

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ  
СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ НАУК

---

ВСЕРОССИЙСКИЙ НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ИНСТИТУТ  
РАСТЕНИЕВОДСТВА имени Н.И. ВАВИЛОВА ( ВИР )

---

**ТРУДЫ ПО ПРИКЛАДНОЙ БОТАНИКЕ,  
ГЕНЕТИКЕ И СЕЛЕКЦИИ**  
том 168



Редакционная коллегия

Д-р биол. наук, проф. *Н.И. Дзюбенко* (председатель), д-р биол. наук *О.П. Митрофанова* (зам. председателя), канд. с.-х. наук *Н.П. Лоскутова* (секретарь), д-р биол. наук *С.М. Алексанян*, д-р биол. наук *И.Н. Анисимова*, д-р биол. наук *Н.Б. Брач*, д-р с.-х. наук, проф. *В.И. Буренин*, д-р биол. наук, проф. *М.А. Вишнякова*, д-р биол. наук *С.Д. Киру*, д-р биол. наук *И.Г. Лоскутов*, д-р биол. наук *Е.К. Потокينا*, д-р биол. наук *Е.Е. Радченко*, д-р биол. наук *О.В. Солoduхина*, д-р биол. наук *Ю.В. Чесноков*, канд. биол. наук *Е.И. Гаевская*, канд. биол. наук *И.А. Звейнек*, канд. биол. наук *Т.Н. Смекалова*, *В.Г. Лейтан*

Ответственный редактор тома д-р биол. наук *Е.Е. Радченко*

САНКТ-ПЕТЕРБУРГ  
2011

УДК 633.1: 633.854.78: 634.2: 635.5: 575.1:581.573.4

**ТРУДЫ ПО ПРИКЛАДНОЙ БОТАНИКЕ, ГЕНЕТИКЕ И СЕЛЕКЦИИ. Т. 168. СПб.: ВИР, 2011. С. 174**

Представлены результаты изучения генетических ресурсов растений за последние годы, включая вопросы мобилизации, сохранения и использования. Обобщены данные по изучению генетических ресурсов растений на устойчивость к биотическим и абиотическим стрессорам, использованию молекулярных маркеров в исследованиях генетического разнообразия, развитию современных методов изучения генофонда растений. Показана роль генетических ресурсов в решении актуальных проблем селекции и растениеводства.

Табл. 42, рис. 9, библиогр. 634 назв.

Для ресурсоведов, генетиков, селекционеров, преподавателей ВУЗов биологического и сельскохозяйственного профиля.

**PROCEEDINGS ON APPLIED BOTANY, GENETICS AND BREEDING. V. 168. SPb:VIR, 2011. P. 174**

This publication presents the results of the latest researches on plant genetic resources, including the problems of their collecting, conservation and utilization. Summarized here are the data obtained during plant genetic resources studies in such fields as resistance to biotic and abiotic stressors, use of molecular markers in genetic diversity analyses, and development of modern research methods for plant diversity. The role of genetic resources in solving burning problems of plant breeding and crop production is highlighted.

Tabl. 42, fig. 9, bibl. 634.

Addressed to genetic resources experts, geneticists, plant breeders, and lecturers of biological and agricultural universities and colleges.

Рекомендовано к печати  
Ученым советом ГНУ ВИР Россельхозакадемии

© Государственное научное учреждение  
Всероссийский научно-исследовательский институт  
растениеводства имени Н.И.Вавилова  
Российской академии сельскохозяйственных наук  
(ГНУ ВИР Россельхозакадемии), 2011

ISSN 0202-3628

## УСТОЙЧИВОСТЬ ПШЕНИЦЫ К ЗЛАКОВЫМ ТЛЯМ

**Е. Е. Радченко**

Всероссийский научно-исследовательский институт растениеводства имени Н. И. Вавилова РАСХН,  
Санкт-Петербург, Россия, e-mail: [Eugene.Radchenko@rambler.ru](mailto:Eugene.Radchenko@rambler.ru)

### РЕЗЮМЕ

Приведены сведения об устойчивости генетических ресурсов пшеницы к злаковым тлям. Рассматривается вредоносность насекомых, типы и механизмы устойчивости растений. Обсуждаются возможности пополнения запаса эффективных генов устойчивости за счет изучения коллекции пшеницы, интрогрессии и создания мутантных форм. Представлен обширный материал по наследованию устойчивости пшеницы к тлям, а также селекционному использованию источников устойчивости.

**Ключевые слова:** пшеница, тли, устойчивость.

## APHID RESISTANCE IN WHEAT

**E. E. Radchenko**

N. I. Vavilov All-Russian Research Institute of Plant Industry of RAAS,  
St. Petersburg, Russia, e-mail: [Eugene.Radchenko@rambler.ru](mailto:Eugene.Radchenko@rambler.ru)

### SUMMARY

Data of wheat genetic resources resistance to cereal aphids are presented. Virulence as well as the categories and mechanisms of plant resistance are reviewed. The opportunities to replenish effective resistance genes through wheat genetic resources research, introgression and development of mutant forms are discussed. Extensive reference materials on aphid resistance inheritance in wheat and utilization of resistance sources in breeding practice are reviewed.

**Keywords:** wheat, aphids, resistance.

## Биологические особенности злаковых тлей

По особенностям развития и составу питающих растений тлей разделяют на две биологические группы: немигрирующие и мигрирующие. По месту питания можно выделить тлей, вредящих на надземных органах злаков и на корнях. Наиболее вредоносны и широко распространены тли, питающиеся на надземных органах пшеницы.

У немигрирующих тлей зимуют обычно яйца на листьях озимых зерновых, многолетних и диких злаковых. В южных регионах возможна зимовка взрослых особей. Весной отрождаются личинки, развивающиеся в бескрылых самок-основательниц. Последние размножаются партеногенетически и дают несколько поколений. Появляющиеся крылатые самки-расселительницы перелетают на другие растения, в том числе и на яровые злаки, где продолжают размножаться. Число поколений и плодовитость тлей зависят преимущественно от погодных условий. После уборки яровых культур насекомые питаются на падалице, дикорастущих злаках, а затем мигрируют на всходы озимых. Осенью, с наступлением похолодания, появляются самки-полоноски, которые отрождают личинок, превращающихся в крылатых самцов и бескрылых самок. После спаривания самки откладывают зимующие яйца [5, 22, 23]. Из немигрирующих видов наиболее вредоносны обыкновенная злаковая тля – *Schizaphis (Toxoptera) graminum* Rond., большая злаковая тля – *Sitobion (Macrosiphum) avenae* F., ячменная (русская пшеничная) тля – *Diuraphis noxia* (Mordvilko) (*Brachycolus noxius* Mordv.) и кукурузная тля – *Rhopalosiphum maidis* Fitch.

Мигрирующие тли живут на злаках только летом, а осенью переселяются на свои первичные растения-хозяева, обычно древесные или кустарниковые. На них насекомые зимуют в фазе яйца. Весной из яиц отрождаются личинки, дающие начало многочисленным колониям на листьях [5, 22]. Ухудшение условий жизни на деревьях вынуждает тлей к перемене образа жизни. Г. Х. Шапошников связывает это ухудшение с усилением в тканях растений процессов синтеза органических веществ, влекущих за собой обеднение тканей листьев белковым азотом, уменьшением содержания в растениях воды, повышением концентрации сока и его осмотического давления [46, 49, 50]. Появляющиеся крылатые расселительницы мигрируют на злаки, где тли размножаются партеногенетически в течение лета. Осенью появляются крылатые особи, которые переселяются на первичные кормовые растения. Появление ремигрантов и последующего обоеполого поколения в большинстве случаев стимулируется коротким фотопериодом в сочетании с понижением температуры [46]. Из мигрирующих видов наибольшее значение имеют обыкновенная черемуховая – *Rhopalosiphum padi* L. и розанно-злаковая – *Metopolophium dirhodum* Walk. тли.

### Вредоносность злаковых тлей

Питание злаковых тлей может существенно снизить урожайность зерновых культур. По данным ВИЗР питание одной тли снижает массу зерновки пшеницы примерно на 5 мг [43]. Потери зерна в степной зоне Украины составляют в среднем 2,6–5,4 ц/га [42]. В лесостепи северного Зауралья масса 1000 зерен пшеницы в результате питания обыкновенной злаковой тли снижалась на 18%, а большой злаковой тли – на 5,5–9,5% [58].

Степень вредоносности злаковых тлей зависит от численности вредителей и сроков заселения ими растений, а также от продолжительности питания насекомых [7, 26, 63, 172, 261]. Наибольший вред озимым и яровым посевам вредители наносят при миграции на поля в фазу всходов [240]. В Черкасской области при наличии на одном растении озимой пшеницы 4–6 тлей урожай снижался на 0,9–1,5%, 10–15 тлей – на 1,5–2%, 25–30 – на 4% [2]. В Харьковской области в зависимости от степени заселения озимой пшеницы большой злаковой тлей общая масса зерна снижалась на 10,4–59,7%, а масса 1000 зерен – на 8,73–44,1% [3]. В опытах L. Varabas [73] уже при питании трех особей большой злаковой тли на 1 колос озимой пшеницы в фазе цветения число зерен в колосе снижалось на 3,1 (6,5%), масса зерна в колосе – на 0,34 г (18,2%), масса 1000 зерен – на 6,2 г (15,0%).

Вредоносность тлей выражается также и в снижении посевных качеств семян: всхожести и энергии прорастания [2, 7, 42, 261]. Большое значение при этом имеет то, что питание тлей способствует заражению семян вредной микрофлорой [1, 42, 317]. Снижаются и другие потребительские качества зерна. Так, питание большой злаковой тли на пшенице приводит к ухудшению качества муки [182]. В то же время ряд исследователей не отмечает снижения всхожести поврежденных тлями семян [43, 172, 316].

Большая злаковая и розанно-злаковая тли, питаясь на листьях, «перехватывают» ассимиляты, транспортирующиеся в колосья. Поэтому листья, на которых находились насекомые, имеют большее содержание азота по сравнению с неповрежденными [316, 317]. В результате питания трех видов тлей на растениях пшеницы сорта Express отмечено существенное снижение общего содержания фосфора и натрия в корнях. Кроме того, питание черемуховой тли вызывало снижение относительного содержания фосфора в листьях, что не отмечалось для других видов тлей [90]. Питание 15–20 особей большой злаковой тли на пятые сутки снижало содержание сахаров в листьях на 13–21%, а в колосьях – на 14–30% [27]. А. М. Сумароков [42] и Г. В. Байдык [4] указывают, что при заселении озимой пшеницы насекомыми в поврежденных растениях увеличивается содержание простых соединений углеводного комплекса (сахаров) и уменьшается содержание полисахаров (крахмала), что указывает на гидролитическую направленность обменных процессов при питании тлей. В зерне, собранном с поврежденных растений, значительно

снижается процентное содержание белка [154, 316, 317]. Питание ячменной тли на восприимчивых растениях пшеницы обуславливает селективное ингибирование синтеза и накопления протеинов, необходимых для нормальной жизнедеятельности растений [243]. Степень изменения биохимического состава зависит от сроков заселения растений. Зерно пшеницы, поврежденное большой злаковой тлей в фазу колошения, имеет на 0,8–1,8% белка меньше по сравнению с поврежденным в фазу цветения, сырой клейковины – на 0,6–1,7% [30].

Питание ячменной тли на пшенице вызывает снижение содержания хлорофилла [301], а заселение обыкновенной злаковой тлей может повлечь за собой увеличение восприимчивости зерновых культур к заморозкам [167].

Потери урожая вследствие питания тлей могут быть обусловлены также размножением сапрофитных грибов на выделениях насекомых. В полевом опыте R. Rabbinge et al. [258] при численности 35 тлей на стебель потери урожая составили 700 кг/га, из них 72% за счет прямого вреда, 28% – за счет сапрофитов.

Известно, что тли являются главными переносчиками вирусных заболеваний. В больных растениях обычно возрастает концентрация свободных аминокислот, что, видимо, благоприятствует большей плодовитости тлей и появлению крылатых особей [138, 202]. Кроме того, ярко-желтая окраска зараженных растений привлекает крылатых тлей [61]. Вследствие довольно слабой способности злаковых тлей отличать кормовое растение от не кормового, эти вредители могут быть важными переносчиками вирусных заболеваний свеклы и картофеля [168, 312].

Отмечена взаимосвязь заселения зерновых культур тлями с зараженностью растений грибными заболеваниями. Так, питание вредителей на озимой пшенице может способствовать поражению культуры септориозом [74], а взаимодействие тлей и возбудителя бурой ржавчины на пшенице приводит к изменению свойств растений в направлении, благоприятном для ржавчины и неблагоприятном для развития тлей [28].

На степень вредоносности злаковых тлей существенное влияние могут оказывать климатические факторы и агротехника выращивания сельскохозяйственных культур. В засушливых условиях вредоносность тлей значительно возрастает [12, 51], а ливневые дожди, смывающие насекомых с растений, уменьшают численность и, следовательно, вредоносность тлей [300]. Ранние посевы озимых и поздние посевы яровых культур повреждаются в большей степени [25, 26, 111, 300]. Поврежденность зерновых культур тлями зависит от предшественника. Например, сев по черному пару снижает вредоносность [7, 26, 41]. Норма высева семян также влияет на численность насекомых: разреженные посевы заселяются тлями обычно сильнее [11, 71, 158]. Поливные участки заселяются тлями больше, чем богарные [1, 10].

На размножение злаковых тлей существенное влияние оказывает уровень минерального питания. Например, внесение фосфорных и калийных удобрений ускоряет рост растений и снижает вредоносность насекомых [33, 34]. Применение азотных удобрений способствует развитию тлей [41, 107, 149].

Численность вредителей могут существенно ограничивать афидофаги, а также различные заболевания тлей [35, 136]. В то же время максимум численности паразитов и хищников сдвинут на более поздние сроки по сравнению с пиком численности тлей. Поэтому энтомофаги обычно не способны сдерживать размножение вредителей [6, 109, 267].

### **Типы и механизмы устойчивости**

Существенно ограничить вредоносность тлей может устойчивость растений. У пшеницы обнаружены все три типа (категории) устойчивости растений к тлям согласно общепринятой классификации Р. Пайнтера [32]: непригодность, антибиоз и выносливость (толерантность).

Предпочтение и отсутствие предпочтения означают совокупность признаков растения и реакций насекомого, способствующих или противодействующих использованию данного растения или сорта для откладки яиц, в качестве пищи, в качестве укрытия или для тех и других целей одновременно. В последнее время для обозначения этого типа устойчивости обычно используют термин «антиксеноз» [171]. Считается, что антиксеноз не снижает численности насекомых и побуждает вредителей мигрировать на другие растения [277], т. е. полезен при частом чередовании культур [159]. Вследствие относительно слабой способности тлей отличать кормовое растение от некормового [60] антиксеноз, видимо, имеет меньшее значение в сравнении с другими типами устойчивости.

Антибиоз, который обозначает способность растения предупреждать, подавлять или уничтожать проявления жизни насекомого [32], является основным типом устойчивости. Вместе с тем насекомые могут преодолеть антибиотическое воздействие растений путем образования внутривидовых форм, что, в частности, характерно для тлей вследствие их биологических особенностей [159].

Выносливость (толерантность) – такая форма устойчивости, при которой растение оказывается способным расти и размножаться или в значительной мере компенсировать наносимый ему вред при численности насекомого, достаточной для повреждения поражаемого сорта [32]. Необходимо отметить, что на выносливых растениях сохраняются благоприятные условия для существования вредителей. Поэтому толерантные сорта, так же как и неустойчивые, являются источником распространения вредителей, что снижает их иммунологическую ценность [277].

По мнению Р. Пайнтера [32] категории устойчивости обычно оказываются проявлением независимых наследственных особенностей, действие которых тем не менее связано между собой. С другой стороны, все типы устойчивости могут проявляться одновременно у одного растения-хозяина и, более того, могут обуславливаться одним и тем же фактором. Так, циклические гидроксамовые кислоты и индольные алкалоиды, содержащиеся в растениях злаковых культур, могут обуславливать и антиксеноз, и антибиотическую устойчивость к тлям [64, 103].

При отсутствии легко тестируемых маркерных признаков антиксеноза и антибиоза литературные сведения о взаимосвязях между типами устойчивости скудны и довольно противоречивы. С помощью пшенично-ячменных дополненных линий в пяти хромосомах локализовали несколько генов антиксеноза, антибиоза и толерантности [92]. Различные типы устойчивости пшеницы и амфиплоидов тритордеума (*Hordeum chilense* × *Triticum turgidum*, 2n = 42) к *S. graminum* и *D. noxia* контролировались разными генами [93, 96]. Анализ устойчивости 26 образцов пшеницы к ячменной и обыкновенной злаковой тлям выявил различие генетических систем, контролирующих три типа устойчивости к насекомым и, более того, продолжительность развития и плодовитость тлей (т. е. проявления антибиоза) контролируют также разные гены [97]. Образцы пшеницы с генами *Gb3*, *Gbx* и *Gbz* характеризуются тремя типами устойчивости к биотипам E и I обыкновенной злаковой тле, однако при взаимодействии с биотипом K антиксеноз не обнаруживается [323]. С другой стороны, у почти изогенной линии TXGBE273 с геном устойчивости *Gb3* к *S. graminum* проявляются все 3 типа устойчивости к тле, которые не были выявлены у восприимчивого аналога TXGBE281 [307]. В наших опытах соматоклональный мутант, в отличие от исходного сорта пшеницы Orofen, обладал и антиксенозом, и антибиозом к *S. graminum*. Повышение при мутагенезе уровня одновременно двух типов устойчивости свидетельствует о возможном тождестве их генетического контроля [260]. Сопряженное проявление антиксеноза и антибиоза к обыкновенной черемуховой тле наблюдали у F<sub>3</sub> гибридов пшеницы Дельфи 400 × Siete Cerros 66 [40]. На наш взгляд, хотя возможен различный генетический контроль антиксеноза и антибиоза, гораздо чаще отмечается их тождество. В то же время можно достаточно уверенно утверждать, что генетическая природа выносливости отличается от антиксеноза и антибиоза. Толерантность обычно связывают с

быстрыми темпами развития и высокой компенсаторной реакцией растений – т. е. неспецифичными по отношению к вредителям генетическими системами.

