

ИММУНИТЕТ КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ И ИХ ДИКИХ РОДИЧЕЙ

Научная статья
УДК 633.16:632.732
DOI: 10.30901/2227-8834-2023-4-215-221



Разнообразие образцов ячменя из азиатской части Российской Федерации по устойчивости к обыкновенной злаковой тле

Е. Е. Радченко¹, Р. А. Абдуллаев¹, К. Д. Дятлова², Д. Е. Акимова¹, И. А. Звейнек¹

¹ Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, Санкт-Петербург, Россия

² Национальный исследовательский Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского, Нижний Новгород, Россия

Автор, ответственный за переписку: Евгений Евгеньевич Радченко, eugene_radchenko@rambler.ru

Актуальность. Выращивание устойчивых к обыкновенной злаковой тле *Schizaphis graminum* Rondani сортов ячменя – эффективный, экономичный и экологически безопасный способ борьбы с опасным фитофагом. Насекомое способно преодолевать устойчивость растения-хозяина, что обуславливает необходимость неустанный поиска новых генов для обеспечения надежной защиты посевов ячменя от вредителя.

Материалы и методы. Изучали устойчивость к краснодарской популяции насекомого 345 образцов ячменя из азиатской части России. Кроме того, исследовали устойчивость к *S. graminum* сорта 'Post' (носитель гена *Rsg1*), чистой линии, выделенной из гетерогенного по изучаемому признаку сорта 'Онохойский' (к-16626, Бурятия), и образцов местного ячменя из Монголии (к-3885, к-3904 и к-4080). В лабораторных экспериментах ювенильные растения заселяли тлей и при гибели неустойчивого контроля с помощью балловой шкалы оценивали степень поврежденности опытных образцов ячменя. Генетический контроль устойчивости к тле у выделенной из сорта 'Онохойский' линии изучали с помощью тест-клонов насекомого и анализа гибридов F₂, полученных от скрещивания устойчивой линии с восприимчивым к тле сортом 'Белогорский', при заселении растений краснодарской популяцией фитофага, а также клонами *S. graminum*.

Результаты и выводы. Выделили 7 гетерогенных образцов, среди которых у трех местных образцов из Тувы (к-14714, к-14718, к-14733) выявлены растения с высоким уровнем устойчивости к *S. graminum*. Отчетливо выражена и устойчивость выделенной из сорта 'Онохойский' линии. Этот сорт защищен доминантным аллелем, отличающимся от идентифицированного ранее *Rsg1*, а также от аллелей, которые выявлены у образцов местного ячменя к-3904, к-4080 и к-3885 из Монголии. 'Онохойский' имеет также гены с низкой экспрессивностью, которые проявляются в случае утраты эффективности главного гена устойчивости к *S. graminum*.

Ключевые слова: *Hordeum vulgare* L., *Schizaphis graminum* Rondani, поврежденность, гены устойчивости, селекция растений

Благодарности: работа выполнена в рамках государственного задания согласно тематическому плану ВИР по проекту № FGEM-2022-0009 «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: Радченко Е.Е., Абдуллаев Р.А., Дятлова К.Д., Акимова Д.Е., Звейнек И.А. Разнообразие образцов ячменя из азиатской части Российской Федерации по устойчивости к обыкновенной злаковой тле. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2023;184(4):215-221. DOI: 10.30901/2227-8834-2023-4-215-221

IMMUNITY OF CULTIVATED PLANTS AND THEIR WILD RELATIVES

Original article

DOI: 10.30901/2227-8834-2023-4-215-221

Diversity of barley accessions from the Asian part of Russia in greenbug resistance

Evgeny E. Radchenko¹, Renat A. Abdullaev¹, Ksenia D. Dyatlova², Daria E. Akimova¹, Igor A. Zveinek¹¹ N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, St. Petersburg, Russia² Lobachevsky State University of Nizhny Novgorod, Nizhny Novgorod, Russia**Corresponding author:** Evgeny E. Radchenko, eugene_radchenko@rambler.ru

Background. The use of barley cultivars resistant to greenbug (*Schizaphis graminum* Rondani) is an effective, economical and ecology-friendly way to control the dangerous phytophage. The insect is able to overcome the resistance of the host plant, which necessitates a relentless search for new genes to ensure reliable protection of barley fields from the pest.

