germany	7	0
30221	ИЛ сорта Ingrid <i>mlo5</i>	Germany	7	0
30222	ИЛ сорта Ingrid <i>mlo8</i>	Germany	7	0
30223	ИЛ сорта Ingrid <i>mlo9</i>	Germany	7	2
30224	ИЛ сорта Ingrid <i>mlo10</i>	Germany	7	1
30225	ИЛ сорта Ingrid <i>mlo11</i>	Germany	7	1
30238	Diamant × IB-86B <i>Mla19</i>	Germany	7	0
31005	<i>Mla16</i>	Germany	3	1
31007	<i>Mla18</i>	Israel	7	0
31011	<i>Mlai</i>	Israel	7	0
22089	Белогорский (контроль)	Россия	1	4

Примечание: * – ювенильная устойчивость образцов к *B. graminis* выражена в баллах по шкале E. B. Mains и S. M. Dietz (1930), реакция взрослых растений – по шкале И. Г. Лоскутова и др. (Loskutov et al., 2012); ** ИЛ – изогенная линия

Note: * – juvenile resistance of the accessions to *B. graminis* is expressed in points on the scale by E. B. Mains and S. M. Dietz (1930), while the reaction of adult plants on the scale by I. G. Loskutov et al. (2012); ** IL – isogenic line

Таблица 4. Распределение по устойчивости к *Blumeria graminis* гибридов второго поколения (F₂) от скрещивания устойчивых образцов и линий с известными эффективными генами**Table 4. *Blumeria graminis* resistance distribution in the second-generation (F₂) hybrids from crosses between resistant accessions and lines with known effective genes**

Комбинация скрещивания / Cross combination	Изучено растений / Plants studied	Фактическое соотношение фенотипов (У : В)* / Actual ratio of phenotypes (R : S)*	χ^2 (7 : 9)	χ^2 (13 : 3)	χ^2 (15 : 1)
к-31007 (<i>Mla18</i>) × к-20064	381	358 : 23	–	–	0,04
к-31007 (<i>Mla18</i>) × к-3454	435	405 : 30	–	–	0,31
к-30238 (<i>Mla19</i>) × к-3454	321	300 : 21	–	–	0,05
к-30238 (<i>Mla19</i>) × к-20064	467	436 : 31	–	–	0,12
к-21139 × к-31007 (<i>Mla18</i>)	163	148 : 15	–	–	2,41
к-30224 (<i>mlo10</i>) × к-19975	440	370 : 70	–	2,33	–
к-30225 (<i>mlo11</i>) × к-20077	229	99 : 130	0,03	–	–
к-17554 × 30225 (<i>mlo11</i>)	203	203 : 0	–	–	–

Примечание: * У : В – устойчивые : восприимчивые

Note: * R : S – resistant : susceptible

нии к-31005 эффективным аллелем *Mla16*. Значимое изменение структуры популяции гриба подчеркивает необходимость постоянного поиска нового селекционного материала для создания высокоустойчивых сортов ячменя.

Ранее с помощью молекулярных маркеров у образцов ячменя к-5448, к-17554, к-20041, к-20097, к-22752, к-22986, к-25009 был идентифицирован ген *mlo11* (Abdullaev et al., 2019), у генотипа к-20087 выявлен вариантный аллель *mlo11(cnv2)* (Abdullaev et al., 2021a). Настоящее исследование указывает на моногенный контроль наследования устойчивости к мучнистой росе у перечисленных выше форм. Исследовательский интерес представляют высокоустойчивые образцы к-19975, к-20077 с одним рецессивным аллелем, нетождественным *mlo11* и *mlo11(cnv2)*, а также носители предположительно неизвестных доминантных генов – к-3454, к-20064, к-20864, к-21139.

Заключение

Изучение генетического разнообразия ячменей из Эфиопии продемонстрировало широкую изменчивость по устойчивости к возбудителю мучнистой росы – грибу *Blumeria graminis*. При изучении наследования ювенильной устойчивости к мучнистой росе у четырнадцати образцов определен моногенный контроль признака. Для селекции на иммунитет могут быть предложены десять образцов ячменя (к-5448, к-17554, к-19975, к-20041, к-20077, к-20087, к-20097, к-22752, к-22986, к-25009) с одним рецессивным эффективным аллелем устойчивости, а также четыре образца (к-3454, к-20064, к-20864, к-21139), имеющие по одному доминантному гену устойчивости.