Н. И. Вавилов [9] естественный (врожденный) иммунитет растений к вредным организмам подразделял на родовой и видовой (связан со специализацией паразитов) и сортовой иммунитет, который может быть активным (физиологический: связан с активной реакцией клеток хозяина, сопровождается физиологическими и химическими реакциями, новообразованиями), структурным (пассивный, механический: обусловлен морфологическими и анатомическими особенностями сортов), химическим (пассивный) либо обуславливаться уходом растений от поражения в силу скороспелости. Иммунитет по Н. И. Вавилову – взаимодействие слагаемых. В обширной литературе обсуждаются механизмы пассивного, а в последнее время, и активного иммунитета пшеницы к тлям.

S. J. Watson, A. F. G. Dixon [302] предпочтение большой злаковой тлей колосьев ячменя по сравнению с пшеницей объясняют различиями в структуре колоса этих злаков. Виды и сорта пшеницы с плотным колосом заселяются большой злаковой тлей слабее, чем рыхлоколосые формы [13-15]. Безостые разновидности мягкой пшеницы обычно менее устойчивы к тлям по сравнению с остистыми [16, 31, 52]. Плодовитость большой злаковой тли, питающейся на остях, на 22% меньше по сравнению с насекомыми, питавшимися на других частях колоса [59]. В то же время по данным Г. Б. Шура-Бура [53] остистые сорта мягкой пшеницы заселялись большой злаковой тлей более интенсивно, чем безостые. С. Е. Каменченко [16] найдено, что образцы твердой пшеницы разновидностей леукурум и гордеиформе менее устойчивы к тлям, чем сорта разновидности мелянопус, но Г. Б. Шура-Бура [53] отметила несколько меньшую степень заселенности образцов, относившихся к разновидности гордеиформе, по сравнению с мелянопус. Н. А. Михайлова [21] слабое заселение колосьев однозернянки *T. monosocum* L. большой злаковой тлей связывает с черепицеобразным расположением колосков.

Литературные сведения о связи опушения с устойчивостью растений к злаковым тлям несколько противоречивы. Согласно исследованиям ряда ученых густота и длина трихом не являются признаками, маркирующими устойчивость пшеницы к обыкновенной злаковой тле [8, 284]. Опушение листьев озимой пшеницы не снижает заселенность растений обыкновенной черемуховой тлей [235, 236]. В наших экспериментах длинные трихомы не препятствовали успешному питанию *R. padi*. Вместе с тем, не исключено воздействие густого опушения на тлю. Так, наиболее устойчивые образцы Дельфи 400 и Карагандинская 2 характеризуются плотным опушением листьев [37]. Имеются данные, что при питании черемуховой тли на сортах пшеницы с густым опушением листьев темпы нарастания численности были значительно ниже, тли вели себя более беспокойно [263]. Листья образца PI 137739, который характеризуется выраженным антиксенозом к *D. noxia*, имеют длинное опушение [218]. Антиксеноз синтетических гексаплоидов (*T. dicocum* × *Ae. tauschii*) к ячменной тле также связывается с опушением листьев [175].

В опытах Н. J. V. Lowe [193, 195] линии пшеницы, лишенные воскового налета, были более устойчивы к большой злаковой тле, чем покрытые налетом. X. Ni с соавторами [220] изучали связь воскового налета с устойчивостью к *D. noxia*. Ультраструктура и химический состав эпикутикулярного воска на листьях устойчивого и восприимчивого сортов пшеницы были сходны и отличались от структуры и состава воска на листьях восприимчивого сорта ячменя Mогех, а также устойчивого сорта овса Border, которые в свою очередь почти не различались между собой. Удаление воска существенно не изменяло пищевое поведение и плодовитость тли: Mогех оставался наиболее благоприятным хозяином, Border – наиболее устойчивым. Устойчивые к злаковым тлям образцы пшеницы обычно имеют утолщенную склеренхиму [29].

Литература о веществах, вырабатываемых растениями для защиты от фитофагов, чрезвычайно обширна. Широко обсуждается роль вторичных метаболитов растений – терпеноидов, фенолов, флавоноидов, алкалоидов, глюкозинолатов и др. Активную защитную

роль выполняют белковые соединения, прежде всего ингибиторы гидролаз фитофагов (протеиназ,  $\beta$ -амилаз и др.) и лектины. Эти вещества присутствуют главным образом в запасующих органах растений, а повреждение насекомыми индуцирует их накопление.

Большая численность злаковых тлей обычно наблюдается на пшенице с меньшей концентрацией нитратов в растительном соке на ранних стадиях роста [151]. Листья неустойчивых сортов озимой пшеницы характеризуются повышенным содержанием связанных и свободных аминокислот [29, 100, 225]. Устойчивость к тлям связана также с высоким содержанием фенолов и флавоноидов в тканях растений [29, 120, 183, 225]. Антибиотическая устойчивость озимой пшеницы к большой злаковой тле тесно коррелирует с высокими значениями «индекса токсичности», который отражает отношение содержания в растении свободных фенолов к содержанию свободных аминокислот [100, 224]. При питании на сортах пшеницы с повышенным содержанием фенолов тли секретируют значительно больше пероксидазы и полифенолоксидазы [227]. Показана возможность детоксикации тлями фенолов и других опасных метаболитов, присутствующих в тканях растений [226, 239]. В то же время считают, что большая злаковая тля не может эффективно нейтрализовать растительные фенолы [292].

Толерантность пшеницы и ячменя к обыкновенной злаковой тле тесно связана с концентрацией свободных ауксинов в растениях и способностью насекомого извлекать эти фитогормоны. Толерантные сорта содержат меньше ауксинов [206, 207].

Устойчивость зерновых культур к обыкновенной злаковой тле может быть обусловлена повышенным содержанием бензилового спирта [163]. Однако метаболиты бензилового спирта не влияют на репродукцию этой тли [162, 164].

Ряд исследователей отмечает токсическое и антифидантное действие циклических гидроксамовых кислот, присутствующих в растениях зерновых культур (ДИМБОА, ДИБОА) и родственных им соединений – бензоксазолинонов (МБОА, ВОА), на злаковых тлях. Различные виды семейства Gramineae с относительно высокой концентрацией гидроксамовых кислот устойчивы к обыкновенной злаковой и розанно-злаковой тлям [65, 66, 104, 324]. Показана также связь высокого содержания гидроксамовых кислот в растениях пшеницы с устойчивостью к большой злаковой и черемуховой тлям [286]. Токсическое действие ДИМБОА больше, чем МБОА [65]. Исследование продукта распада глюкозидов гидроксамовой кислоты – ВОА (бензоксазолин-2-он) – показало, что мишенью действия этого вещества является энергетический обмен [222]. Наиболее высокая концентрация гидроксамовых кислот у злаков обнаруживается в молодых растениях [66, 324]. Гены, ответственные за накопление ДИМБОА в проростках пшеницы, локализованы в хромосомах 4A и 5B [223]. У пшеницы идентифицировали контролирующие синтез ДИМБОА и ДИБОА гены *TaVx1 – TaVx5* – ортологи генов *Vx1 – Vx5*, идентифицированных ранее у кукурузы. Гены локализованы в геномах А, В и D: *TaVx1A–TaVx5A*, *TaVx1B–TaVx5B* и *TaVx1D–TaVx5D*. Гомологи, локализованные в геноме В, вносят наиболее высокий вклад в биосинтез гидроксамовых кислот гексаплоидной пшеницы [231-233].

В ряде опытов не наблюдали явной взаимосвязи между содержанием ДИМБОА в растениях пшеницы и степенью заселения тлями. Полагают, что устойчивость обуславливается совместным действием ДИМБОА и других соединений – таких, как аконитовая кислота [166]. В опытах X. Ni, S. S. Quisenberry [219] с образцами, защищенными генами устойчивости к ячменной тле *Dn1*, *Dn2* и *Dn5* и соответствующими почти изогенными линиями, созданными на основе сорта Vetta, лишь у линий с геном *Dn5* отмечена повышенная концентрация ДИМБОА. В то же время *Dn5* и гены, контролирующие биосинтез ДИМБОА, локализованы в разных хромосомах. Установлена также возможность детоксикации гидроксамовых кислот при поглощении большой злаковой тлей сока растений пшеницы [184].

Детеррентами питания обыкновенной злаковой тли являются и дитерпеновые кислоты. Тестирование 11 кислот показало широкий размах детеррентной активности этих соединений [265].

Перечисленные выше вещества вторичного обмена концентрируются обычно в запасающих тканях. Поэтому насекомые, проникающие преимущественно межклеточно во флоэму, могут избегать вредного воздействия данных соединений [118, 120, 265]. Полисахаридный матрикс играет важную роль в становлении взаимоотношений злаковых тлей с растениями-хозяевами: большинство полисахаридов подавляет акт питания обыкновенной злаковой тли [89]. Важная роль может принадлежать структуре пектина – биополимера, который функционирует у растений как межклеточный цемент и влияет на способность стилетов тлей проникать во флоэму [119].

Растения, характеризующиеся наиболее быстрым прохождением уязвимых для насекомых этапов органогенеза (по классификации Ф. М. Куперман [19] это обычно I-II и VIII-IX этапы), меньше страдают от повреждения тлями. Раннеспелые сорта пшеницы более устойчивы к обыкновенной злаковой [25, 71] и другим видам тлей [31, 235].

Пшеница в большей степени реагирует на раннее повреждение обыкновенной злаковой тлей по сравнению с ячменем, который быстро растет и рано начинает куститься [25]. Повышенную вредоносность тлей на твердой пшенице по сравнению с мягкой С. Е. Каменченко и Б. С. Якушев [17] связывают с меньшей компенсаторной реакцией растений.

Устойчивость зерновых культур к тлям может изменяться в зависимости от возраста растений. Так, большая злаковая тля в фазу всходов наносит больший вред ячменю по сравнению с пшеницей, но взрослые растения ячменя страдают от повреждения тлей меньше, чем пшеница [63].

В последнее время активно изучаются механизмы индуцируемой (активной – по Н. И. Вавилову) устойчивости пшеницы к тлям. Используя почти изогенные линии пшеницы (восприимчивую и с геном устойчивости *Gb3* к *S. graminum*), Y. Weng с соавторами [309] выявили проявление системной устойчивости растений, индуцированной питанием насекомого. Показано, что заселение пшеницы *D. noxia* индуцирует накопление в растениях фенолов и PR-белков (pathogenesis-related proteins) [293, 294]. Так, фитофаг индуцирует в сортах с геном устойчивости *Dn1* накопление хитиназы и  $\beta$ -1,3-глюканазы, которые играют важную роль в процессах, ведущих к появлению сверхчувствительной реакции растительной ткани [77, 295-297]. При этом основными элиситорами (индукторами) устойчивости, видимо, являются гликопротеины [212]. Узнавание растением питающихся тлей приводит к активации сигнальных систем, при этом многократно повышается концентрация таких соединений, как жасмоновая и салициловая кислоты, этилен и др. [273]. Показано, например, что узнавание растениями ячменной тли осуществляется с помощью НАДФ-оксидазной сигнальной системы. Питание *D. noxia* на устойчивом сорте Tugela DN приводило к быстрому накоплению пероксида водорода и салициловой кислоты, а также к повышению активности пероксидазы [213, 214]. Изучение дифференциальной экспрессии генов при питании ячменной тли на пшенице с геном устойчивости *Dnx* позволило выявить последовательности, сходные с *Pto* и *Pti* – генами, которые участвуют во взаимодействии томата и бактерии *Pseudomonas savastanoi* по правилу «ген для гена» [83]. В заселенных ячменной тлей растениях с экспрессирующимся геном *Dnx* выявлено свыше 180 генов, связанных с сигнальными и защитными функциями. Показано также, что важная роль в узнавании фитофага может принадлежать липоксигеназной сигнальной системе [275]. Заселение двумя биотипами *D. noxia* растений с геном устойчивости *Dn7* приводило к активации нескольких сигнальных систем –  $Ca^{2+}$ -фосфоинозитольной, липоксигеназной, НАДФ-оксидазной. В растениях, на которых питалась тля биотипа RWA1, выявлена дифференциальная экспрессия большего числа генов по сравнению с растениями, заселенными RWA2 (биотип с более широким спектром вирулентности) [81, 177]. Исследование экспрессии генов при заселении *D. noxia* почти изогенных линий, характеризующихся разными типами устойчивости – Tugela-*Dn1* (антибиоз), Tugela-*Dn2* (толерантность) и

Tugela-Dn5 (антиксеноз и слабый антибиоз) – позволило выявить и различие активирующихся в растениях сигнальных систем [82].

### Взаимодействие злаковых тлей с растениями

Тли всегда полиморфны и гетерогонны: в их жизненных циклах наряду с самцами и нормальными самками, которые откладывают зимующие яйца, развивается от 1 до 10–20 и более поколений партеногенетических самок [48]. По мнению А. К. Мордвилко [24], эволюция тлей шла параллельно с эволюцией растений от нескольких одинаковых поколений крылатых половых особей к гетерогонии (чередованию обоеполого поколения с девственными). Обычно немигрирующая (автецийная) форма находится в худших условиях существования по сравнению с мигрирующей (гетерецийной); с гетерецией заканчивается эволюция циклов у тлей.

Присущая тлям гетерогония обеспечивает комбинацию преимуществ бисексуального размножения и партеногенеза. При массовом размножении партеногенетических поколений весной и летом происходит быстрое увеличение популяций тлей. Каждая особь воспроизводит себе подобную, что благоприятствует сохранению в популяциях любой вариации кариотипа, все мутации фиксируются. Осеннее амфигонное поколение позволяет тлям выжить благодаря продуцированию зимующих яиц и служит источником генетической изменчивости. Эти адаптивные механизмы привели к распространению тлей во всем мире, с наибольшим обилием в умеренном климате. Высокая способность многих видов к модификации жизненных циклов обеспечивает тлям широкие адаптации к изменчивым условиям окружающей среды [80, 114, 311].

Таким образом, генетическое разнообразие клоновых популяций тлей обеспечивается за счет генных и хромосомных мутаций, рекомбинации и ассимиляции иммигрантов. Гетерогенность популяций предоставляет материал для естественного отбора [79, 270]. По мнению Г. Х. Шапошникова [47, 49], не только виды, подвиды, расы и биотипы, но и отдельные клоны и даже особи тлей проявляют неодинаковый диапазон специфичности к хозяевам и обладают различной приспособляемостью к новому корму. Одной из причин увеличения пластичности тлей может быть длительное воздействие на них измененных условий жизни, в особенности измененного пищевого режима. С другой стороны, виды, сорта, популяции и даже клоны растений различаются по их восприимчивости к тлям.

Генетическая адаптация тлей к кормовым растениям – широко распространенное и хорошо документированное явление. Внутривидовые формы тлей, дифференциально взаимодействующие с генотипами растения-хозяина, обозначают термином «биотип» [303]. Биотипы различаются по вирулентности, т. е. по способности преодолевать устойчивость растения-хозяина [250].

Генетические механизмы отношений паразита и хозяина, а также их совместной эволюции стали понятны после работ Х. Флора, который исследовал генетику устойчивости льна к ржавчине и генетику вирулентности возбудителя этого заболевания *Melampsora lini*. Согласно постулату Х. Флора «ген для гена», каждому гену устойчивости хозяина соответствует специфичный ему ген вирулентности паразита. Мутация вирулентности у паразита обуславливает потерю эффективности гена устойчивости хозяина [134]. По Х. Флору гены устойчивости обычно доминантны, так как они эволюционно более старые, вирулентность паразита (ведомого партнера) – рецессивна.

Устойчивость наблюдается в случае взаимодействия доминантного (функционального) аллеля гена устойчивости с доминантным (нефункциональным) аллелем гена вирулентности. Чувствительная реакция наблюдается в случае, если взаимодействующие аллели одного или обоих партнеров находятся в гомозиготном рецессивном состоянии. Считается, что устойчивость и авирулентность имеют «плюс»

функции (взаимодействующие продукты генов), восприимчивость и вирулентность – «минус» функции.