Materials and methods. Resistance to the Krasnodar greenbug population was assessed in 345 barley accessions from the Asian part of Russia. Besides, resistance to *S. graminum* was studied in cv. 'Post' (carrier of the *Rsg1* gene), a pure line derived from cv. 'Onokhoisky' (k-16626, Buryatia) heterogeneous for this trait, and landraces from Mongolia (k-3885, k-3904, and k-4080). Juvenile plants were infested with aphids in the laboratory, and when a susceptible control died, the damage to experimental barley accessions was assessed using a scoring scale. Genetic control of greenbug resistance in the line derived from cv. 'Onokhoisky' was studied using the insect's test clones and an analysis of the segregation in F₂ hybrids from crossing the resistant line with cv. 'Belogorsky' susceptible to the aphid, when the plants were infested with the Krasnodar population of the phytophage and with clones of *S. graminum*.

Results and conclusions. We identified 7 accessions heterogeneous for aphid resistance. Among them, plants with a high level of greenbug resistance were found in three landraces from Tuva (k-14714, k-14718, and k-14733). Resistance was also clearly expressed in the line derived from cv. 'Onokhoisky'. This cultivar is protected by a dominant allele that differs from the previously identified *Rsg1*, as well as from the alleles found in Mongolian landraces k-3904, k-4080, and k-3885. 'Onokhoisky' also has genes with low expressivity, which manifest themselves when the main gene for resistance to *S. graminum* appears ineffective.

Keywords: *Hordeum vulgare* L., *Schizaphis graminum* Rondani, damage score, genes for resistance, plant breeding

Acknowledgements: the research was performed within the framework of the state task according to the theme plan of VIR, Project No. FGEM-2022-0009 "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: Radchenko E.E., Abdullaev R.A., Dyatlova K.D., Akimova D.E., Zveinek I.A. Diversity of barley accessions from the Asian part of Russia in greenbug resistance. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2023;184(4):215-221. DOI: 10.30901/2227-8834-2023-4-215-221

Введение

Существенный ущерб посевам ячменя (*Hordeum vulgare* L.) в основных зерносеющих регионах юга России может причинять обыкновенная злаковая тля (*Schizaphis graminum* Rondani). Возделывание устойчивых сортов считается эффективным и экологически безопасным способом борьбы с этим насекомым. К сожалению, присутствующая *S. graminum* специфичность взаимодействия с генотипами ячменя зачастую приводит к утрате эффективности генов устойчивости. Возделывание на обширных площадях генетически однородных сортов может привести к огромным потерям урожая.

Известно лишь 5 аллелей трех генов, которые контролируют устойчивость ячменя к отдельным биотипам обыкновенной злаковой тли в США. Локализованный в хромосоме 1 доминантный аллель устойчивости, который был обозначен символом *Rsg1a*, а впоследствии – *Rsg1*, идентифицирован у сортов 'Omugi', 'Dobaku', 'Derbent', 'Kearney', 'Will' и 'Post' (Gardenhire, Chada, 1961; Smith et al., 1962; Gardenhire et al., 1973; Edwards et al., 1985). С помощью молекулярных маркеров было показано, что *Rsg1* локализован в длинном плече хромосомы 3Н (Azha-guvel et al., 2014). У пакистанского образца PI 426756 выявлен доминантный аллель *Rsg2b* (Merkle, Webster, 1987). Этот ген, в отличие от *Rsg1a*, проявляется против биотипа TX1. Специфическое взаимодействие хозяина и фитофага послужило основанием для переименования генов устойчивости, которым были предложены символы *Rsg1* и *Rsg2* (Puterka et al., 1988; Anstead et al., 2003).

Показан множественный аллелизм локусов *Rsg1* и *Rsg2*. Так, образец WBDC336 (PI 682028) (*H. vulgare* subsp. *spontaneum* (K. Koch) Thell.) защищен аллелем *Rsg1.a3*, обеспечивающим устойчивость к биотипам *S. graminum* C, E, H, I, WY81, WY12 MC и WY86 (Xu et al., 2021). Установлено, что образец WBDC053 (PI 681777) (*H. vulgare* subsp. *spontaneum*) несет аллель *Rsg2.a3*, тесно сцепленный с *Rsg2* либо аллельный ему. WBDC053 устойчив к биотипам B, C, E, I, TX1, WY4A, WY4B, WY81, WY12MC и WY86, однако сильно повреждается биотипами тли F, H, WY10MC и WY10B (Xu et al., 2022).