References / Литература

- Abdullaev R.A., Alpatieva N.V., Lebedeva T.V., Kovaleva O.N., Radchenko E.E., Anisimova I.N. Identification of barley accessions from the VIR collection carrying the *mlo11(cnv2)* powdery mildew resistance allele. *Plant Biotechnology and Breeding*. 2021a;4(3):37-44. [in Russian] (Абдуллаев Р.А., Алпатьева Н.В., Лебедева Т.В., Ковалева О.Н., Радченко Е.Е., Анисимова И.Н. Идентификация носителей аллеля *mlo11(cnv2)* устойчивости к мучнистой росе среди ячменей коллекции ВИР. *Биотехнология и селекция растений*. 2021a;4(3):37-44). DOI: 10.30901/2658-6266-2021-3-03
- Abdullaev R.A., Lebedeva T.V., Alpatieva N.V., Batasheva B.A., Anisimova I.N., Radchenko E.E. Powdery mildew resistance of barley accessions from Dagestan. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2021b;25(5):528-533. DOI: 10.18699/VJ21.059
- Abdullaev R.A., Lebedeva T.V., Alpatieva N.V., Yakovleva O.V., Kovaleva O.N., Radchenko E.E., Anisimova I.N., Batasheva B.A., Karabitsina Yu.I., Kuznetsova E.B. Genetic diversity of barley accessions from Ethiopia for powdery mildew resistance. *Russian Agricultural Sciences*. 2019;45(3):232-235. DOI: 10.3103/S1068367419030029
- Acevedo-Garcia J., Kusch S., Panstruga R. Magic mystery tour: MLO proteins in plant immunity and beyond. *New Phytologist*. 2014;204(2):273-281. DOI: 10.1111/nph.12889
- Dospikhov B.A. Methodology of field trial (Metodika polevogo opyta). Moscow: Agropromizdat; 1985. [in Russian] (Доспехов Б.А. Методика полевого опыта. Москва: Агропромиздат; 1985).
- Dreiseitl A. Specific resistance of barley to powdery mildew, its use and beyond: a concise critical review. *Genes*. 2020;11(9):971. DOI: 10.3390/genes11090971
- Federal State Statistics Service. Main results of the agricultural microcensus in 2021. Collection of Statistics (Federalnaya sluzhba gosudarstvennoy statistiki. Osnovnye itogi selskokhozyaystvennoy mikroperepisi 2021 goda. Statisticheskiy sbornik). Moscow: Statistika Rossii; 2022. [in Russian] (Федеральная служба государственной статистики. Основные итоги сельскохозяйственной микропереписи 2021 года. Статистический сборник. Москва: Статистика России; 2022). URL: <https://34.rosstat.gov.ru/storage/mediabank/Основные%20итоги%30сельскохозяйственной%20микропереписи%202021%20года%20по%20%20Российской%20Федерации.pdf> [дата обращения: 25.01.2023].
- Gong X., Li C., Zhang G., Yan G., Lance R., Sun D. Novel genes from wild barley *Hordeum spontaneum* for barley improvement. In: G. Zhang, C. Li, X. Lui (eds). *Advance in Barley Sciences: Proceedings of 11th International Barley Genetics Symposium*. Dordrecht: Springer; 2013. p.69-86. DOI: 10.1007/978-94-007-4682-4_6
- Kusch S., Panstruga R. *mlo*-based resistance: an apparently universal “weapon” to defeat powdery mildew disease. *Molecular Plant-Microbe Interactions*. 2017;30(3):179-189. DOI: 10.1094/MPMI-12-16-0255-CR
- Loskutov I.G., Kovaleva O.N., Blinova E.V. Guidelines for the study and preservation of the world collection of barley and oats (Metodicheskiye ukazaniya po izucheniyu i sokhraneniuyu mirovoy kollektzii yachmenya i ovsa). St. Petersburg: VIR; 2012. [in Russian] (Лоскутов И.Г., Ковалева О.Н., Блинова Е.В. Методические указания по изучению и сохранению мировой коллекции ячменя и овса. Санкт-Петербург: ВИР; 2012).
- Mains E.B., Dietz S.M. Physiologic forms of barley mildew *Erysiphe graminis hordei*. *Phytopathology*. 1930;20(3):229-239.
- Merezhko A.F., Ezrokhin L.M., Yudin A.E. Guidelines for an effective pollination technique for cereal crops (Metodicheskiye ukazaniya po effektivnomu metodu opyleniya zernovykh kultur). Leningrad: VIR; 1973. [in Russian] (Мережко А.Ф., Эзрохин Л.М., Юдин А.Е. Методические указания по эффективному методу опыления зерновых культур. Ленинград: ВИР; 1973).
- Seeholzer S., Tsuchimatsu T., Jordan T., Bieri S., Pajonk S., Yang W. et al. Diversity at the *Mla* powdery mildew resistance locus from cultivated barley reveals sites of positive selection. *Molecular Plant-Microbe Interactions*. 2010;23(4):497-509. DOI: 10.1094/MPMI-23-4-0497
- Tratwal A., Bocianowski J. *Blumeria graminis* f. sp. *hordei* virulence frequency and the powdery mildew incidence on spring barley in the Wielkopolska province. *Journal of Plant Protection Research*. 2014;54(1):28-35. DOI: 10.2478/jppr-2014-0005
- Wang Y., Zhang G., Wang F., Lang X., Zhao X., Zhu J. et al. Virulence variability and genetic diversity in *Blumeria graminis* f. sp. *hordei* in Southeastern and Southwestern China. *Plant Disease*. 2023;107(3):809-819. DOI: 10.1094/PDIS-04-22-0944-RE

Информация об авторах

Ренат Абдуллаевич Абдуллаев, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44, abdullaev.1988@list.ru, <https://orcid.org/0000-0003-1021-7951>

Ольга Владимировна Яковлева, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44, oly.yakovleva@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-6537-0868>

Татьяна Вениаминовна Лебедева, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44, riginbv@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0003-2344-9233>

Information about the authors

Renat A. Abdullaev, Cand. Sci. (Biology), Senior Researcher, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, abdullaev.1988@list.ru, <https://orcid.org/0000-0003-1021-7951>

Olga V. Yakovleva, Cand. Sci. (Biology), Senior Researcher, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, oly.yakovleva@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-6537-0868>

Tatiana V. Lebedeva, Cand. Sci. (Biology), Senior Researcher, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, riginbv@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0003-2344-9233>

Вклад авторов: все авторы сделали эквивалентный вклад в подготовку публикации.

Contribution of the authors: the authors contributed equally to this article.

Конфликт интересов: авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Conflict of interests: the authors declare no conflicts of interests.

Статья поступила в редакцию 12.04.2023; одобрена после рецензирования 14.06.2023; принята к публикации 05.12.2023.
The article was submitted on 12.04.2023; approved after reviewing on 14.06.2023; accepted for publication on 05.12.2023.