Отношения «ген для гена» достаточно обоснованно (т. е. по результатам изучения генетики вирулентности) продемонстрированы для значительного числа пар паразит – хозяин, в том числе и для системы взаимодействия обыкновенная злаковая тля – пшеница [250]. Эксперименты с тремя биотипами *S. graminum* С, Е и F показали, что вирулентность к гену устойчивости пшеницы *Gb2* или *Gb3* определяется у тли двумя рецессивными генами и доминантным модификатором (модификаторами), эпистатичным по отношению к одному из этих генов. Тем не менее, авторы считают наблюдаемое взаимодействие соответствующим схеме «ген для гена» в случае, если разные гены вирулентности контролируют один и тот же генный продукт.

Те же данные можно объяснить ближе к классическому пониманию отношений «ген для гена». Если предположить, что гены *Gb2* и *Gb3* представляют собой два тесно сцепленных гена устойчивости в каждом случае, то для их преодоления потребуется по два гена вирулентности у тли. В пользу сцепления генов, наследуемых как один ген *Gb2* или *Gb3*, свидетельствуют следующие данные. Известно, что ген *Gb2* сорта Amigo, который перенесен от ржи Insave FA, обуславливает антибиоз и выносливость к биотипу С, но неэффективен к Е. Исходный сорт ржи обладает тремя типами устойчивости к обоим биотипам, т. е. защищен по крайней мере двумя генами, один из которых не был перенесен в пшеницу. Вместе с тем Amigo характеризуется непригодностью к биотипу Е, но не к С [283]. Вероятно, второй ген сорта Amigo со слабым эффектом маскировался действием главного гена устойчивости к биотипу С. Образец Largo, несущий ген *Gb3* от *Aegilops tauschii*, обладает антибиозом и толерантностью к биотипам С и Е. В одних экспериментах была выявлена также непригодность [283], в других – нет [291]. Показано, что Largo неустойчив к биотипу В, однако, как и в предыдущем случае, сохранил некоторый антиксеноз [304]. Кроме того, гибрид F<sub>1</sub> Amigo × Largo более устойчив к биотипу Е по сравнению с Largo [246]. Аддитивное действие генов здесь можно объяснить присутствием малого гена устойчивости к биотипам С и Е у сорта Amigo. В настоящее время получены данные, свидетельствующие о том, что устойчивость Largo и его производных контролируется мультиаллельными комплементарными генами, т. е. *Gb3* должен быть одним из выявленных локусов [180].

Литературные данные о специфическом взаимодействии злаковых тлей с генотипами хозяина довольно многочисленны. Впервые в 1947 г. различия по способности питаться на определенных сортах пшеницы и ячменя были обнаружены между популяциями *S. graminum* в США [106], однако целенаправленные исследования внутривидовой изменчивости вредителя не проводились до 60-х годов прошлого века. С 1961 по 1997 гг. в США было идентифицировано 10 биотипов тли, дифференциально взаимодействующих с различными растениями-хозяевами: А – С, Е – К [148]. При тестировании собранных в четырех штатах клонов тли на 16-ти дифференциаторах (образцы сорго, пшеницы, ячменя и ржи) выявили 16 клонов с тринадцатью неизвестными ранее фенотипами вирулентности [85], а в 2010 г. появилось сообщение об обнаружении 13-ти новых биотипов [310].

В 1961 г. был идентифицирован биотип, который преодолел устойчивость образцов пшеницы CI 9058 и Dickinson selection 28A. Новая внутривидовая форма была обозначена как биотип В [314]. Последующее обозначение биотипов с помощью букв алфавита отражает последовательность обнаружения адаптации насекомого к широкому кругу растений-хозяев (пшеница, сорго, ячмень, овес, рожь, дикие травы). Обычно новую внутривидовую форму в США выявляют при заметном увеличении поврежденности устойчивых сортов той или иной культуры. Так, биотип С отличается от предыдущего, прежде всего, способностью сильно повреждать устойчивые ранее образцы сорго [145]. В 1979–1980 гг. выявлен биотип Е [246]. Устойчивые к предыдущему биотипу сорт пшеницы Amigo и тритикале Gaucho стали сильно повреждаться тлей, хотя и сохранили некоторый антиксеноз [246, 252, 283]. Тли биотипа Е,

благодаря повышенной активности полисахаразы и пектинметилэстеразы, обладали большей способностью гидролиза пектиновых веществ для проникновения во флоэму [118]. Биотип F и A сходны по способности повреждать ряд сортов зерновых культур, однако различаются по вирулентности к сорту пшеницы Amigo и по морфологическим признакам [169]. Идентифицированы также биотипы G и H [251]. Тля биотипа G повреждает многие источники устойчивости пшеницы и не повреждает сорт ячменя Wintermalt, неустойчивый к биотипам A – F. «Ячменный» биотип H стал сильно повреждать сорт ячменя Post, ранее устойчивый ко всем известным внутривидовым формам. В 1990 г. на посевах устойчивых к биотипу E гибридов сорго в штате Канзас найден биотип тли I. Доноры устойчивости пшеницы сохранили свою эффективность [146]. Биотип J авирулентен к сортам-дифференциаторам пшеницы, включая неустойчивый контроль Triumph 64, однако сильно повреждает сорт ячмень Post [76]. В 1997 г. описан очередной «сорговый» биотип K, вирулентный к образцу PI 550610 [148]. Наиболее широко распространены в США биотипы E и I.

Первоначально нашли, что некоторые образцы пшеницы, устойчивые к ячменной тле в Южной Африке, неустойчивы в США [229]. Исследование вирулентности к образцам ячменя, тритикале и пшеницы восьми изолятов *D. noxia* из различных стран подтвердило наличие дифференциального взаимодействия тли с генотипами хозяина. Наиболее вирулентным оказался изолят вредителя из Киргизии [247]. Сорта, устойчивые к *D. noxia* в Южной Африке, были восприимчивы в Венгрии [75]. В 2003 г. в штате Колорадо на посевах сорта Prairie Red, защищенного геном устойчивости *Dn4*, наблюдали вспышку размножения вредителя. Новая внутривидовая форма (биотип 2, позднее обозначенный как RWA2) сильно повреждает все выявленные ранее доноры устойчивости, за исключения форм с геном устойчивости *Dn7* [142, 241]. За короткое время новый биотип стал доминировать (73–95%) на посевах пшеницы и ячменя, по крайней мере, в четырех штатах [248]. Устойчивостью к RWA2 обладают образцы CI 2401 из Таджикистана и 03GD1378027 (селекционная линия, в родословной которой присутствует образец из Южной Африки, несущий ржаную транслокацию) [253]; умеренная устойчивость выявлена у линии 02 Altus 162, в родословной которой есть образец местной пшеницы из Афганистана PI 361836 [241]. В результате скрининга 761 коллекционного образца выделили 10 местных форм пшеницы с высокой устойчивостью к новому биотипу тли [102]. Показано влияние температуры на жизнеспособность биотипов RWA1 и RWA2 [209]. Биотип RWA2 характеризуется более широким спектром вирулентности и хорошо приспособлен к повышенной температуре воздуха [165]. В 2003 г. выявлены 3 новых биотипа тли (RWA3 – RWA5), причем один из них сильно повреждает образцы-носители генов *Dn1 – Dn9* [86], а затем – биотипы RWA6 – RWA8 [305].

Имеются данные о внутривидовой дифференциации и других видов злаковых тлей. Известно 5 биотипов кукурузной тли, среди которых «пшеничным» является KS-5, сильно повреждающий устойчивую ранее пшеницу Тимофеева [313]. В наших экспериментах выявлено дифференциальное взаимодействие большой злаковой и обыкновенной черемуховой тлей с генотипами пшеницы. Так, *T. zhukovskiy* практически полностью утратил устойчивость к *S. avenae* в условиях Северного Кавказа, для которого этот вид является аборигенным. В то же время *T. zhukovskiy* высокоустойчив к насекомому в Узбекистане [36], а сорт яровой мягкой пшеницы Дельфи 400 дифференциально взаимодействовал с клонами *R. padi*, выделенными из дагестанской популяции фитофага [38]. В последнее время 5 биотипов большой злаковой тли обнаружены в Китае [318].

### Генетическое разнообразие пшеницы по устойчивости к тлям

Различают три типа генетического контроля устойчивости: олигогенный, полигенный и цитоплазматический. Наиболее изучена генетика устойчивости зерновых культур к обыкновенной

новенной злаковой и ячменной тлям. В подавляющем большинстве работ выявляют расоспецифическую олигогенную устойчивость растений к вредителям, цитоплазматическая устойчивость пшеницы к тлям не обсуждается.

Аллелизм генов устойчивости трудно отличить от тесного сцепления. В обоих случаях наблюдают контрастно различающуюся поврежденность при взаимодействии с разными биотипами вредителя, а у гибридов  $F_2$  от скрещивания устойчивых форм наблюдают отсутствие в случае аллелизма или очень редкое появление в случае сцепления неустойчивых фенотипов.

Неаллельные взаимодействия могут быть типа эпистаза, комплементации или аддитивного эффекта. Эпистаз проявляется в том, что гены с низкой экспрессивностью не проявляются в присутствии высокоэкспрессивных генов. Их проявление маскируется высокой устойчивостью, зависящей от главных генов. Гены с низкой экспрессивностью обычно проявляются при утрате эффективности главными генами. Комплементация может по сути не отличаться от аддитивного эффекта. Если степень экспрессивности гена устойчивости ниже порога фенотипического проявления, то он может проявляться в присутствии второго гена, также не имеющего в отдельности фенотипического выражения. Взаимодействие в данном случае напоминает комплементацию, однако фактически является проявлением аддитивного эффекта генов устойчивости.

Реализующийся генотип растения зависит от биотипа насекомого, т. е. у одного и того же сорта могут экспрессироваться разные гены устойчивости против различных популяций фитофага. Гены устойчивости могут различаться по стабильности проявления, что зависит от окружающей и генетической среды. Гены устойчивости, проявляющиеся в фазе всходов («ювенильные гены»), действуют, как правило, на протяжении всей жизни растений. Вместе с тем экспрессивность устойчивости может меняться в онтогенезе растений.

Гены устойчивости обозначают буквенным символом, который отражает латинское или англоязычное название вредителя: *Dn* – для генов устойчивости пшеницы к ячменной тле (*Diuraphis noxia*), *Gb* – для генов устойчивости пшеницы к обыкновенной злаковой тле (greenbug). Далее следует арабская цифра, обозначающая номер локуса в порядке его идентификации. Отличие предполагаемого нового гена от ранее известных демонстрируют по расщеплению гибридов с линиями, несущими известные гены устойчивости, а также по взаимодействию с разными биотипами насекомого. Для обозначения постоянным символом необходимо установить локализацию гена в хромосоме.

#### **Наследование устойчивости пшеницы к обыкновенной злаковой тле**

Систематическое изучение наследования устойчивости пшеницы к *S. graminum* проводится в США с конца 50-х годов. Результаты изучения обширного генофонда свидетельствуют о весьма небольшом запасе генов устойчивости. Так, к настоящему времени у пшеницы идентифицировано 14 *Gb*-генов устойчивости к фитофагу.

Устойчивость к тле первоначально была обнаружена у сортов пшеницы Dickinson selection 28A и CI 9058 и контролировалась рецессивным геном *gb* (позднее обозначенным символом *Gb1*) с участием генов-модификаторов [105, 108, 234]. Устойчивость этих образцов была преодолена биотипом В вредителя [314], однако ген *Gb1* эффективен к выявленному позднее биотипу F [169].

В результате скрещиваний сорта мягкой пшеницы Chinese Spring с аргентинским образцом ржи Insave F.A., несущим доминантный ген устойчивости к тле *Rpv* [67], и сортов ржи Elbon и Balbo, отселектирован устойчивый к биотипу С вредителя сорт октоплоидного тритикале Gaucho [315], который также защищен доминантным геном [268]. Впоследствии был получен сорт пшеницы Amigo с устойчивостью, перенесенной от Gaucho [269]. Устойчивость Amigo контролируется доминантным геном *Gb2*, локализованным в хромосоме 1A (транслокация 1AL.1RS) [156] и тесно сцепленным с локусом *Sec-1* [205]. Сорта Amigo и Gaucho, в отличие от исходного сорта ржи, сильно повреждаются тлей биотипа E, то есть Insave F.A. несет не менее двух генов устойчивости к тле [246, 283].

Устойчивость к биотипу С обыкновенной злаковой тли была найдена у *Triticum tauschii* var. *strangulata* и *T. tauschii* var. *typica* (*Aegilops* spp.). Устойчивость *typica* доминирует, а *strangulata* неполностью доминантна. Гены, контролирующие устойчивость к тле у *T. tauschii* и сорта пшеницы Amigo, нетождественны [147]. С использованием образца PI 268210 *T. tauschii* (*Aegilops squarrosa*) получен сорт Largo (CI 17895), несущий доминантный ген устойчивости *Gb3*, который локализован в хромосоме 7D [156, 160, 161]. С помощью молекулярных маркеров показано, что *Gb3* локализован в длинном плече хромосомы 7D [306]. Ген *Gb3* эффективен к биотипам тли С и Е, но неэффективен к В [304], F и G [249, 251].

Доминантный ген устойчивости *Gb4* к биотипам С и Е вредителя обнаружен у линии CI 17959, полученной с участием *T. tauschii* [204]; тесно сцеплен или аллелен гену *Gb3* [322]. Ген эффективен также к биотипу I [146] и неэффективен к В [289].

Доминантный ген *Gb5* линии CI 17882 перенесен в мягкую пшеницу от *Ae. speltooides*. Он эффективен к биотипам С и Е, но неэффективен к В [289-291] и локализован в длинном плече хромосомы 7A [121].

Устойчивость к биотипу G обыкновенной злаковой тли, который повреждает все известные доноры устойчивости пшеницы, выявлена у пшенично-ржаных гибридов, полученных с помощью экспериментального мутагенеза. Линии GRS 1201 – GRS 1205 слабо повреждаются биотипами тли В, С, Е и G, т. е. гены устойчивости этих линий отличаются от идентифицированных ранее [244]. У линии GRS 1201 идентифицирован доминантный ген *Gb6*, который локализован в плече 1RS транслоцированной хромосомы T1AL.1RS [245] и сцеплен с геном *Gb2* [197]. Устойчивость к различным биотипам тли линий GRS 1201 и GRS 1204 сходна, т. е. обе линии защищены геном *Gb6*. Вместе с тем уровень экспрессии гена устойчивости линии GRS 1204 ниже, что связывается с различием генетической среды [137]. Из комбинации скрещивания GRS1201 × TAM202 отобрана линия N96L9970, которая несет ген *Gb6* [139].

Доминантный ген *Gb7*, контролирующий устойчивость к биотипам обыкновенной злаковой тли В, С, Е, G и К, идентифицирован у гексаплоидной линии W7984, полученной с использованием образца *Ae. tauschii* TA1651. Ген локализован в длинном плече хромосомы 7D и сцеплен с геном *Gb3* [308].

Ряд идентифицированных в последнее время генов устойчивости имеют временные символы. Ген *Gby*, выявленный у линии Sando's selection 4040, локализован в хромосоме 7A [84]. Толерантность к биотипу I обыкновенной злаковой тли линии мягкой пшеницы KSU97-85-3, имеющей в своей родословной образец *Ae. tauschii* 1675, контролирует доминантный ген *Gbz*. *Gbz* локализован в длинном плече хромосомы 7D и аллелен либо тесно сцеплен с геном устойчивости *Gb3* [321]. Еще 5 доминантных генов идентифицированы у интрогрессивных линий с генетическим материалом *Ae. tauschii*: образец KS89WGRC4 (Wichita/TA1695//2\*Wichita) имеет ген *Gbx1*, TA4152L94 (CETA/*Ae. tauschii*) – *Gba*, TA4152L24 (CROC 1/*Ae. tauschii*) – *Gbb*, TA4063.1(68111/RUBGY//WARD/[TA2477]) – *Gbc*, TA4064.2 (ALTAR 84/[2481]) – *Gbd*. *Gbx1*, *Gba*, *Gbb*, *Gbc*, *Gbd*, так же как и *Gbz*, локализованы в длинном плече хромосомы 7D. Предполагается, что ген *Gbd* отличен от *Gbx1* или *Gbz*. *Gbx1*, *Gba*, *Gbb*, *Gbc*, *Gbd* аллельны либо тесно сцеплены с геном устойчивости *Gb*[322].

#### **Наследование устойчивости пшеницы к ячменной тле**

Олигогенное наследование устойчивости выявляют также при изучении взаимодействия зерновых культур с так называемой русской пшеничной (ячменной) тлей. Этот вид за короткий промежуток времени (примерно с середины 80-х годов прошлого века) стал основным вредителем зерновых в США и Южной Африке. Наиболее часто устойчивость обнаруживают у форм, происходящих из Центральной Азии и зоны Каспийского моря – регионов, для которых вредитель является эндемичным видом [255, 281].

Примерно за 25 лет интенсивных исследований выявлено не менее 9 генов устойчивости пшеницы к вредителю. Устойчивость, обнаруженная F. Du Toit [123] у линий мягкой пшеницы PI 137739 (Иран) и PI 262660 (СССР), контролируется доминантными генами *Dn1* и *Dn2* соответственно [124]. Несколько позднее A. Saidi и J. S. Quick [266] нашли, что гены *Dn1* и *Dn2* аллельны. Образец PI 262605 несет доминантный ген устойчивости, аллельный *Dn1* и *Dn2*. С помощью молекулярных маркеров ген *Dn2* локализовали в длинном плече хромосомы 7D [198]. Разработаны RAPD и SCAR маркеры, тесно сцепленные с геном *Dn2* [215]. Результаты моносомного анализа показали, что ген устойчивости *Dn1* локализован в хромосоме 7D. Предполагается, что хромосома 7B несет малый или комплементарный ген устойчивости к тле [272]. На экспрессию гена *Dn1* может влиять генетическая среда [295]. Доминантный ген устойчивости образца PI 140207 оказался тождествен гену *Dn1* [242].