Ген *Rsg3*, идентифицированный у образца местного ячменя PI 565676 из Китая, локализован в длинном плече хромосомы 3Н. Этот ген обеспечивает высокую устойчивость к биотипу *S. graminum* F и умеренную – к биотипу E (Xu et al., 2023). Кроме PI 565676, еще 3 образца из Китая (P 1565657, P 1566459, CI 2548) обладают устойчивостью к ряду биотипов насекомого в США (Mornhinweg et al., 2017).

Банк эффективных генов устойчивости может быть значительно пополнен за счет местных образцов и стародавних сортов ячменя, прежде всего из стран Азии. Известно, что горные районы Индийской и Манчжурско-Китайской подобластей являются центром происхождения тлей (Shaposhnikov, 1967). В наших опытах наиболее устойчивые к *S. graminum* формы сорго были выявлены среди образцов из Китая (Radchenko, Zubov, 2007), многие устойчивые к обыкновенной злаковой тле *S. graminum* образцы овса происходят из стран Азии (Radchenko et al., 2018), высокая частота слабо повреждаемых образцов характерна для ячменя из стран Восточной, Южной Азии (Radchenko et al., 2014) и Узбекистана (Radchenko et al., 2021). Показано, что образцы ячменя к-3885, к-3904 и к-4080 из Монголии имеют по одному гену устойчивости, которые отличаются друг от друга, а также от аллеля *Rsg1* (Radchenko et al., 2022).

Цель настоящей работы – оценить генетическое разнообразие образцов ячменя из азиатской части Российской Федерации по устойчивости к *S. graminum*.

Материалы и методы

Материалом для экспериментов служили 345 образцов ячменя (местные формы, стародавние и современные сорта) из азиатской части РФ и контрольный сорт 'Белогорский', восприимчивый к насекомому. Кроме того, изучали устойчивость к *S. graminum* сорта 'Post' (носитель гена *Rsg1*), чистой линии, выделенной из гетерогенного по изучаемому признаку сорта 'Онохойский' (к-16626, Бурятия), и отобранных из гетерогенных монгольских образцов местного ячменя (к-3885, к-3904 и к-4080) линий, каждая из которых имеет по одному гену, контролирующему слабую поврежденность растений тлей. Оценивали также устойчивость гибридов F₁ от скрещивания сорта 'Белогорский' с выделенной из сорта 'Онохойский' линией и анализировали расщепление по изучаемому признаку гибридов F₂, полученных от скрещивания этих образцов.

Экспериментальная работа выполнена в контролируемых условиях. Оценивали поврежденность опытных образцов ячменя краснодарской (поселок Ботаника Гулькевичского района) популяции насекомого и выделенными из нее клонами. *S. graminum* собирали в начале июля 2022 г. на сортах сорго (*Sorghum bicolor* (L.) Moench) 'Кубанское Красное 1677', 'Ефремовское Белое' и 'СЛВ-2'. Собранные в поле выборки клонировали в лаборатории. Для этого семена сорта 'Белогорский' раскладывали на смоченную водой вату, помещенную в половинки чашек Петри. На появившиеся через несколько дней всходы в каждой чашке подсаживали самку и накрывали стеклянными изоляторами. Садки с клонами размещали на освещаемых люминесцентными лампами стеллажах. В экспериментах поддерживалось 108 клонов насекомого.

При изучении устойчивости опытные образцы высевали рядами в пластиковые кюветы с почвой. В каждую кювету помещали 10 рядов испытываемых форм, 2 ряда неустойчивого контроля и сорт 'Post'. Ювенильные растения заселяли популяцией насекомого (смесь имевшихся в нашем распоряжении 108 клонов), стряхивая на ячмень разновозрастных тлей (4-5 особей на растение). Питание *S. graminum* обуславливает некротизацию растительных тканей, что позволяет охарактеризовать поврежденность растений в баллах. При гибели контрольного сорта 'Белогорский' оценивали устойчивость растений, используя шкалу от 0 до 10. К устойчивому классу относили растения, поврежденность которых не превышала четырех баллов (не более 30% листовой поверхности), восприимчивыми считали растения, степень поврежденности которых превышала 70% (Radchenko, 2008). Выделившиеся по устойчивости образцы тестировали повторно.

Изучили устойчивость сорта 'Post', выделенной из сорта 'Онохойский' линии, а также трех устойчивых линий ячменя из Монголии к 108 клонам *S. graminum*. Опытные образцы и неустойчивый контроль высевали по кругу в сосуды с почвой и закрывали изоляторами. Появившиеся всходы заселяли тлями одного клона и при гибели сорта 'Белогорский' оценивали поврежденность растений по упомянутой выше шкале. При нечетком проявлении признака эксперимент повторяли.

Для анализа расщепления по устойчивости к тле гибридов F₂ от скрещивания выделенной из сорта 'Онохой-

ский' линии с восприимчивым тестером в кювету с почвой высевали по одному ряду P_1 , P_2 , F_1 и по 7-8 рядов F_2 . Семена F_2 были собраны с одного растения F_1 . Ювенильные растения заселяли популяцией либо клоном тли, авирулентным к устойчивой линии, отобранной из сорта 'Онохойский'. При гибели (9-10 баллов) неустойчивого родителя оценивали поврежденность растений. Неустойчивыми (S) считали растения, сходные по степени поврежденности с сортом 'Белогорский'. К устойчивому классу (R) относили растения, сходные с 'Онохойским' и поврежденные несколько сильнее (предполагаемые гетерозиготы). Соответствие фактических и ожидаемых данных проверяли с помощью критерия χ^2 .

Результаты и обсуждение

Скрининг коллекции ячменя из азиатской части России позволил выделить 7 гетерогенных образцов, у которых поврежденность устойчивого к *S. graminum* компонента варьировала от двух до восьми баллов (табл. 1). Существенная изменчивость признака может быть вызвана наличием в популяции тли различающихся по вирулентности к образцам ячменя клонов либо экспрессией генов со слабым фенотипическим проявлением. Сорт 'Онохойский' в этих экспериментах не выделился по устойчивости к насекомому, все растения погибли (поврежденность – 10 баллов). Видимо, фенотипический класс устойчивых генотипов в изученной выборке семян (репродукция КОС ВИР 2015 г.) отсутствовал, либо его частота была очень низка. Выделенная в предыдущих исследованиях из этого сорта линия характеризовалась высокой (2–4 балла) устойчивостью к тле.

Поврежденность растений сорта 'Post', защищенного геном *Rsg1*, составляла 7–9 баллов, то есть в краснодарской популяции *S. graminum* преобладали вирулентные к этому сорту клоны. Поврежденность устойчивых компонентов трех образцов местного ячменя из Тувы составляла 2–4 балла (см. табл. 1). Следовательно, образцы

к-14714, к-14718 и к-14733 имеют аллели устойчивости, которые отличаются от *Rsg1*.

Частоты вирулентных к пяти образцам ячменя (сильно повреждавших растения) клонов тли существенно различались. Большинство клонов были вирулентны к сорту 'Post' (83,0% от общего числа изученных), образцам к-3904 (97,2%), к-3888 (73,1%) и к-4080 (95,4%), тогда как линию, отобранную из сорта 'Онохойский', сильно повреждали 23 клон из 108 изученных (21,3%). Надо отметить существенное изменение краснодарской популяции насекомого 2022 г. в сравнении с предыдущим годом: в 2021 г. 32–45% клонов в краснодарской популяции насекомого были вирулентны к образцам из Монголии и к сорту 'Post' (Radchenko et al., 2022).