Рецессивный ген устойчивости *Dn3* был выявлен у *Ae. tauschii* [228]. Высокая устойчивость к вредителю сорта Турцикум 57 (PI 372129, СССР) обусловлена, прежде всего, выносливостью растений [255] и контролируется доминантным геном *Dn4* [230, 266], локализованным в коротком плече хромосомы 1D [189, 198]. Два микросателлитных маркера сцеплены с *Dn4* и с геном *Rg2* (красная окраска колосковых чешуй). Использование этих и двух других более тесно сцепленных с *Dn4* микросателлитных маркеров значительно ускоряет процесс селекции на устойчивость [68]. С использованием Турцикум 57 в США получен первый коммерческий устойчивый к насекомому сорт Halt [254], который, в свою очередь, послужил донором устойчивости при селекции сорта Ankor [143]. Турцикум 57 имеют в своей родословной также сорта Prairie Red, Yumar и Hatcher [144, 256, 257]. Yumar был использован в качестве донора устойчивости при создании сорта Bill Brown [140]. Сорт Ripper, помимо *Dn4*, защищен также геном *Dnx* [141].

Литературные данные о генетическом контроле устойчивости образца мягкой пшеницы PI 294994 из Болгарии несколько противоречивы. Было показано, что устойчивость этого образца контролируется доминантным геном *Dn5*, локализованным в длинном плече хромосомы 7D [127, 199]. В то же время имеются сведения о контроле признака двумя генами – доминантным и рецессивным [131] либо двумя доминантными [266]. Y. Zhang с соавторами [320] показали, что противоречивость полученных данных обусловлена гетерогенностью образца PI 294994. Расщепление F<sub>2</sub> от скрещивания выделенных из PI 294994 линий с восприимчивым тестером свидетельствовал о моногенном либо дигенном контроле признака. Основываясь на своих и литературных данных, предположили также, что PI 294994 несет 3 гена устойчивости: 2 – в длинном плече хромосомы 7D и 1 – в коротком плече хромосомы 1D. X. M. Liu с соавторами [188] показали, что гены *Dn1*, *Dn2* и *Dn5* тесно сцеплены и локализованы не в длинном, а в коротком плече хромосомы 7D возле центромеры. Микросателлитный маркер *Xgwm111*, локализованный в хромосоме 7DS, тесно сцеплен с *Dn1*, *Dn2*, *Dn5* и *Dnx*. У образца PI 294994 в коротком плече хромосомы 7D локализовали ген устойчивости, обозначенный символом *Dn8*, и ген *Dn9* – в длинном плече хромосомы 1D, т. е., как и предполагалось ранее, PI 294994 защищен тремя генами устойчивости. Ген *Dnx*, идентифицированный у образца PI 220127 из Афганистана – предположительно новый, но может быть аллелен гену *Dn6*. Последующая ревизия показала, что ген *Dn5* локализован все же не в коротком, а в длинном плече хромосомы 7D [152].

Khan с соавторами [170] изучали наследование антибиотической устойчивости к двум биотипам ячменной тли у линии KS94H871, имеющей в своей родословной образец PI 220127. Ранее у этого образца был выявлен ген *Dnx* [188]. Устойчивость KS94H871 к биотипу RWA1 контролируется доминантным и рецессивным генами устойчивости, к биотипу RWA2 – одним доминантным геном.

Доминантный ген устойчивости *Dn6* выявлен у образца PI 243781 [115, 266]. Ген локализован в коротком плече хромосомы 1D возле центромеры. Предполагается, что *Dn6* аллелен либо тесно сцеплен с генами *Dn1*, *Dn2* и *Dn5* [189].

Доминантный ген устойчивости *Dn7* перенесен в пшеницу (линия 94M370) от сорта ржи Turkey 77 и локализован в транслокации 1BL.1RS. *Dn7* сцеплен с геном устойчивости к бурой ржавчине пшеницы *Lr26* [200, 201]. Составлена генетическая карта, содержащая 6 сцепленных с *Dn7* RFLP маркеров [62], которая затем была уточнена (19 маркеров), и разработаны PCR маркеры, пригодные для отбора устойчивых генотипов [178].

Показано, что устойчивость к *D. noxia* линии твердой пшеницы 1881 из Ирана контролируется доминантным геном. Так как гены *Dn1* – *Dn5* локализованы в геноме D, ген устойчивости образца 1881 не аллелен идентифицированным ранее генам [69]. Ген, обозначенный временным символом *Dn1881*, локализован в коротком плече хромосомы 7B [216].

Устойчивость к биотипу 2 ячменной тли у линии 2414–11, полученной с использованием образца PI 366515, контролируется доминантным геном *Dn2414*, который локализован в плече 1RS (транслокация 1RS.1BL) [238].

Образцы *T. dicocum* из Ирана PI 624903, PI 624904 и PI 624908, которые обладают устойчивостью к биотипу RWA2 ячменной тли, скрещивали с двумя восприимчивыми сортами яровой мягкой пшеницы Len и Coteau. Соотношение устойчивых и восприимчивых растений в поколениях BC<sub>1</sub>F<sub>1</sub> и BC<sub>2</sub>F<sub>1</sub> свидетельствует о моногенном доминантном контроле признака у образцов PI 624903 и PI 624904. В силу, прежде всего, ограниченности выборок беккроссных линий, пока что нельзя судить о числе генов устойчивости у образца PI 624908. Уровень экспрессии устойчивости полученных линий и тетраплоидных родительских форм сходен, однако ниже, чем у линии, несущей ген *Dn7* [78].

В университете штата Колорадо изучали наследование устойчивости к *D. noxia* у 14 образцов озимой пшеницы, выделенных разными исследователями [115, 116]. Первоначально анализировали 7 линий озимой пшеницы. Устойчивость образца PI 225262 контролируется двумя доминантными генами, остальные линии имеют по одному доминантному гену. Ген устойчивости образца KS92WGRC24 идентичен гену *Dn6*, а линия STARS-9302W-sib защищена геном устойчивости, идентичным одному из двух генов образца PI 294994 (очевидно, *Dn5*). Остальные образцы (PI 225271, PI 222666, PI 225245, PI 225262, WT63-3) имеют гены устойчивости, отличающиеся от *Dn4*, *Dn5* и *Dn6*. Вторая часть исследованного материала включала 6 образцов озимой мягкой пшеницы и яровую линию AUS-VA1-F<sub>3</sub>, которая была отобрана из гибридной популяции AUS 22498 (*T. vavilovii*)/2\*Janz (*T. aestivum*). Образцы CI 6501 и PI 94365 имеют по одному доминантному гену устойчивости к тле; устойчивость образца CI 2401 контролируется двумя доминантными генами. Линии PI 94355 и PI 151918 могут иметь по одному доминантному гену или по 2 гена устойчивости – доминантному и рецессивному. Результаты тестов на аллелизм показали, что один из генов устойчивости образцов CI 2401 и PI 151918 тождествен *Dn4*, а ген образца CI 6501 аллелен гену *Dn6*. Устойчивость линии AUS-VA1-F<sub>3</sub> имеет доминантный характер, однако гетерогенность образца не позволяет сделать вывод о числе генов устойчивости. Вместе с тем, отсутствие расщепления в F<sub>2</sub> AUS-VA1-F<sub>3</sub> × PI 294994 свидетельствует об аллельности, по крайней мере, одного из генов PI 294994 гену устойчивости *Dn5*. Вследствие позднеспелости образец PI 222668 не был скрещен с восприимчивым сортом. Анализ аллельных отношений показал, что, по крайней мере, один из генов образца PI 222668 отличается от *Dn4*, *Dn5*, *Dn6*. Таким образом, образцы CI 2401, PI 94355, PI 94365 и PI 222668 несут по одному гену, которые не аллельны генам устойчивости *Dn4*, *Dn5* и *Dn6*.

Ранее F. Du Toit [125] было найдено, что устойчивость обсуждавшегося выше образца AUS 22498 (*T. vavilovii*) имеет доминантный характер, а V. Tolmou с соавторами [288] показали моногенный доминантный контроль устойчивости к тле у AUS 22498 и линии OSU ID2808. Аллельные отношения этих генов устойчивости пока не известны. Устойчивость к биотипу RWA2 у образца CI 2401 контролируют два доминантных гена [299], которые, видимо, тождественны выявленным ранее [116] генам устойчивости к биотипу RWA1.

Изучали локализацию и взаимосвязи генов *Dn1*, *Dn2*, *Dn4*, *Dn5*, *Dn6*, *Dnx*, а также генов устойчивости к ячменной тле ряда образцов пшеницы. Гены устойчивости четырех образцов (PI 47545, PI 222666, PI 222668 и PI 225245), а также *Dn1*, *Dn2*, *Dn5*, *Dn6* и *Dnx* тесно сцеплены с микросателлитными маркерами *Xgwm44* и *Xgwm111*, локализованными в коротком плече хромосомы 7D. При тестировании аллельных отношений расщепление по устойчивости в F<sub>2</sub> от скрещивания устойчивых форм между собой не выявлено. Следовательно, упомянутые выше гены представляют собой либо аллели одного локуса, либо являются тесно сцепленными членами семьи *Dn*-генов устойчивости. Ген *Dn4* и неохарактеризованный ранее *Dn*-ген образца PI 151918 аллельны или тесно сцеплены и локализованы в коротком плече хромосомы 7D [187].

С помощью микросателлитных маркеров, предложенных X. M. Liu с соавторами [187], показано наличие гена *Dn4* у семи образцов местной пшеницы из Пакистана, Ирана и Узбекистана; 3 образца из Пакистана и Таджикистана имеют блок генов *Dn1*, *Dn2*, *Dn5*, *Dn6* и *Dnx* [130].

В Южной Африке на основе трех сортов пшеницы созданы 7 почти изогенных линий (BC<sub>3</sub> – BC<sub>5</sub>): Betta-Dn1 (PI 634768), Betta-Dn2 (PI 634769), Betta-Dn9 (PI 634770), Tugela-Dn1 (синоним: Tugela-DN, PI 591932), Tugela-Dn2 (PI 634772), Karee-Dn2 (PI 634774) и Karee-Dn8 (PI 634775). Донорами устойчивости служили образцы PI 137739 (*Gandum I Fasai*, Иран, ген *Dn1*), PI 262660 (*Turtsikum*, Азербайджан, ген *Dn2*) и PI 294994 (*Strelinskaya Mestnaya*, Болгария, гены *Dn8* и *Dn9*) [287].

Устойчивость образца озимой мягкой пшеницы PI 149898 контролируется, по крайней мере, двумя генами, отличающимися от идентифицированных ранее [72], а образец PI 47545 имеет доминантный ген устойчивости к вредителю [185].

В Иране изучили 70 образцов различных видов пшеницы и выявили 11 устойчивых к насекомому генотипов [217]. В F<sub>2</sub> от скрещивания наиболее устойчивых линий Shz. W-102 и Shz. W-104 с восприимчивой Shz. W-101 выявлен моногенный доминантный контроль признака, однако при скрещивании с другой восприимчивой линией – дигенный (комплементарное взаимодействие двух доминантных генов). Гены устойчивых форм не аллельны (расщепление в F<sub>2</sub> по двум доминантным генам). Наблюдавшееся соотношение фенотипов можно объяснить наличием трех пар генов устойчивости у изученных форм [70]. Исследовали аллельные отношения генов устойчивости образцов Shz. W-102 и Shz. W-104 и выявленных ранее генов *Dn1*, *Dn2*, *Dn4*, *Dn5*, *Dn6*. Ген устойчивости линии Shz. W-102 аллелен *Dn1*. Линия Shz. W-104 защищена отличающимся от идентифицированных ранее эффективным геном устойчивости, для обозначения которого предложен символ *Dn7* [132], однако, как указывалось выше, данный символ был закреплен ранее за геном, который имеет интрогрессивная линия 94M370.

Линия G 5864, выделенная из гетерогенного иранского образца яровой мягкой пшеницы, имеет два доминантных гена устойчивости к тле. Результаты теста на аллелизм показали, что устойчивость G 5864 контролируется либо аллеломорфами уже известных генов, либо ген этого образца имеется у линий, защищенных генами *Dn1*, *Dn2*, *Dn4*, *Dn5* и *Dn6* [128].

Ячменная тля вызывает не только пожелтение растительной ткани, по степени которого обычно классифицируют фенотипы в гибридных популяциях, но и скручивание листьев. Нескручиваемость листьев устойчивых линий W-162 и W-134 контролируется дигенно. Менее хлоротичные растения F<sub>2</sub> обычно имели нескрученные листья, однако отмечены и другие варианты: зеленые (т. е. устойчивые) скрученные и желтые (восприимчивые) прямые [117]. J. H. Peng с соавторами [237] идентифицировали 28 SSR локусов, связанных с хлорозом листьев и 8 – со скручиванием. Выявили также новые хромосомные области, связанные с устойчивостью к биотипу RWA2 ячменной тли, и наличие новых генов устойчивости к *D. noxia*, локализованных в других гомеологических группах, помимо 1 и 7 групп мягкой пшеницы.

У доноров эффективных генов обычно выявляют все три типа устойчивости по классификации Р. Пайнтера [32], более или менее выраженные. При утрате эффективности сохраняется некое «последствие» – например, слабый антибиоз. Наиболее вероятная причина данного явления – присутствие генов устойчивости со слабым фенотипическим проявлением (как было показано нами при обсуждении отношений «ген для гена»). Можно указать еще на одно свидетельство существования слабой устойчивости у образцов с генами *Gb2* и *Gb3*, которое выявляли при изучении пищевого поведения вредителя [221].

В последнее время идентифицирован ряд генов со слабой экспрессией устойчивости – локусов количественных признаков (quantitative trait loci – QTL). Так, с использованием дигиплоидных замещенных линий у синтетического гексаплоида Synthetic 7D (*T. dicoccoides* × *Ae. squarrosa*) (AABB × DD) в хромосоме 7D выявили 2 QTL, обуславливающих антибиоз к *S. graminum* и 2 – к *D. noxia*, а также 2 QTL, контролирующих антиксеноз к ячменной тле [98]. Используя аналогичный подход, у замещенной линии Chinese Spring (Synthetic 6A) (*Triticum dicoccoides* × *Aegilops tauschii*) в хромосоме 6A возле центромеры идентифицировали QTL антиксеноза к обыкновенной злаковой тле, второй QTL, контролирующей антиксеноз к *D. noxia*, обнаружен в длинном плече хромосомы 6A. Это – первое сообщение о локализации генов устойчивости к двум видам тлей в хромосоме 6A [95]. С использованием серии дигиплоидных линий, полученных от скрещивания озимых сортов пшеницы Spark и Rialto, выявили QTL, контролирующие толерантность к популяции *D. noxia* из Аргентины, в нескольких хромосомах: 4DS (два гена), 5DS, 3BS, 3AS, 7AL. Кроме того, в хромосомах 4A, 1B и 5B идентифицировали QTL, обуславливающие антибиоз. Новые гены предложено обозначить как гены *QDn.unlp* [262].

Интересная работа, связывающая гены устойчивости и иммунный ответ, проведена с использованием серии замещенных линий, созданных с участием восприимчивого к обыкновенной злаковой тле сорта Chinese Spring и устойчивого синтетика *Triticum dicoccum* × *Aegilops tauschii*. Сравнивали биомассу, а также содержание углеводов и растворимых белков в растениях этих линий и родительских форм, заселенных *S. graminum*, и контрольных, без заселения. Биомасса растений замещенных линий 5A и 6A была сходной в двух вариантах опыта. Ранее было показано, что эти линии обладают антиксенозом к насекомому и, видимо, несут гены, обуславливающие конституциональную устойчивость. Заселение тлей замещенных линий 1A, 1B, 7B и 7D приводило к существенному повышению содержания белков. В предыдущих опытах линии характеризовались антибиозом к тле, т. е. антибиотическая устойчивость может быть связана с экспрессией генов, ответственных за синтез белков. Наиболее высокое содержание углеводов при заселении насекомым выявили в линиях 1D и 6D, которые несут гены толерантности к *S. graminum*. Полагают, что повышение содержания углеводов обуславливает более интенсивный рост растений [91].

#### **Наследование устойчивости пшеницы к другим видам злаковых тлей**

Нам известна лишь одна публикация по наследованию устойчивости пшеницы к тле *Sipha flava* (Forbes). O. G. Merkle, K. J. Starks [208] нашли, что устойчивость пшеницы к этому вредителю, перенесенная от *Ae. tauschii*, контролируется доминантным геном. В последнее время появляются сообщения о нарастающей вредоносности нового для американского континента вида *Sipha (Rungia) maydis* Passerini. С использованием серии дигиплоидных линий Spark и Rialto выявили QTL, контролирующие толерантность к популяции *S. maydis* из Аргентины, в хромосомах 1A, 1B, 2A и 2D [94].