Различающиеся по фенотипам вирулентности клоны обыкновенной злаковой тли («тест-клоны») позволяют идентифицировать у выделенных образцов ячменя гены резистентности к фитофагу. Если всего лишь 1 клон, авирулентный к тестеру данного гена устойчивости, сильно повреждает оцениваемый образец, то это свидетельствует о том, что образец не имеет функционального аллеля данного гена. В наших экспериментах для идентификации аллелей оказалось достаточно трех клонов *S. graminum* (табл. 2). Так, выделенная из сорта 'Онохойский' линия и образец к-3885 были устойчивы к клону 1, тогда как к-4080, к-3904 и 'Post' – восприимчивы. Следовательно, аллели устойчивости у 'Онохойского' и к-3885 отличаются от аллелей, которые имеют остальные образцы. Взаимодействие исследуемых образцов и *S. graminum* с фенотипом вирулентности 2 свидетельствует о различии генетического контроля устойчивости 'Онохойского' и к-3885. Кроме того, аллели генов устойчивости образцов к-3904, к-4080 и к-3885 отличаются от *Rsg1*. При сравнении поврежденности образцов клоном, имеющим фенотип вирулентности 3, выявлено различие аллелей, которыми защищены образцы к-4080 и к-3904. Таким образом, все 5 образцов имеют разные аллели устойчивости к обыкновенной злаковой тле.

Таблица 1. Образцы ячменя из азиатской части России, выделившиеся по устойчивости к *Schizaphis graminum* Rondani

Table 1. Barley accessions from the Asian part of Russia identified for their resistance to *Schizaphis graminum* Rondani

№ по каталогу ВИР / VIR catalogue No.	Образец / Accession	Происхождение / Origin	Разновидность / Variety	Устойчивость, балл / Resistance score
14714	Местный	Тува	pallidum	4, 7, 8, 9, 10
14718	«	«	pallidum	3, 4, 7, 8
14733	«	«	nutans	2, 3, 4, 7, 8, 9
24756	«	Якутия	pallidum	5, 7, 10
29622	'Маяк'	Красноярский край	nutans	6, 7, 8, 10
30121	'Иркут'	Иркутская обл.	pallidum	5, 7, 8, 10
30826	'Вулкан'	Красноярский край	nutans	5, 7, 8, 10
16626	'Онохойский' (отбор)	Бурятия	pallidum	1–4
31204	'Post' (контроль)		pyramidatum	7, 8, 9
22089	'Белогорский' (контроль)		pallidum	9, 10

Таблица 2. Устойчивость образцов ячменя к тест-клонам *Schizaphis graminum* Rondani**Table 2. Resistance of barley accessions to test clones of *Schizaphis graminum* Rondani**

Номер по каталогу ВИР / VIR catalogue No.	Образец / Accession	Клон <i>Schizaphis graminum</i> / Clone of <i>Schizaphis graminum</i>		
		1	2	3
31204	'Post'	S	R	S
16631	'Онохойский'	R	R	R
3885	Местный	R	S	R
3904	«	S	S	R
4080	«	S	S	S

Примечание: R – устойчивый образец; S – восприимчивый образец

Note: R – resistant accession; S – susceptible accession

Необходимо отметить, что мы оценивали дифференциальное взаимодействие генотипов *S. graminum* с отчетливо проявляющимися (поврежденность растений до четырех баллов) генами устойчивости образцов ячменя. Вместе с тем при заселении линий клонами насекомого отмечено 3 фенотипических класса: устойчивый (поврежденность растений на уровне 1-4 балла, действие генов с высокой экспрессивностью у данного образца к данному клону), умеренно устойчивый (6-8 баллов, экспрессия слабо проявляющихся генов) и восприимчивый (9-10 баллов, вирулентность и к главным, и к малым генам устойчивости). Так, все 23 клона, вирулентные к линии, отобранной из сорта 'Онохойский', обуславливали поврежденность растений на уровне 7-9 баллов при гибели контрольного сорта 'Белогорский'. Наблюдали и варьирование по степени проявления признака в пределах устойчивого класса: выявили клоны, обуславливающие поврежденность растений на уровне 1-2, 3-4 и 2-4 балла.

В лабораторных условиях анализировали расщепление гибридов F_2 , полученных от скрещивания линии, вы-

деленной из сорта 'Онохойский', с восприимчивым к тле сортом 'Белогорский', при заселении растений краснодарской популяцией фитофага, а также клонами *S. graminum*. Клон 1 обуславливал поврежденность линии из сорта 'Онохойский' на уровне 1-2 (преимущественно 1) балла, клон 2 – 3-4 балла и клон 3 – 7-8 баллов.

При анализе гибридов F_2 уровень поврежденности линии, выделенной из сорта 'Онохойский', во всех случаях был сходен с наблюдавшимся ранее при работе с тест-клонами фитофага. Устойчивость доминировала: степень повреждения гетерозигот и устойчивой родительской формы были идентичны.

Соотношение устойчивых (R) и восприимчивых (S) фенотипов 505 : 184 в F_2 Белогорский × Онохойский при заселении растений популяцией фитофага соответствовало предположению о моногенном доминантном контроле признака ($\chi^2 = 1,069$; $P = 0,25-0,50$) (табл. 3). Реципрокное скрещивание (Онохойский × Белогорский) не выявило влияния женского или мужского гаметофитов на характер наследования признака. При заселении растений F_2 клонами 1 и 2 полученное соотношение феноти-

Таблица 3. Расщепление по устойчивости к обыкновенной злаковой тле гибридов F_2 от скрещивания сорта 'Онохойский' с неустойчивым тестером**Table 3. Segregation for greenbug resistance in F_2 hybrids from crossing cv. 'Onokhoisky' with a susceptible tester**

Комбинация скрещивания / Cross combination	Оценено растений / Total number of plants	Инвазионный материал / Infesting material	Соотношение фенотипов R : S / Phenotype ratio R : S		χ^2	P
			фактическое / observed	теоретическое / expected		
Белогорский × Онохойский	689	популяция	505 : 184	3 : 1	1,069	0,25–0,50
Онохойский × Белогорский	258	популяция	194 : 64	3 : 1	0,005	0,90–0,95
Белогорский × Онохойский	440	клон 1	326 : 114	3 : 1	0,194	0,50–0,75
Белогорский × Онохойский	144	клон 2	104 : 40	3 : 1	0,593	0,25–0,50
Белогорский × Онохойский	429	клон 3	270 : 159	3 : 1	33,294	< 0,005

Примечание: $\chi^2_{0,05} = 3,84$

Note: $\chi^2_{0,05} = 3,84$

пов также соответствовало теоретически ожидаемому 3R : 1S. Заселение растений клоном 3 обуславливало поврежденность выделенной из сорта 'Онохойский' линии на уровне 7–9 баллов и гибрида F₁ – 7-8 баллов, при гибели (10 баллов) растений сорта 'Белогорский'. Полученное соотношение фенотипов (270R : 159S) не удовлетворяет предположению о моногенном доминантном контроле признака, то есть слабо выраженная устойчивость – не результат снижения экспрессии главного гена, а проявление малых генов, экспрессия которых маскировалась при взаимодействии генотипов растений с авирулентными клонами насекомого.

Ранее мы исследовали генетическую природу слабо выраженной устойчивости, которая наблюдается при взаимодействии образцов сорго, защищенных олигогенами, с вирулентными клонами *S. graminum*. Анализировали совместное наследование резистентности линий с генами *Sgr1* и *Sgr4* – *Sgr6* против авирулентных и вирулентных к ним клонов фитофага. Во всех случаях слабо проявляющаяся устойчивость оказалась не связана с неполным преодолением олигогена вирулентным клоном, а объяснялась эффектом малых генов (Radchenko et al., 2001). В опытах X. Xu с соавторами (Xu et al., 2023) ген *Rsg3* обеспечивал высокую устойчивость образца местного ячменя из Китая PI 565676 к биотипу *S. graminum* F и умеренную – к биотипу E, то есть наблюдали варьирование экспрессии гена *Rsg3* в пределах устойчивого класса.

В наших экспериментах отмечено сходное варьирование уровня проявления гена устойчивости у сорта 'Онохойский' при взаимодействии с авирулентными клонами тли. Утрата эффективности отчетливо проявляющегося гена устойчивости обуславливает экспрессию маскировавшихся ранее генов со слабым фенотипическим проявлением.