Наследование устойчивости к таким широко распространенным видам, как большая злаковая и обыкновенная черемуховая тли, практически не изучено. Показано, что сорт яровой мягкой пшеницы Дельфи 400 (к-54046, Казахстан) имеет два доминантных комплементарных генов, контролирующих антиксеноз и антибиоз к обыкновенной черемуховой тле [40]. У образца твердой пшеницы line C273 идентифицировали доминантный ген устойчивости к *S. avenae*, которому привоен временный символ *RA-1*. Ген локализован в длинном плече хромосомы 6A [186].

## Генофонд и селекция пшеницы на устойчивость к злаковым тлям

Дифференциальное взаимодействие злаковых тлей с генотипами растения-хозяина означает, что наблюдающаяся в настоящее время генетическая однородность возделываемых сортов создает условия для массового размножения вредителей. Известно несколько способов восстановления генетического разнообразия зерновых культур, обсуждаемых в отечественной и зарубежной научной печати:

- чередование во времени сортов с разными генами устойчивости;
- «мозаики», т. е. возделывание одновременно большого числа сортов с разными генами устойчивости в ареале вредителя;
- селекция мультилинейных сортов, т. е. механических смесей фенотипически сходных линий, различающихся по генам устойчивости;
- пирамидирование, т. е. объединение в одном генотипе различных факторов устойчивости.

Данные стратегии селекции не альтернативны и могут использоваться в любых комбинациях. Примеры широкомасштабной реализации на практике этих стратегий известны лишь из фитопатологической литературы.

Выявление новых генов устойчивости из коллекции пшеницы – самый простой способ пополнения их запаса, однако доноры новых генов встречаются, как правило, редко. Остановимся несколько подробнее на результатах скрининга пшеницы по устойчивости к большой злаковой, розанно-злаковой и обыкновенной черемуховой тлям – видам, генетика устойчивости к которым еще не исследована.

Сорта пшеницы Kador, Amigo, Galahad, Rapier, Highbury, Maris Dove, Sicco и ряд других устойчивы к большой злаковой тле в Англии, а сорта Anna Migliori и Marsters A1 устойчивы также и к розанно-злаковой тле [113, 190-192, 195, 196, 279, 285]. В Финляндии слабо заселяются *S. avenae* сорта пшеницы Skala и Selkirk [203]. Немецкие исследователи выделяют устойчивые к большой злаковой тле сорта озимой пшеницы Кавказ и Saladin, а также к розанно-злаковой тле образцы Аврора и Fakir. Сорт Мироновская 808 устойчив к обоим насекомым [153]. Во Франции слабо заселяются *S. avenae* образцы озимой пшеницы Roazon и Fidel, а заселение Мироновской 808 нестабильно по годам [110]. В Чехии высоко устойчив к большой злаковой тле сорт озимой пшеницы Jubilejna [73]; слабо заселяется тремя видами тлей сорт Мироновская 808 [150]. В Польше выделены слабо заселяемые сорта Атлас 66, Grana, Saga [101, 224, 226].

Относительно устойчивы к обыкновенной черемуховой тле сорта пшеницы Vel, Atlas 66, aldwell [99, 183, 263], а также Illinois Rustproof и Skala [122]. Антибиотической устойчивостью к *R. padi* обладают сорта пшеницы Seneca и Knox 62 [135]. Сорт пшеницы Vulcan с повышенным содержанием гидроксамовых кислот характеризуется высоким уровнем антибиоза к черемуховой и розанно-злаковой тлям [176].

В странах бывшего СССР также выделены источники устойчивости зерновых культур к тлям. В лесостепной зоне устойчивостью к большой злаковой тле обладает пшенично-пырейный гибрид Амфидиплоид 206 [57]. Сорта озимой пшеницы Одесская 51, Одесская 16, Прибой, Днепровская 521, Новосадска Рана, Тр-98, Centurk, Hohenturm 14072/67 характеризуются устойчивостью к большой злаковой тле, а образцы Fox, Проминь, Одесская юбилейная устойчивы также и к обыкновенной черемуховой тле на юге Украины [26, 31]. Одесская 16 обладает антибиозом к *S. avenae*, Кавказ – выносливостью, а Одесская 51 совмещает эти типы устойчивости [27]. А. Д. Шелудько [52] найдено, что групповой устойчивостью к тлям характеризуются сорта озимой пшеницы Одесская полукарликовая и Херсонская юбилейная. Об устойчивости сортов Днепровская 521, Прибой, Ахтырчанка, Днепровская 775, Одесская 51 и Одесская 16 в условиях степи Украины и среднего Приднепровья сообщают М. Б. Рубан, В. А. Бабенко [41] и А. М. Сумароков [42]. В Воронежской области и на Украине слабо заселяется *S. avenae* сорт Мироновская 808 [20,

51]. Устойчивы к вредителю также сорта яровой пшеницы Саратовская 29, Башкирская 9, Горьковская 20, Харьковская 46, SV 60365, Phoebus и ряд других [53-55]. Устойчивостью к *R. padi* в лабораторных опытах обладали сорта яровой пшеницы CI 12578, Orofen, Mandorfer Herold и 356 ARC [56]. В различных эколого-географических зонах изучили 4527 образцов пшеницы по устойчивости к обыкновенной черемуховой и большой злаковой тлям и выявили 48 слабо заселяемых форм. Для селекции на устойчивость к обыкновенной черемуховой тле рекомендуются также 7 образцов яровой мягкой пшеницы, проявивших антибиоз к вредителю [39].

Продолжается поиск новых источников устойчивости и к двум наиболее вредоносным видам – обыкновенной злаковой и ячменной тлям. В настоящее время, когда выявлены биотипы насекомых, вирулентные ко всем идентифицированным генам устойчивости, эта работа стала особенно актуальной. Широкомасштабные исследования проводятся в Сирии (Международный центр ICARDA). После того как закончилась неудачей попытка найти устойчивые к *D. noxia* формы среди случайно отобранных 5000 образцов местной пшеницы, был осуществлен предварительный информационный поиск. С помощью компьютерных программ провели скрининг баз данных о 17778 образцах, хранящихся в генбанках ICARDA, Австралии и России (ВИР). При этом учитывались происхождение образца (регионы, где отмечен вредитель) – отобрали 10200 образцов, осадки (тля предпочитает относительно сухие условия) – список сократился до 3338 форм, температура и высота над уровнем моря, – в результате чего в списке осталось 1125 образцов из 521 точки. В настоящее время оценили устойчивость 510 генотипов, хранящихся в коллекции ICARDA, в ближайшем будущем планируется изучение коллекционных образцов из Австралии и России. Среди 510 образцов отобрали 12 в той или иной степени устойчивых форм, среди которых 6 (из Пакистана, Ирана и Узбекистана) характеризуются высоким уровнем устойчивости к ячменной тле [129]. В то же время с помощью молекулярного скрининга установили, что большинство этих выделенных образцов имеют либо ген *Dn4*, либо блок генов *Dn1*, *Dn2*, *Dn5*, *Dn6*, *Dnx*, и лишь 2 образца, скорее всего, защищены неизвестными генами устойчивости. Выявлены 4 устойчивых к *D. noxia* образца твердой пшеницы из Афганистана. Для селекции предлагаются 17 линий мягкой пшеницы, полученных с использованием четырех доноров устойчивости [130]. Интенсивный скрининг проводится и во многих других странах. Например, высокой устойчивостью к тле в Иране обладают сорта Yavaras, Mutant arvand, Bezostia, Bafeghi и Alamoort [271].

В настоящее время широкое распространение получила интрогрессия генов устойчивости. Основное достоинство этого способа расширения генетического разнообразия – уверенность, что источник данного гена еще не использовался в селекции. О важной роли интрогрессии свидетельствуют, например, обсуждавшиеся нами ранее результаты исследований по наследованию устойчивости пшеницы к *S. graminum*: из 7 генов, которым присвоены постоянные символы, два гена интрогрессированы от *Secale cereale*, четыре – от *Aegilops* spp. Кратко рассмотрим иммунологический потенциал различных видов *Triticum* и *Aegilops*.

Групповая устойчивость культурной однозернянки *T. monocossum* к ячменной [45, 123, 126], обыкновенной черемуховой [282], обыкновенной злаковой [210], большой злаковой и розанно-злаковой тлям [13, 21, 87, 181, 279, 280] обуславливается антибиозом и антиксенозом. В то же время Н. J. В. Lowe [194] показал, что разные линии культурной однозернянки существенно различаются по устойчивости к *S. avenae*. Исследование пищевого поведения тли позволило установить, что факторы устойчивости *T. monocossum* локализованы во флоэме [88]. Об устойчивости к большой злаковой тле двух других видов секции *Monocossum* – *T. boeoticum* и *T. sinskajae* – сообщают В. А. Дворянкина, Н. А. Михайлова [15]. Устойчивость к этому вредителю проявляет *T. timopheevii* [14]. Однако, по данным П. Г. Чеснокова [45], пшеница Тимофеева неустойчива к ячменной тле. Г. Б. Шура-Бура [54] также отмечает сильную заселенность *T. timopheevii* большой злаковой тлей. В результате изучения 259 образцов редких видов пшеницы отобрали 7 генотипов (4 – *T. boeoti-*

сум, 1 – *T. monococcum*, 2 – *T. araraticum*), из которых наиболее высокий уровень устойчивости к ячменной тле проявили 3 образца *T. boeoticum* и 1 – *T. araraticum* [112]. Образец 168 *T. araraticum* характеризуется высоким антибиозом к *R. padi* и *S. graminum* [274].

Литературные сведения об устойчивости видов, относящихся к подроду *Triticum*, имеют отрывочный характер. Образцы *T. spelta*, *T. polonicum*, *T. turanicum* и *T. turgidum* сильно заселяются ячменной тлей, *T. persicum* – слабо, а *T. dicoccum* гетерогенен по устойчивости к вредителю [44, 45]. Высокая устойчивость *T. dicoccum* к *D. noxia* выявлена J. Lage с соавторами [174]. Неустойчивы к обыкновенной злаковой тле *T. dicoccoides*, *T. dicoccum* и *T. persicum* [147]. По данным N. W. Sotherton, H. F. Van Emden [280], *T. dicoccum* средне устойчива к большой злаковой и розанно-злаковой тлям, а *T. spelta* неустойчива. О сильном заселении тлями в полевых условиях *T. ispahanicum*, *T. sphaerococcum* и *T. spelta* сообщает Г. Б. Шура-Бура [55]. Искусственное заселение колосьев различных видов пшеницы показало, что для развития большой злаковой тли менее благоприятны *T. persicum* и *T. compactum* по сравнению с *T. dicoccoides*, *T. dicoccum*, *T. polonicum*, *T. karamyschevii* и *T. spelta*. Более устойчивы образцы с плотным колосом (как у *T. compactum*) и с меньшим содержанием аминокислот в тканях растений [13, 15]. В то же время имеются данные о неустойчивости *T. compactum* к обыкновенной черемуховой тле [298] и *T. dicoccoides* – к *S. avenae* [210]. В Сирии (СИММУТ) изучили 181 образец *T. dicoccum* и выявили 24 высокоустойчивые к ячменной тле формы. Кроме того, оценка 807 образцов различных видов пшеницы и эгилопсов показала, что устойчивость к тле связана, прежде всего, с геномом А; среди видов, содержащих геном D, преобладали восприимчивые формы [264].

Изучение в двух регионах (Дагестан, Узбекистан) 1043 образцов, относящихся к 30 видам рода *Triticum*, показало, что наиболее устойчивы к *S. avenae* диплоидные виды с геномами А<sup>u</sup> (*Triticum urartu*) и А<sup>b</sup> (*T. boeoticum*, *T. monococcum*). Виды с геномом G, относящиеся к секции *Timopheevii*, обладают определенной степенью устойчивости, которая может преодолеваться вредителем. Геном D от *Ae. tauschii* обеспечивает высокую устойчивость таких видов, как *T. kiharae* и *T. miguschovae* [18, 259].

Представители рода *Aegilops* – *Ae. tauschii* и *Ae. speltoides* являются донорами генов устойчивости пшеницы к обыкновенной злаковой тле *Gb3 – Gb5*, *Gb7*, *Gbx1*, *Gba*, *Gbb*, *Gbc*, *Gbd*, *Gbz*, что обсуждалось нами ранее. V. Holubec, H. Navlickova [157] в полевых условиях оценивали устойчивость 213 образцов 20 видов эгилопсов к розанно-злаковой, обыкновенной черемуховой и большой злаковой тлям. Наиболее высокой устойчивостью к трем вредителям обладал *Ae. searsii*; устойчивостью к *M. dirhodum* и *R. padi* характеризовались *Ae. columnaris*, *Ae. neglecta* и *Ae. umbellulata*. Близкородственные пшенице эгилопсы (*Ae. speltoides*, *Ae. longissima*, *Ae. ventricosa*) заселялись тремя видами тлей наиболее сильно. У образца 8052 *Ae. neglecta* выявлен антибиоз к обыкновенной злаковой, ячменной и обыкновенной черемуховой тлям [274]. Образцы *Ae. tauschii* восприимчивы к *D. noxia*. В то же время синтетические гексаплоиды (*T. dicoccum* × *Ae. tauschii*), полученные в Международном центре улучшения кукурузы и пшеницы (СИММУТ), были устойчивы к местной популяции тли, хотя и в меньшей степени по сравнению с *T. dicoccum* [175], к биотипу тли RWA2 [278], а также к обыкновенной злаковой тле в США, но уже за счет *Ae. tauschii* [173]. Среди 149 линий пшеницы, содержащих генетический материал *Ae. tauschii*, свыше 50% образцов характеризовались умеренной или высокой устойчивостью (прежде всего, антибиозом) к биотипу I *S. graminum* [276]. Толерантность является основным типом устойчивости к биотипу I обыкновенной злаковой тли образца *Ae. tauschii* 1675 и полученной с ее использованием линии мягкой пшеницы KSU 97-85-3 [133].

С развитием биотехнологических методов возможности интрогрессии значительно расширились. Кроме того, тканевые культуры неожиданно оказались новым и богатым источником генетической изменчивости. Наблюдаемая среди соматклонов (растений, полученных с помощью культуры *in vitro*) изменчивость столь велика, что применение мутагенов нередко не повышает ее уровень [179]. Наиболее перспективными объектами при

изучении соматклональной изменчивости могут быть *S. graminum* и *D. noxia* – т. е. виды, которые, как полагают, во время питания впрыскивают в растения токсины. Так, R. Zemetra с соавторами [319] при оценке устойчивости каллусов пшеницы *in vitro* к экстракту ячменной тли нашли 3 соматклональных варианта с большим уровнем устойчивости к вредителю по сравнению с исходной формой. Отбор можно проводить также и после регенерации растений.

Особенность генетического контроля устойчивости пшеницы к болезням и вредителям - взаимодействие двух сопряженно эволюционирующих систем. Проблема продления срока «полезной жизни» генов устойчивости растений широко обсуждается в литературе уже несколько десятилетий. Рациональная концепция селекции пшеницы на устойчивость к злаковым тлям предусматривает, прежде всего, расширение генетического разнообразия возделываемых сортов. Запас эффективных генов устойчивости может пополняться за счет изучения мировой коллекции культурных растений, интрогрессии устойчивости от дикорастущих родичей, а также за счет мутантных форм, созданных с помощью традиционных и биотехнологических методов. Удельное значение интрогрессии сегодня наиболее высоко.

Процесс адаптации вредителей к устойчивым сортам может быть замедлен также за счет целесообразного территориального размещения генов устойчивости в популяционных ареалах насекомого. К сожалению, исследования изменчивости популяций тлей по признаку вирулентности к генам устойчивости пшеницы в России не проводятся.

Чрезвычайно скудны и сведения об устойчивости генетических ресурсов пшеницы в России, о чем свидетельствует настоящий обзор, в котором представлены практически все доступные материалы, обсуждающие данную проблематику. Отчасти это объясняется трудностью тестирования признака устойчивости. Наиболее распространенные в нашей стране виды тлей – большая злаковая и обыкновенная черемуховая – не вызывают некротизации растительной ткани в месте питания. Следовательно, отбор устойчивых генотипов в расщепляющейся популяции возможен только на основании учета численности вредителя. В полевых условиях высокая степень заселения растений вредителями наблюдается далеко не всегда и отбор, таким образом, переносится в лабораторию. Необходима совместная работа энтомолога и селекционера, требующая довольно существенных затрат. Поэтому устойчивостью зерновых колосовых культур к тлям пренебрегают, периодически вспоминая о ней обычно при эпифитотиях вирусных заболеваний, которые стали наблюдаться все чаще.