Заключение

В результате изучения 345 образцов ячменя из азиатской части РФ выделили 7 гетерогенных образцов, среди которых у трех местных образцов из Тувы (к-14714, к-14718, к-14733) выявлены растения с высоким уровнем устойчивости к краснодарской популяции *S. graminum*. Отчетливо выражена и устойчивость чистой линии, выделенной из сорта 'Онохойский' (к-16626, Бурятия). Установлено, что этот сорт защищен доминантным аллелем устойчивости к вредителю, который отличается от *Rsg1*, а также от аллелей, выявленных у образцов местного ячменя к-3904, к-4080 и к-3885 из Монголии. Кроме того, 'Онохойский' имеет слабо экспрессирующиеся гены устойчивости к *S. graminum*, которые проявляются в случае утраты эффективности главным геном устойчивости к обыкновенной злаковой тле.

References / Литература

Anstead J.A., Burd J.D., Shufran K.A. Over-summering and biotypic diversity of *Schizaphis graminum* (Homoptera: Aphididae) populations on noncultivated grass hosts. *Environmental Entomology*. 2003;32(3):662-667. DOI: 10.1603/0046-225X-32.3.662

Azhaguvel P., Mornhinweg D., Vidya-Saraswathi D., Rudd J.C., Chekhovskiy K., Saha M. et al. Molecular mapping of greenbug (*Schizaphis graminum*) resistance gene *Rsg1* in barley. *Plant Breeding*. 2014;133(2):227-233. DOI: 10.1111/pbr.12143

Edwards L.H., Smith E.L., Pass H., Morgan G.H. Registration of Post barley. *Crop Science*. 1985;25(2):363.

Gardenhire J.H., Chada H.L. Inheritance of greenbug resistance in barley. *Crop Science*. 1961;1(5):349-352.

Gardenhire J.H., Tuleen N.A., Stewart K.W. Trisomic analysis of greenbug resistance in barley, *Hordeum vulgare* L. *Crop Science*. 1973;13(6):684-685. DOI: 10.2135/cropsci1973.0011183X001300060029x

Merkle O.G., Webster J.A., Morgan G.H. Inheritance of a second source of greenbug resistance in barley. *Crop Science*. 1987;27(2):241-243. DOI: 10.2135/cropsci1987.0011183X002700020023x

Mornhinweg D., Armstrong J.S., Puterka G.J. New greenbug resistant sources in winter barley, *Hordeum vulgare*. *Southwestern Entomologist*. 2017;42(3):619-626. DOI: 10.3958/059.042.0301

Puterka G.J., Peters D.C., Kerns D.L., Slosser J.E., Bush L., Worrall D.W. et al. Designation of two new greenbug (Homoptera: Aphididae) biotypes G and H. *Journal of Economic Entomology*. 1988;81(6):1754-1759. DOI: 10.1093/jee/81.6.1754

Radchenko E.E. Cereal aphids (Zlakovye tli). In: *The study of the genetic resources of cereal crops for resistance to harmful organisms. Guidelines (Izucheniye geneticheskikh resursov zernovykh kultur po ustoychivosti k vrednym organizmam. Metodicheskoye posobiye)*. Moscow: Russian Academy of Agricultural Sciences; 2008. p.214-257. [in Russian] (Радченко Е.Е. Злаковые тли. В кн.: *Изучение генетических ресурсов зерновых культур по устойчивости к вредным организмам. Методическое пособие*. Москва: Россельхозакадемия; 2008. С.214-257).

Radchenko E.E., Abdullaev R.A., Akimova D.E., Zajtseva I.Y. Genetic diversity of barley accessions from Mongolia for greenbug resistance. *Ecological genetics*. 2022;20(3):175-182. [in Russian] (Радченко Е.Е., Абдуллаев Р.А., Акимова Д.Е., Зайцева И.Ю. Генетическое разнообразие образцов ячменя из Монголии по устойчивости к обыкновенной злаковой тле. *Экологическая генетика*. 2022;20(3):175-182). DOI: 10.17816/ecogen105875

Radchenko E.E., Dyatlova K.D., Akimova D.E., Zveinek I.A. Greenbug resistance in barley landraces from Uzbekistan. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2021;182(3):182-185. DOI: 10.30901/2227-8834-2021-3-182-185

Radchenko E.E., Kuznetsova T.L., Chumakov M.A., Loskutov I.G. Greenbug (*Schizaphis graminum*) resistance in oat (*Avena* spp.) landraces from Asia. *Genetic Resources and Crop Evolution*. 2018;65(2):571-576. DOI: 10.1007/s10722-017-0554-9