Наблюдающийся в настоящее время уровень ущерба от тлей оценивается недостаточно, так как к нему следует добавить ущерб от вирусных болезней, который весьма высок и четко коррелирует со вспышками размножения тлей. О потенциальной вредоносности тлей на пшенице и других злаковых свидетельствуют события последних десятилетий, прежде всего, в ЮАР и США, где ячменная («русская пшеничная») тля стала основным вредителем колосовых культур, ущерб от которого измеряют уже в миллиардах долларов [211]. Можно предположить, что Россия защищена от этой проблемы относительным разнообразием сортов зерновых культур по генам устойчивости к вредителю. Так, по крайней мере, 2 *Dn*-гена устойчивости пшеницы к *D. noxia* выделены из российских сортов. Это обстоятельство пока ограничивает распространение ячменной тли, которая была очень вредоносна в России, судя по старой энтомологической литературе. Однако интенсификация земледелия, приводящая к генетической однородности сортов, неизбежно ломает популяционные механизмы защиты и приводит к вспышкам размножения вредителей.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Ассаул Д.Б., Пересыпкина Т.Н.* Злаковая тля на озимой пшенице // Защита растений. 1975. № 2. С. 51.
2. *Бабенко В.А.* Опыт рациональной борьбы с тлями // Защита растений. 1980. № 6. С. 14-15.
3. *Байдык Г.В.* Вредоносность злаковых тлей // Труды Харьковского с.-х. ин-та. 1982а. Т. 282. С. 3-5.
4. *Байдык Г.В.* Влияние повреждения тлей на биохимический состав растений озимой пшеницы // Труды Харьковского с.-х. ин-та. 1982б. Т. 282. С. 87-89.
5. *Бей-Биенко Г.Я., Богданов-Катьков Н.Н., Ильинский А.М., Фалькенштейн Б.Ю., Щеголев В.Н.* Сельскохозяйственная энтомология. М.-Л.: Сельхозгиз, 1941. 648 с.
6. *Берест З.Л.* Паразиты листовых злаковых тлей степной зоны УССР // Зоологический журнал. 1985. Т. 64. Вып. 5. С. 772-776.
7. *Борисова З.П.* Влияние питания тлей на продуктивность растений и посевные качества семян озимой пшеницы и ячменя // Труды Харьковского с.-х. ин-та. 1966. Т. 55. С. 15-21.
8. *Бурдун А.М., Гуйда А.Н.* Исходный материал яровой пшеницы в селекции на устойчивость к злаковой тле *Toxoptera graminum* R. // Сельскохозяйственная биология. 1978. Т. 13. № 1. С. 136-139.
9. *Вавилов Н.И.* Иммунитет растений к инфекционным заболеваниям. М.: Наука. 1986. 520 с.
10. *Везиров Н.Д.* Тли, вредящие злаковым культурам в Нахичеванской АССР // Труды нахичеванской комплексной зональной опытной станции. Баку. 1966. Вып. 4. С. 52-61.
11. *Гендрик Ю.Н., Шапиро И.Д.* Злаковые тли. В кн.: Методические рекомендации по оценке устойчивости с.-х. культур к вредителям. Л. 1978. С. 33-58.
12. *Гиляров М.С.* Эколого-физиологические причины выделения медвяной росы тлями (Aphididae) и другими Homoptera // Доклады АН СССР. 1948. Т. 60. № 3. С. 477-480.
13. *Дворянкина В.А.* Морфо-физиологические признаки устойчивости пшеницы к большой злаковой тле. В кн.: VII Всесоюзное совещание по иммунитету с.-х. растений к болезням и вредителям. Тезисы докладов. Новосибирск. 1981. С. 107-108.
14. *Дворянкина В.А., Дворянкин Е.А.* Об устойчивости пшеницы к большой злаковой тле // Селекция и семеноводство. 1983. № 2. С. 21-22.
15. *Дворянкина В.А., Михайлова Н.А.* Морфо-физиологические признаки устойчивости пшеницы к большой злаковой тле. В кн.: Интегрир. защита с.-х. культур в условиях интенсив. земледелия. Воронеж. 1988. С. 33-41.
16. *Каменченко С.Е.* Биологические особенности злаковых тлей и меры борьбы с ними в Саратовском Левобережье. В кн.: Пути интенсификац. использ. земель в Поволжье. Саратов. 1980. С. 77-82.
17. *Каменченко С.Е., Якушев Б.С.* Вредоносность тлей на яровой пшенице // Интенсификация – главное направление дальнейшего развития сельского хозяйства. Научно-тематический сборник. Часть II. Изд-во Саратовского университета. 1976. С. 45-47.
18. *Кривченко В.И., Радченко Е.Е.* Устойчивость различных видов пшеницы к большой злаковой тле // Вестник с.-х. науки. 1988. № 12. С. 97-103.
19. *Куперман Ф.М.* Морфофизиология растений. М.: Высшая школа. 1977. 287 с.
20. *Лахидов А.И.* Устойчивость сортов озимой пшеницы к большой злаковой тле // Материалы в помощь с.-х. производству. Вып. 4, ч. 5. Биологич. и химич. методы защиты растений. Воронеж. 1975. С. 28-30.
21. *Михайлова Н.А.* Некоторые вопросы иммунитета растений к насекомым // Журнал общей биологии. 1977. Т. 38. № 1. С. 48-56.

22. Мордвилко А.К. К биологии и морфологии тлей (сем. Aphididae Poss.) // Труды Русского энтомологического общества. Пб. 1901. Т. 33. С. 1-84, 162-1012.
23. Мордвилко А.К. Злаковые тли (Aphidodea). Часть 1. // Известия Петрогр. обл. ст. защ. раст. Пб. 1921. Т. III. № 3. 72 с.
24. Мордвилко А.К. Эволюция циклов и происхождение гетереции (миграций) у тлей // Защита раст. от вредителей. Л. 1925. Т. 2. № 7. С. 476-484.
25. Морошкина О.С. Злаковая тля (*Toxoptera graminum* Rond.). (Биология, экология, испытание мер борьбы). Ростов-на Дону. 1930. 60 с.
26. Николенко М.П., Омельченко Л.И. Злаковые тли на озимой пшенице и обоснование мер борьбы с ними в условиях юга Украины: Метод. рекомендации. Одесса. 1974. 10 с.
27. Николенко М.П., Омельченко Л.И. Вредоносность большой злаковой тли *Sitobion avenae* F. и устойчивость озимой пшеницы к ее повреждениям // Сельскохозяйственная биология. 1978. Т. 13. № 1. С. 130-135.
28. Николенко М.П., Омельченко Л.И. Иммунологические свойства пшеницы при взаимодействии патосистем *Sitobion avenae* F., *Rhopalosiphum padi* L. и *Puccinia tritricina* Erikss. // Сельскохозяйственная биология. 1985. Т. 20. № 2. С.52-55.
29. Нураз С., Дамбровски З. Механизмы, определяющие чувствительность озимой пшеницы к тлям // IX конгресс ЕУКАРПИЯ. 2-й симпозиум «Устойчивость растений к вредителям». Тезисы докладов. Л. 1980. С. 18-19.
30. Ольховская-Буркова А.К., Дудник Г.Ф. Влияние повреждения большой злаковой тли на биохимический состав растений озимой пшеницы. В кн.: Соверш. технол. возделывания зерн. культур. Киев. 1982. С. 52-54.
31. Омельченко Л.И., Николенко М.П. Об устойчивости зерновых культур к злаковым тлям В кн.: Исследования по энтомологии и акарологии на Украине. Тезисы докладов II съезда УЭО. Киев. 1980. С. 151-153.
32. Пайнтер Р. Устойчивость растений к насекомым. М.: Изд-во иностранной литературы. 1953. 442 с.
33. Персин С.А., Шапиро И.Д., Юревич И.А. Вредоносность большой злаковой тли при высоких дозах минеральных удобрений пшеницы // Сельскохозяйственная биология. 1975. Т. 10. № 5. С. 782-784.
34. Потафеев Н.Е. Динамика численности большой злаковой тли (*Sitobion avenae* F.) и характер заселенности ею посевов озимой пшеницы на разном агрофоне // Труды Воронежского с.-х. ин-та. 1982. Т. 118. С. 22-31.
35. Пукинская Г.А., Соловьева О.М., Диденко И.В. Афидофаги и численность злаковых тлей // Защита растений. 1981. № 9. С. 25.
36. Радченко Е.Е. Внутривидовая дифференциация большой злаковой тли в связи с селекцией на устойчивость к вредителю // Проблемы использования генофонда в селекции растений на иммунитет к болезням и вредителям. Сб. научн. трудов по прикл. бот., ген. и сел. 1987а. Т. 110. С. 76-81.
37. Радченко Е.Е. Опушение листьев пшеницы в связи с устойчивостью к обыкновенной черемуховой тле // Исходный материал и проблемы селекции пшеницы и тритикале. Сб. научн. трудов по прикл. бот., ген. и сел. 1991а. Т. 142. С. 84-88.
38. Радченко Е.Е. Внутривидовая изменчивость обыкновенной черемуховой тли // Генетика устойчивости растений к болезням и вредителям. Сб. научн. трудов по прикл. бот., ген. и сел. 1993б. Т. 147. С. 49-53.
39. Радченко Е.Е. Наследственное разнообразие пшеницы по устойчивости к злаковым тлям // Вестник защиты растений. 2000. № 1. С. 36-42.
40. Радченко Е.Е., Берим М.Н., Зубов А.А. Генетический контроль различных типов устойчивости зерновых культур к тлям (Homoptera, Aphididae) // Энтомолог. обозрение. 2007. Т. 86. Вып. 2. С. 247-258.

41. Рубан М.Б., Бабенко В.А. Интегрированные приемы борьбы с тлями на злаковых культурах в условиях среднего Приднепровья // Научные труды УСХА. 1979. Вып. 230. С. 7-9.
42. Сумароков А.М. Листовые злаковые тли на озимой пшенице и кукурузе и обоснование мер борьбы с ними в степной зоне Украины. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. 1981. 16 с.
43. Танский В.И. Вредоносность злаковых тлей // Защита растений. 1972. № 6. С. 16-17.
44. Харькова А.П. Устойчивость коллекции яровой пшеницы к вредителям и болезням при возделывании в условиях орошаемого Заволжья. Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Л.: ВИР, 1954. 17 с.
45. Чесноков П.Г. Устойчивость зерновых культур к насекомым. М.: Советская наука. 1956. 307 с.
46. Шапошников Г.Х. Становление смены хозяев и диапаузы у тлей (Aphididae) в процессе приспособления к годичным циклам их кормовых растений // Энтомолог. обозрение. 1959. Т. 38. Вып. 3. С. 483-504.
47. Шапошников Г.Х. Специфичность и возникновение адаптаций к новым хозяевам у тлей (Homoptera, Aphidoidea) в процессе естественного отбора. (Экспериментальное исследование) // Энтомолог. обозрение. 1961. Т. 40. Вып. 4. С. 739-762.
48. Шапошников Г.Х. Подотряд Aphidinea – тли. В кн.: Определитель насекомых Европейской части СССР. Т. 1. Низшие, древнекрылые, с неполным превращением. Под редакцией Г.Я. Бей-Биенко. М.-Л.: Наука. 1964. С. 489-616.
49. Шапошников Г.Х. Эволюция тлей в связи со специализацией и сменой хозяев: Автореф. дис. ... доктора биол. наук. Л. 1967. 41 с.
50. Шапошников Г.Х., Елисеев Э.И. Жизненные циклы тлей (Aphididae) в связи с биохимическим составом их первичных и вторичных хозяев // Зоологический журнал. 1961. Т. 40. № 2. С. 189-192.
51. Шаруда Г.И., Тетерятченко К.Г., Коваленко А.М., Кукушкина Г.В. Устойчивость сортов озимой пшеницы к повреждению тлями. (Предварительное сообщение) // Труды Харьковского с.-х. ин-та. 1978. Т. 253. С. 54-56.
52. Шелудько А.Д. О реакции сортов озимой пшеницы на повреждение отдельными видами скрытостеблевых и сосущих вредителей в условиях орошения юга УССР // VII Всесоюзное совещание по иммунитету с.-х. растений к болезням и вредителям. Тезисы докладов. Новосибирск. 1981. С. 219-220.
53. Шура-Бура Г.Б. Об устойчивости пшеницы к большой злаковой тле и мучнистой росе // Устойчивость с.-х. культур к вредителям и болезням. Тезисы докладов на совещании ученых Закавказских республик. Баку. 1974а. С. 112-115.
54. Шура-Бура Г.Б. Избирательность большой злаковой тли при заселении посевов яровых пшениц // Материалы 7 съезда Всесоюзного энтомолог. общества. Ч. 2. Сельскохозяйственная энтомология. Лесная энтомология. Л. 1974б. С. 181.
55. Шура-Бура Г.Б. Изучение заселенности видов и сортов яровой пшеницы злаковыми тлями // VI Всесоюзное совещание по иммунитету с.-х. растений к болезням и вредителям. Тез. докл. М. 1975. С. 94-95.
56. Шура-Бура Г.Б. Потенциал размножения обыкновенной черемуховой тли (*Rhopalosiphum padi* L.) на яровой пшенице // Труды ВИЗР. 1976. Вып. 48. С. 120-128.
57. Шуровенков Б.Г. Большая злаковая тля // Защита растений. 1975. № 9. С. 16-17.
58. Шуровенков Ю.Б. Сосущие вредители злаковых культур в лесостепи Северного Зауралья // Труды Всеросс. НИИ защиты растений. 1977. Т. 5. С. 29-38.
59. Acreman T.M., Dixon A.F.G. The role of awns in the resistance of cereals to the grain aphid, *Sitobion avenae* // Ann. Appl. Biol. 1986. V. 109. № 2. P. 375-381.
60. Ahman I., Weibull J., Petterson J. The role of plant size and plant density for host finding in *Rhopalosiphum padi* (L.) (Hom.: Aphididae) // Swed. J. Agr. Res. 1985. V. 15. № 1. P. 19-24.

61. *Ajayi O., Dewar A.M.* The effect of barley yellow dwarf virus on field populations of the cereal aphids, *Sitobion avenae* and *Metopolophium dirhodum* // Ann. Appl. Biol. 1983. V. 103. № 1. P. 1-11.
62. *Anderson G.A., Papa D., Peng J.H., Tahir M., Lapitan N.L.V.* Genetic mapping of *Dn7*, a rye gene conferring resistance to the Russian wheat aphid in wheat // Theor. Appl. Genet. 2003. V. 107. № 7. P. 1297-1303.
63. *Apablaza J.U., Robinson A.G.* Effects of three species of aphids on barley, wheat or oats at various stages of plant growth // Can. J. Plant Sci. 1967. V. 47. № 4. P. 367-373.
64. *Argandona V.H., Corcuera L.J., Niemeyer H.M., Campbell B.C.* Toxicity and feeding deterrence of hydroxamic acids from Gramineae in synthetic diets against the greenbug, *Schizaphis graminum* // Entomol. exp. et appl. 1983. V. 34. № 2. P. 134-138.
65. *Argandona V.H., Lusa J.G., Niemeyer H.M., Corcuera L.J.* Role of hydroxamic acids in the resistance of cereal to aphids // Phytochemistry. 1980. V. 19. № 8. P. 1665-1668.
66. *Argandona V.H., Niemeyer H.M., Corcuera L.J.* Effect of content and distribution of hydroxamic acids in wheat on infestation by the aphid *Schizaphis graminum* // Phytochemistry. 1981. V. 20. № 4. P. 673-676.
67. *Arriaga H.O., Re R.R.* Comportamiento hereditario de la resistencia a la toxemia del pulgon verde en centeno, cebada y trigo // Rev. Fac. Agron., Univ. Nac. de la Plata (Tercera Epoca). 1963. T. 39 (1a). P. 35-50.
68. *Arzani A., Peng J.H., Lapitan N.L.V.* DNA and morphological markers for a Russian wheat aphid resistance gene // Euphytica. 2004. V. 139. № 2. P. 167-172.
69. *Assad M.T.* Inheritance of resistance to the Russian wheat aphid in an Iranian durum wheat line // Plant Breeding. 2002. V. 121. № 2. P. 180-181.
70. *Assad M.T., Dorry H.R.* Inheritance and allelic relationships of resistances to the Russian wheat aphid in two Iranian wheat lines // Euphytica. 2001. V. 117. № 3. P. 229-232.
71. *Atkins I.M., Dahms R.G.* Reaction of small-grain varieties to green bug attack // USDA.-1945. Techn.bull. № 901. 30 p.
72. *Baker C.A., Porter D.R., Webster J.A.* Registration of STARS-9302W and STARS-9303W, Russian wheat aphid resistant wheat germplasms // Crop Sci. 1994. V. 34. № 4. P. 1135-1136.
73. *Barabas L.* Skodlivost vosky ovsenej (*Sitobion avenae* F.) na ozimnej pšenici // Pol'nohospodarstvo. 1985. r. 31. c. 3. S. 224-228.
74. *Basedow T., Mielke H.* Über Zusammenhänge zwischen dem Befall durch Getreideblattläuse (Hom., Aphididae) und durch die Braunspeizigkeit, *Septoria nodorum* (Berk.) Berk., bei Winterweizen // Mitt. Biol. Bundesanst. Land- und Forstwirt. Berlin - Dahlem. 1984. H. 223. S. 88-89.
75. *Basky Z.* Biotypic variation in Russian wheat aphid (*Diuraphis noxia* Kurdjumov Homoptera: Aphididae) between Hungary and South Africa // Cereal Res. Commun. 2002. V. 30. № 1/2. P. 133-139.
76. *Beregovoy V.H., Peters D.C.* Biotype J, a unique greenbug (Homoptera: Aphididae) distinguished by plant damage characteristics // J. Kans. Entomol. Soc. 1994. V. 67. № 3. P. 248-252.
77. *Berner J.M., Van der Westhuizen A.J.* Inhibition of xanthine oxidase activity results in the inhibition of Russian wheat aphid-induced defense enzymes // J. Chem. Ecol. 2010. V. 36. № 12. P. 1375-1380.
78. *Beyer B.M., Haley S.D., Lapitan N.L.V., Peng J.H., Peairs F.B.* Inheritance of Russian wheat aphid resistance from tetraploid wheat accessions during transfer to hexaploid wheat // Euphytica. 2011. V. 179. № 2. P. 247-255.
79. *Blackman R.L.* Aphid genetics and host plant resistance // Bulletin SROP. 1981. V. IV/1. P. 13-19.
80. *Bonvicini Pagliai A.M., Crema R.* Evolutionary models of heterogonic cycles of aphids // Boll. Ist. entomol. studi Bologna. 1987. V. 41. P. 101-108.

81. Botha A.-M., Swanevelder Z.H., Lapitan N.L.V. Transcript profiling of wheat genes expressed during feeding by two different biotypes of *Diuraphis noxia* // Environ. Entomol. 2010. V. 39. № 4. P. 1206-1231.
82. Botha A.M., Swanevelder Z.H., Schultz T., Van Eck L., Lapitan N.L.V. Deciphering defense strategies that are elucidated in wheat containing different *Dn* resistance genes // The 11<sup>th</sup> Intern. Wheat Genet. Symp. Proc. / Sydney Univ. Press. 2008. V. 1. P. 83-85.
83. Boyko E.V., Smith C.M., Thara V.K., Bruno J.M., Deng Y., Starkey S.R., Klahsen D.L. Molecular basis of plant gene expression during aphid invasion: wheat *Pto*- and *Pti*-like sequences are involved in interactions between wheat and Russian wheat aphid (Homoptera: Aphididae) // J. Econ Entomol. 2006. V. 99. № 4. P. 1430-1445.
84. Boyko E., Starkey S., Smith M. Molecular genetic mapping of *Gby*, a new greenbug resistance gene in bread wheat // Theor. Appl. Genet. 2004. V. 109. № 6. P. 1230-1236.
85. Burd J.D., Porter D.R. Biotypic diversity in greenbug (Hemiptera: Aphididae): characterizing new virulence and host associations // J. Econ. Entomol. 2006. V. 99. № 3. P. 959-965.
86. Burd J.D., Porter D.R., Puterka G.J., Haley S.D., Peairs F.B. Biotypic variation among North American Russian wheat aphid (Homoptera: Aphididae) populations // J. Econ. Entomol. 2006. V. 99. № 5. P. 1862-1866.
87. Caillaud C.M., Dedryver C.A., Simon J.C. Development and reproductive potential of the cereal aphid *Sitobion avenae* on resistant wheat lines (*Triticum monococcum*) // Ann. Appl. Biol. 1994. V. 125. № 2. P. 219-232.
88. Caillaud C.M., Pierre J.S., Chaubet B., Di Pietro J.P. Analysis of wheat resistance to the cereal aphid *Sitobion avenae* using electrical penetration graphs and flow charts combined with correspondence analysis // Entomol exp. et appl. 1995. V. 75. № 1. P. 9-18.
89. Campbell B.C., Jones K.C., Dreyer D.L. Discriminative behavioral responses by aphids to various plant matrix polysaccharides // Entomol. exp. et appl. 1986. V. 41. № 1. P. 17-24.
90. Carrillo R., Kramm V. Efecto de los afidos *Metopolophium dirhodum* (Walk.), *Rhopalosiphum padi* (L.) y *Sitobion avenae* (Fab.) en la composicion quimica y foliar del trigo // Turrialba. 1982. V. 32. № 3. P. 283-285.
91. Castro A.M., Clúa A.A., Gimenez D.O., Tocho E., Tacaliti M.S., Collado M., Worland A., Bottini R., Snape J.W. Genetic resistance to greenbug is expressed with higher contents of proteins and non-structural carbohydrates in wheat substitution lines // Wheat Production in Stressed Environments (Eds. Buck H.T., Nisi J.E., Salomón N.) / Devel. Plant Breed. 2007. V. 12. P. 139-147.
92. Castro A.M., Martin A., Martin L.M. Location of genes controlling resistance to greenbug (*Schizaphis graminum*) in *Hordeum chilense* // Plant Breed. 1996. V. 115. № 5. P. 335-338.
93. Castro A.M., Ramos S., Vasicek A., Worland A., Giménez D., Clúa A.A., Suárez E. Identification of wheat chromosomes involved with different types of resistance against greenbug (*Schizaphis graminum*, Rond.) and the Russian wheat aphid (*Diuraphis noxia*, Mordvilko) // Euphytica. 2001. V. 118. № 3. P. 321-330.
94. Castro A.M., Tocho E.F., Tacaliti M.S., Vasicek A., Giménez D.O., Börner A., Snape J.W. Gene discovery in recombinant doubled haploid populations for breeding wheat resistance against aphids // The 11<sup>th</sup> Intern. Wheat Genet. Symp. Proc. / Sydney Univ. Press. 2008. V. 3. P. 721-723.
95. Castro A.M., Vasicek A., Manifiesto M., Giménez D.O., Tacaliti M.S., Dobrovolskaya O., Röder M. S., Snape J.W., Börner A. Mapping antixenosis genes on chromosome 6A of wheat to greenbug and to a new biotype of Russian wheat aphid // Plant Breed. 2005. V. 124. № 3. P. 229-233.
96. Castro A.M., Vasicek A., Ramos S., Martin A., Martin L.M., Dixon A.F.G. Resistance against greenbug, *Schizaphis graminum* Rond., and Russian wheat aphid, *Diuraphis noxia* Mordvilko, in tritordeum amphiploids // Plant Breed. 1998. V. 117. № 6. P. 515-522.

97. Castro A.M., Vasicek A., Ramos S., Worland A., Suárez E., Munoz M., Giménez D., Clúa A.A. Different types of resistance against greenbug, *Schizaphis graminum* Rond, and the Russian wheat aphid, *Diuraphis noxia* Mordvilko, in wheat // Plant Breed. 1999. V. 118. № 2. P. 131-137.
98. Castro A.M., Worland A.J., Vasicek A., Ellerbrook C., Giménez D.O., Tocho E., Tacaliti M.S., Clúa A., Snape J.W. Mapping quantitative trait loci for resistance against greenbug and Russian wheat aphid // Plant Breed. 2004. V. 123. № 4. P. 361-365.
99. Chen B.H., Foster J.E., Ohm H.W. Effect of wheat vernalization on *Rhopalosiphum padi* L. survival // Crop Sci. 1983. V. 23. № 6. P. 1125-1127.
100. Ciepiela A. Biochemical basis of winter wheat resistance to the grain aphid, *Sitobion avenae* // Entomol. exp. et appl. 1989. V. 51. № 3. P. 269-275.
101. Ciepiela A., Niraz S. Zmiany w zawartosci bialek i aminokwasow w klosach podatnych i odpornych odmian pszenicy ozimej porazonej przez *Sitobion avenae* (F.), (Homoptera, Aphididae) // Roczn. nauk rol. E. 1988. V. 17. № 2. P. 237-253.
102. Collins M.B., Haley S.D., Peairs F.B., Rudolph J.B. Biotype 2 Russian wheat aphid resistance among wheat germplasm accessions // Crop Sci. 2005. V. 45. № 5. P. 1877-1880.
103. Corcuera L.J. Effects of indole alkaloids from Gramineae on aphids // Phytochemistry. 1984. V. 23. № 3. P. 539-541.
104. Corcuera L.J., Queirolo C.B., Argandona V.H. Effects of 2-β-D-glycosyl-4-hydroxy-7-methoxy-1,4-benzoxazin-3-one on *Schizaphis graminum* (Rondani) (Insecta, Aphididae) feeding on artificial diets // Experientia. 1985. V. 41. № 4. P. 514-516.
105. Curtis B.C., Schlehner A.M., Wood E.A.Jr. Genetics of greenbug (*Toxoptera graminum* Rond.) resistance in two strains of common wheat // Agron. Journ. 1960. V. 52. № 10. P. 599-602.
106. Dahms R.G. Comparative tolerance of small grains to greenbugs from Oklahoma and Mississippi // J. Econ. Entomol. 1948. V. 41. № 5. P. 825-826.
107. Daniels N.E. Greenbug populations and their damage to winter wheat as affected by fertilizer applications // J. Econ. Entomol. 1957. V. 50. № 6. P. 793-794.
108. Daniels N.E., Porter K.B. Greenbug resistance studies in winter wheat // J. Econ. Entomol. 1958. V. 51. № 5. P. 702-704.
109. Dean G.J. The natural enemies of cereal aphids // Ann. Appl. Biol. 1975. V. 80. № 1. P. 130-132.
110. Dedryver C.-A., Di Pietro J.-P. Biologie des pucerons des cereales dans l'Ouest de la France. VI. Etude comparative des fluctuations au champ des populations de *Sitobion avenae* sur différents cultivars de ble d'hiver // Agronomie. 1986. V. 6. № 1. P. 75-84.
111. Dedryver C.-A., Tanguy S. Biologie des pucerons des cereales dans l'Ouest de la France. V: - Influence de la date de semis du ble d'hiver sur les modalités d'infestation des parcelles par *Rhopalosiphum padi* (L.), *Sitobion avenae* (F.) et *Metopolophium dirhodum* (Wlk.) et sur le développement de leurs populations au printemps // Agronomie. 1984. V. 4. № 8. P. 711-719.
112. Deol G.S., Wilde G.E., Gill B.S. Host plant resistance in some wild wheats to the Russian wheat aphid, *Diuraphis noxia* (Mordvilko) (Homoptera: Aphididae) // Plant Breed. 1995. V. 114. № 6. P. 545-546.
113. Dewar A.M., Carter N., Powell W. Assessment of resistance of commercial varieties of winter wheat to cereal aphids // Ann. Appl. Biol. 1985. V. 106. Suppl. P. 168-169.
114. Dixon A.F.G. Structure of aphid populations // Annu. Rev. Entomol. V. 30. Palo Alto, Calif. 1985. P. 155-174.
115. Dong H., Quick J.S. Inheritance and allelism of resistances to the Russian wheat aphid in seven wheat lines // Euphytica. 1995. V. 81. № 3. P. 299-303.
116. Dong H., Quick J.S., Zhang Y. Inheritance and allelism of Russian wheat aphid resistance in several wheat lines // Plant Breeding, 1997. V. 116. № 5. P. 449-453.

117. Dorry H.R., Assad M.T. Inheritance of leaf shape and its association with chlorosis in wheat infested by Russian wheat aphid (*Diuraphis noxia*) // J. Agric. Sci. 2001. V. 137. № 2. P. 169-172.
118. Dreyer D.L., Campbell B.C. Association of the degree of methylation of intercellular pectin with plant resistance to aphids and with induction of aphid biotypes // Experientia. 1984. V. 40. № 2. P. 224-226.
119. Dreyer D.L., Campbell B.C. Chemical basis of host-plant resistance to aphids // Plant, Cell and Environm. 1987. V. 10. № 5. P. 353-361.
120. Dreyer D.L., Jones K.C. Feeding deterrence of flavonoids and related phenolics towards *Schizaphis graminum* and *Myzus persicae*: aphid feeding deterrents in wheat // Phytochemistry. 1981. V. 20. № 11. P. 2489-2493.
121. Dubcovsky J., Lukaszewski A.J., Echaide M., Antonelli E.F., Porter D.R. Molecular characterization of two *Triticum speltoides* interstitial translocations carrying leaf rust and greenbug resistance genes // Crop Sci. 1998. V. 38. № 6. P. 1655-1660.
122. Dunn B.L., Carver B.F., Baker C.A., Porter D.R. Rapid phenotypic assessment of bird cherry-oat aphid resistance in winter wheat // Plant Breed. 2007. V. 126. № 3. P. 240-243.
123. Du Toit F. Resistance in wheat (*Triticum aestivum*) to *Diuraphis noxia* (Hemiptera: Aphididae) // Cereal Res. Commun. 1987. V. 15. № 2-3. P. 175-179.
124. Du Toit F. Inheritance of resistance in two *Triticum aestivum* lines to Russian wheat aphid (Homoptera: Aphididae) // J. Econ. Entomol. 1989. V. 82. № 4. P. 1251-1253.
125. Du Toit F. Russian wheat aphid resistance in a wheat line from the Caspian Sea area // Cereal Res. Commun. 1992. V. 20. № 1-2. P. 55-61.
126. Du Toit F., Van Niekerk H.A. Resistance in *Triticum* species to the Russian wheat aphid, *Diuraphis noxia* (Mordvilko) (Hemiptera: Aphididae) // Cereal Res. Commun. 1985. V. 13. № 4. P. 371-378.
127. Du Toit F., Wessels W.G., Marais G.F. The chromosome arm location of the Russian wheat aphid resistance gene, *Dn5* // Cereal Res. Commun. 1995. V. 23. № 1-2. P. 15-17.
128. Ehdai B., Baker C.A. Inheritance and allelism for resistance to Russian wheat aphid in an Iranian spring wheat // Euphytica. 1999. V. 107. № 1. P. 71-78.
129. El Bouhssini M., Street K., Amri A., Mackay M., Ogonnaya F.C., Omran A., Abdalla O., Baum M., Dabbous A., Rihawi F. Sources of resistance in bread wheat to Russian wheat aphid (*Diuraphis noxia*) in Syria identified using the Focused Identification of Germplasm Strategy (FIGS) // Plant Breed. 2011a. V. 130. № 1. P. 96-97.
130. El Bouhssini M., Ogonnaya F.C., Ketata H., Mosaad M.M., Street K., Amri A., Keser M., Rajaram S., Morgounov A., Rihawi F., Dabus A., Smith C.M. Progress in host plant resistance in wheat to Russian wheat aphid (Hemiptera: Aphididae) in North Africa and West Asia // Austr. J. Crop Sci. 2011b. V. 5. № 9. P. 1108-1113.
131. Elsidaig A., Zwer P.K. Genes for resistance to Russian wheat aphid in PI 294994 wheat // Crop Sci. 1993. V. 33. № 5. P. 998-1001.
132. Estakhr A., Assad M.T. The allelic relationships among Russian wheat aphid resistance genes in two Iranian wheat lines and known genes // J. Agric. Sci. 2002. V. 138. № 3. P. 281-284.
133. Flinn M., Smith C.M., Reese J.C., Gill B. Categories of resistance to greenbug (Homoptera: Aphididae) biotype I in *Aegilops tauschii* germplasm // J. Econ. Entomol. 2001. V. 94. № 2. P. 558-563.
134. Flor H.H. The complementary genetic systems in flax and flax rust // Adv. Genet. 1956. V. 8. P. 29-54.
135. Foster J.E., Stamenkovic S.S., Araya J.E. Life cycle and reproduction of *Rhopalosiphum padi* (L.) (Homoptera: Aphididae) on wheat in the laboratory // J. Entomol. Sci. 1988. V. 23. № 3. P. 216-222.
136. Freier B., Wetzel T. Abundanzdynamik von Schadinsekten in Winterweizen // Z. angew. Entomol. 1984. V. 98. № 5. P. 483-494.