Radchenko E.E., Kuznetsova T.L., Zveinek I.A., Kovaleva O.N. Greenbug resistance in barley accessions from East and South Asia. *Russian Agricultural Sciences*. 2014;40(2):117-120. DOI: 10.3103/S1068367414020177

Radchenko E.E., Odintsova I.G., Vlasova T.V. Inheritance of a weakly expressed greenbug resistance in sorghum. *Russian Journal of Genetics*. 2001;37(10):1144-1149. DOI: 10.1023/A:1012352521382

Radchenko E.E., Zubov A.A. Genetic diversity of sorghum in greenbug resistance. *Russian Agricultural Sciences*. 2007;33(4):223-225. DOI: 10.3103/S1068367407040039

Shaposhnikov G.Kh. Aphid evolution in connection with specialization and changes of hosts (Evolutsiya tley v svyazi so spetsializatsiyey i smenoy khozyayev) [dissertation]. Leningrad: Zoological Institute of the USSR Academy of Sciences; 1967. [in Russian] (Шапошников Г.Х. Эволюция тлей в связи со специализацией и сменой хозяев: дис. ... докт. биол. наук. Ленинград: Зоологический институт АН СССР; 1967).

- Smith O.D., Schlehner A.M., Curtis B.C. Inheritance studies of greenbug (*Toxoptera graminum* Rond.) resistance in four varieties of winter barley. *Crop Science*. 1962;2(6):489-491.
- Xu X., Mornhinweg D., Bai G., Li G., Bian R., Bernardo A. et al. Characterization of *Rsg3*, a novel greenbug resistance gene from the Chinese barley landrace PI565676. *The Plant Genome*. 2023;16(1):e20287. DOI: 10.1002/tpg2.20287
- Xu X., Mornhinweg D.W., Bai G., Steffenson B., Bian R., Li G. et al. *Rsg1.a3*: A new allele conferring unique resistance to greenbug Biotype H at the *Rsg1* locus in *Hordeum vulgare* ssp. *spontaneum*. *Crop Science*. 2021;61(5):3578-3585. DOI: 10.1002/csc2.20581
- Xu X., Mornhinweg D., Bernardo A., Li G., Bian R., Steffenson B.J. et al. Characterization of *Rsg2.a3*: A new greenbug resistance allele at the *Rsg2* locus from wild barley (*Hordeum vulgare* ssp. *spontaneum*). *The Crop Journal*. 2022;10(6):1727-1732. DOI: 10.1016/j.cj.2022.01.010

Информация об авторах

Евгений Евгеньевич Радченко, доктор биологических наук, главный научный сотрудник, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44, eugene_radchenko@rambler.ru, <https://orcid.org/0000-0002-3019-0306>

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>

Ксения Дмитриевна Дятлова, доктор педагогических наук, профессор, Национальный исследовательский Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского, 603022 Россия, Нижний Новгород, пр. Гагарина, 23, xenia5204@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-9397-9304>

Дарья Евгеньевна Акимова, аспирант, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44, veronikadari@yandex.ru, <https://orcid.org/0000-0002-0657-1715>

Игорь Альбертович Звейнек, 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, izv-spb1@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0003-2266-6408>

Information about the authors

Evgeny E. Radchenko, Dr. Sci. (Biology), Chief Researcher, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, eugene_radchenko@rambler.ru, <https://orcid.org/0000-0002-3019-0306>

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>

Ksenia D. Dyatlova, Dr. Sci. (Pedagogy), Professor, Lobachevsky State University of Nizhny Novgorod, 23 Gagarina Ave., Nizhny Novgorod 603022, Russia, xenia5204@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-9397-9304>

Daria E. Akimova, Postgraduate Student, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, veronikadari@yandex.ru, <https://orcid.org/0000-0002-0657-1715>

Igor A. Zveinek, Cand. Sci. (Biology), Senior Researcher, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, izv-spb1@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0003-2266-6408>

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 10.07.2023; одобрена после рецензирования 12.09.2023; принята к публикации 05.12.2023. The article was submitted on 10.07.2023; approved after reviewing on 12.09.2023; accepted for publication on 05.12.2023.