137. *Friebe B., Zhang W., Raupp J.W., Gill B.S., Porter D.R.* Non-homoeologous wheat-rye chromosomal translocations conferring resistance to greenbug // *Euphytica*. 1995. V. 84. № 2. P. 121-125.
138. *Gildow F.E.* Increased production of alatae by aphids reared on oats infected with barley yellow dwarf virus // *Ann. Entomol. Soc. Amer.* 1980. V. 73. P. 343-347.
139. *Graybosch R.A., Peterson C.J., Porter D.R., Chung O.K.* Registration of N96L9970 greenbug resistant wheat // *Crop Sci.* 2004. V. 44. № 4. P. 1492-1493.
140. *Haley S.D., Johnson J.J., Peairs F.B., Quick J.S., Stromberger J.A., Butler J.D., Miller H.R., Heaton E.E., Rudolph J.B., Seabourn B.W., Bai G., Jin Y., Kolmer J., Chen X.* Registration of "Bill Brown" wheat // *J. Plant Registr.* 2008. V. 2. № 3. P. 218-223.
141. *Haley S.D., Johnson J.J., Peairs F.B., Quick J.S., Stromberger J.A., Clayshulte S.R., Butler J.D., Rudolph J.B., Seabourn B.W., Bai G., Jin Y., Kolmer J.* Registration of "Ripper" wheat // *J. Plant Registr.* 2007. V. 1. № 1. P. 1-6.
142. *Haley S.D., Peairs F.B., Walker C.B., Rudolph J.B., Randolph T.L.* Occurrence of a new Russian wheat aphid biotype in Colorado // *Crop Sci.* 2004a. V. 44. № 5. P. 1589-1592.
143. *Haley S.D., Quick J.S., Johnson J.J., Peairs F.B., Stromberger J.A., Clayshulte S.R., Clifford B.L., Rudolph J.B., Chung O.K., Seabourn B.W.* Registration of 'Ankor' Wheat // *Crop Sci.* 2004b. V. 44. № 3. P. 1025.
144. *Haley S.D., Quick J.S., Johnson J.J., Peairs F.B., Stromberger J.A., Clayshulte S.R., Clifford B.L., Rudolph J.B., Seabourn B.W., Chung O.K., Jin Y., Kolmer J.* Registration of "Hatcher" wheat // *Crop Sci.* 2005. V. 45. № 6. P. 3654-2655.
145. *Harvey T.L., Hackerott H.L.* Plant resistance to a greenbug biotype injurious to sorghum // *J. Econ. Entomol.* 1969. V. 62. № 6. P. 1271-1274.
146. *Harvey T.L., Kofoid K.D., Martin T.J., Sloderbeck P.E.* A new greenbug virulent to E-biotype resistant sorghum // *Crop Sci.* 1991. V. 31. № 6. P. 1689-1691.
147. *Harvey T.L., Martin T.J., Livers R.W.* Resistance to biotype C greenbug in synthetic hexaploid wheats derived from *Triticum tauschii* // *J. Econ. Entomol.* 1980. V. 73. № 3. P. 387-389.
148. *Harvey T.L., Wilde G.E., Kofoid K.D.* Designation of a new greenbug biotype K, injurious to resistant sorghum // *Crop Sci.* 1997. V. 37. № 3. P. 989-991.
149. *Haseman L.* Influence of soil minerals on insects // *J. Econ. Entomol.* 1946. V. 39. № 1. P. 8-11.
150. *Havlickova H.* Unvernalised seedlings in screening of cereal aphid preferences for winter wheat cultivars // *J. Appl. Entomol.* 1988. V. 106. P. 432-436.
151. *Henderson I.F., Perry J.H.* Some factors affecting the build-up of cereal aphid infestations in winter wheat // *Ann. Appl. Biol.* 1978. V. 89. № 2. P. 177-183.
152. *Heyns I., Groenewald E., Marais F., Du Toit F., Tolmay V.* Chromosomal location of the Russian wheat aphid resistance gene, *Dn5* // *Crop Sci.* 2006. V. 46. № 2. P. 630-636.
153. *Hinz B., Daebeler F.* Untersuchungen zur Anfälligkeit verschiedener Getreidearten und sorten gegenüber Getreideblattläusen // *Arch. Phytopathol. Pflanzenschutz.* 1974. Bd. 10. H. 5. S. 341-346.
154. *Hinz B., Daebeler F.* Qualitätsbeeinflussung von Sommergerste und Hafer durch Haferblattläusbefall // *Nachrichtenbl. Pflanzenschutz DDR.* 1979. Jr. 33. H. 5. S. 102.
155. *Hinz B., Daebeler F.* Wirkung von Herbiziden auf Getreideblattläuse an Winterweizen // *Nachrichtenbl. Pflanzenschutz DDR.* 1980. Jr. 34. H. 10. S. 214-215.
156. *Hollenhorst M.M., Joppa L.R.* Chromosomal location of genes for resistance to greenbug in "Largo" and "Amigo" wheats // *Crop Sci.* 1983. V. 23. № 1. P. 91-93.
157. *Holubec V., Havlickova H.* Interspecific differences in cereal aphid infestation of 20 *Aegilops* species // *Genet. a Slecht.* 1994. V. 30. № 2. P. 81-87.
158. *Honek A.* Plant density and abundance of cereal aphids (Hom., Aphidina) // *Z. angew. Entomol.* 1985. V. 100. № 3. P. 309-316.

159. *Jenkins J.N.* Breeding for insect resistance. In: *Plant Breeding II*. Edited by K.J. Frey. The Iowa State University press. 1981. P. 291-308.
160. *Joppa L.R., Timian R.G., Williams N.D.* Inheritance of resistance to greenbug toxicity in an amphiploid of *Triticum turgidum/T. tauschii* // *Crop Sci.* 1980. V. 20. № 3. P. 343-344.
161. *Joppa L.R., Williams N.D.* Registration of Largo, a greenbug resistant hexaploid wheat // *Crop Sci.* 1982. V. 22. № 4. P. 901-902.
162. *Juneja P.S., Gholson R.K.* Acidic metabolites of benzyl alcohol in greenbug resistant barley // *Phytochemistry.* 1976. V. 15. № 5. P. 647-648.
163. *Juneja P.S., Gholson R.K., Burton R.L., Starks K.J.* The chemical basis for greenbug resistance in small grains. 1. Benzyl alcohol as a possible resistance factor // *Ann. Entomol. Soc. Amer.* 1972. V. 65. № 4. P. 961-964.
164. *Juneja P.S., Percy S.C., Gholson R.K., Burton R.L., Starks K.J.* Chemical basis for greenbug resistance in small grains. II. Identification for the major neutral metabolite of benzyl alcohol in barley // *Plant Physiology.* 1975. V. 56. № 3. P. 385-389.
165. *Jyoti J.L., Qureshi J.A., Michaud J.P., Martin T.J.* Virulence of two Russian wheat aphid biotypes to eight wheat cultivars at two temperatures // *Crop Sci.* 2006. V. 46. № 2. P. 774-780.
166. *Kanehisa K., Rustamani M.A., Cheng W.-Y., Tsumuki H., Shiraga T.* Quantitative variations of a resistance substance, DIMBOA, against aphids in wheat varieties // *Bull. Res. Inst. Biore-sour. / Okayama Univ.* 1995. V. 3. № 1. P. 17-26.
167. *Kantack E.J., Dahms R.G.* A comparison of injury caused by the apple grain aphid and greenbug to small grains // *J. Econ. Entomol.* 1957. V. 50. № 2. P. 156-158.
168. *Katis N., Gibson R.W.* Transmission of beet mosaic virus by cereal aphids // *Plant Pathol.* 1984. V. 33. № 3. P. 425-427.
169. *Kindler S.D., Spomer S.M.* Biotypic status of six greenbug (Homoptera: Aphididae) isolates // *Environ. Entomol.* 1986. V. 15. № 3. P. 567-572.
170. *Khan S.A., Murugan M., Starkey S., Manley A., Smith C.M.* Inheritance and categories of resistance in wheat to Russian wheat aphid (Hemiptera: Aphididae) Biotype 1 and Biotype 2 // *J/ Econ. Entomol.* 2009. V.102. № 4. P. 654-1662.
171. *Kogan M., Ortman E.F.* Antixenosis – a new term proposed to define Painter's "non-preference" modality of resistance // *Bull. Entomol. Soc. Amer.* 1978. V. 24. P. 175-176.
172. *Kuroli G.* Damage by oat aphids (*Rhopalosiphum padi* L.) in cereals // *Z. angew. Entomol.* 1983. V. 96. № 5. P. 463-469.
173. *Lage J., Skovmand B., Andersen S.B.* Expression and suppression of resistance to greenbug (Homoptera: Aphididae) in synthetic hexaploid wheats derived from *Triticum dicoccum* × *Aegilops tauschii* crosses // *J. Econ. Entomol.* 2003. V. 96. № 1. P. 202-206.
174. *Lage J., Skovmand B., Andersen S.B.* Field evaluation of emmer wheat-derived synthetic hexaploid wheat for resistance to Russian wheat aphid (Homoptera: Aphididae) // *J. Econ. Entomol.* 2004a. V. 97. № 3. P.1065-1070.
175. *Lage J., Skovmand B., Andersen S.B.* Resistance categories of synthetic hexaploid wheats resistant to the Russian wheat aphid (*Diuraphis noxia*) // *Euphytica.* 2004b. V. 136. № 3. P. 291-296.
176. *Lamb R.J., MacKay P.A.* Tolerance of antibiotic and susceptible cereal seedlings to the aphids *Metopolophium dirhodum* and *Rhopalosiphum padi* // *Ann. Appl. Biol.* 1995. V. 127. № 3. P. 573-583.
177. *Lapitan N.L.V., Hess A., Wang H., Van Eck L., Scofield S., Botha A.M.* Different sets of wheat genes are used in *Dn7*-mediated resistance to feeding by two biotypes of Russian wheat aphid // *The 11<sup>th</sup> Intern. Wheat Genet. Symp. Proc. / Sydney Univ. Press.* 2008. V. 3. P. 765-767.
178. *Lapitan N.L.V., Peng J., Sharma V.* A high-density map and PCR markers for Russian wheat aphid resistance gene *Dn7* on chromosome 1RS/1BL // *Crop Sci.* 2007. V. 47. № 2. P. 811-820.

179. Larkin P.J., Scowcroft W.R. Somaclonal variation – a novel source of variability from cell cultures for plant improvement // Theor. Appl. Genet. 1981. V. 60. № 4. P. 197-214.
180. Lazar M.D., Petersohn G.L., Hu J. Multigenic inheritance of biotype-E greenbug resistance in wheat // Plant Breed. 1995. V. 114. № 5. P. 492-496.
181. Lee G. Assessment of the resistance of wheats to *Sitobion avenae* feeding on the ear // Ann. Appl. Biol. 1984. V. 104. Suppl. P. 100-101.
182. Lee G., Stevens D.J., Stokes S., Wratten S.D. Duration of cereal aphid populations and the effects on wheat yield and breadmaking quality // Ann. Appl. Biol. 1981. V. 98. № 2. P. 169-178.
183. Leszczynski B. Changes in phenols content and metabolism in leaves of susceptible and resistant winter wheat cultivars infested by *Rhopalosiphum padi* (L.) (Hom., Aphididae) // Z. angew. Entomol. 1985. V. 100. № 4. P. 343-348.
184. Leszczynski B., Dixon A.F.G. Resistance of cereals to aphids: interaction between hydroxamic acids and the aphid *Sitobion avenae* (Homoptera: Aphididae) // Ann. Appl. Biol. 1990. V. 117. № 1. P. 21-30.
185. Linscott T.M., Bosque-Pérez N.A., Schotzko D.J., Kidwell K.K., Zemetra R.S. Genetic control of Russian wheat aphid (*Diuraphis noxia*) resistance in wheat accession PI 47545 // Euphytica. 2001. V. 121. № 1. P. 31-35.
186. Liu X.L., Yang X.F., Wang C.Y., Wang Y.J., Zhang H., Ji W.Q. Molecular mapping of resistance gene to English grain aphid (*Sitobion avenae* F.) in *Triticum durum* wheat line C273 // Theor. Appl. Genet. 2011. (в печати).
187. Liu X.M., Smith C.M., Friebe B.R., Gill B.S. Molecular mapping and allelic relationships of Russian wheat aphid-resistance genes // Crop Sci. 2005. V. 45. № 6. P. 2273-2280.
188. Liu X.M., Smith C.M., Gill B.S., Tolmay V. Microsatellite markers linked to six Russian wheat aphid resistance genes in wheat // Theor. Appl. Genet. 2001. V. 102. № 4. P. 504-510.
189. Liu X.M., Smith C.M., Gill B.S. Identification of microsatellite markers linked to Russian wheat aphid resistance genes *Dn4* and *Dn6* // Theor. Appl. Genet. 2002. V. 104. № 6. P. 1042-1048.
190. Lowe H.J.B. Detection of resistance to aphids in cereals // Ann. Appl. Biol. 1978. V. 88. № 3. P. 401-406.
191. Lowe H.J.B. Resistance and susceptibility to colour forms of the aphid *Sitobion avenae* in spring and winter wheats (*Triticum aestivum*) // Ann. Appl. Biol. 1981. V. 99. № 1. P. 87-98.
192. Lowe H.J.B. Characteristics of resistance to the grain aphid *Sitobion avenae* in winter wheat // Ann. Appl. Biol. 1984a. V. 105. № 3. P. 529-538.
193. Lowe H.J.B. Glasshouse and field assessments of resistance to grain aphid, *Sitobion avenae*, in winter wheat // Ann. Appl. Biol. 1984b. V. 104. Suppl. P. 108-109.
194. Lowe H.J.B. Variable resistance to *Sitobion avenae* in *Triticum monococcum* // Ann. Appl. Biol. 1984c. V. 104. Suppl. P. 102-103.
195. Lowe H.J.B. Resistance to aphids // PBI, Annual report 1984. Cambridge. 1985a. P. 100.
196. Lowe H.J.B. Observations on the occurrence and inheritance in wheat of resistance to the grain aphid *Sitobion avenae* // Crop Prot. 1985b. V. 4. № 3. P. 313-321.
197. Lu H., Rudd J.C., Burd J.D., Weng Y. Molecular mapping of greenbug resistance genes *Gb2* and *Gb6* in T1AL.1RS wheat-rye translocations // Plant Breed. 2010. V. 129. № 5. P. 472-476.
198. Ma Z.Q., Saidi A., Quick J.S., Lapitan N.L.V. Genetic mapping of Russian wheat aphid resistance genes *Dn2* and *Dn4* in wheat // Genome. 1998. V. 41. № 2. P. 303-306.
199. Marais G.F., Du Toit F. A monosomic analysis of Russian wheat aphid resistance in the common wheat PI 294994 // Plant Breed. 1993. V. 111. P. 246-248.
200. Marais G.F., Horn M., Du Toit F. Intergeneric transfer (rye to wheat) of a gene(s) for Russian wheat aphid resistance // Plant Breed. 1994. V. 113. № 4. P. 265-271.

201. *Marais G.F., Wessels W.G., Horn M., Du Toit F.* Association of a stem rust resistance gene (*Sr45*) and two Russian wheat aphid resistance genes (*Dn5* and *Dn7*) with mapped structural loci in common wheat // *South African J. Plant Soil.* 1998. V. 15. № 2. P. 67-71.
202. *Markkula M., Laurema S.* Changes in the concentration of free amino acids in plants induced by virus diseases and the reproduction of aphids // *Ann. agric. fenn.* 1964. V. 3. № 4. P. 265-271.
203. *Markkula M., Roukka K.* Resistance of cereals to the aphids *Rhopalosiphum padi* (L.) and *Macrosiphum avenae* (F.) and fecundity of these aphids on Graminae, Cyperaceae and Juncaeeae // *Ann. agric. fenn.* 1972. V. 11. № 6. P. 417-423.
204. *Martin T.J., Harvey T.L., Hatchett J.H.* Registration of greenbug and Hessian fly resistant wheat germplasm // *Crop Sci.* 1982. V. 22. № 5. P. 1089.
205. *Mater Y., Baenziger S., Gill K., Graybosch R., Whitcher L., Baker C., Specht J., Dweikat I.* Linkage mapping of powdery mildew and greenbug resistance genes in recombinant 1RS from "Amigo" and "Kavkaz" wheat-rye translocations of chromosome 1RS.1AL // *Genome.* 2004. V. 47. № 2. P. 292-298.
206. *Maxwell F.G., Painter R.H.* Auxin content of extracts of certain tolerant and susceptible host plants of *Toxoptera graminum*, *Macrosiphum pisi*, and *Therioaphis maculata* and relation to host plant resistance // *J. Econ. Entomol.* 1962a. V. 55. № 1. P. 46-56.
207. *Maxwell F.G., Painter R.H.* Plant growth hormones in ether extracts of the greenbug, *Toxoptera graminum*, and the pea aphid, *Macrosiphum pisi*, fed on selected tolerant and susceptible host plants // *J. Econ. Entomol.* 1962b. V. 55. № 1. P. 57-62.
208. *Merkle O.G., Starks K.J.* Resistance of wheat to the yellow sugarcane aphid (Homoptera: Aphididae) // *J. Econ. Entomol.* 1985. V. 78. № 1. P. 127-128.
209. *Michaud J.P., Jyoti J.L., Qureshi J.A.* Positive correlation of fitness with group size in two biotypes of Russian wheat aphid (Homoptera: Aphididae) // *J. Econ. Entomol.* 2006. V. 99. № 4. P. 1214-1224.
210. *Migui S.M., Lamb R.J.* Patterns of resistance to three cereal aphids among wheats in the genus *Triticum* (Poaceae) // *Bull. Entomol. Res.* 2003. V.93. № 4. P.323-333.
211. *Mittal S., Lynn S. Dahleen L.S., Mornhinweg D.* Locations of quantitative trait loci conferring Russian wheat aphid resistance in barley germplasm STARS-9301B // *Crop Sci.* 2008. V. 48. № 4. P. 1452-1458.
212. *Mohase L., Van der Westhuizen A J.* Glycoproteins from Russian wheat aphid infested wheat induce defence responses // *Z. Naturforsch.* 2002a. Bd 57c. № 9-10. S. 867-873.
213. *Mohase L., Van der Westhuizen A.J.* Salicylic acid is involved in resistance responses in the Russian wheat aphid-wheat interaction // *J. Plant Physiol.* 2002b. V. 159. № 6. P. 585-590.
214. *Moloi M.J., Van der Westhuizen A.J.* The reactive oxygen species are involved in resistance responses of wheat to the Russian wheat aphid // *J. Plant Physiol.* 2006. V. 163. № 11. P. 1118-1125.
215. *Myburg A.A., Cawood M., Wingfield B.D., Botha A-M.* Development of RAPD and SCAR markers linked to the Russian wheat aphid resistance gene *Dn2* in wheat // *Theor. Appl. Genet.* 1998. V. 96. № 8. P. 1162-1169.
216. *Navabi Z., Shiran B., Assad M.T.* Microsatellite mapping of a Russian wheat aphid resistance gene on chromosome 7B of an Iranian tetraploid wheat line: preliminary results // *Cereal Res. Commun.* 2004. V. 32. № 4. P. 451-457.
217. *Nematollahy M. R., Ahmadi A. A., Emam Y., Assad M. T.* Evaluation of wheat (*Triticum* spp.) resistance to the Russian wheat aphid (*Diuraphis noxia* Mordvilko) // *Iran Agric. Res.* 1998. V. 17. № 1. P. 1-18.
218. *Ni X., Quisenberry S.S.* Effect of wheat leaf epicuticular structure on host selection and probing rhythm of Russian wheat aphid (Homoptera: Aphididae) // *J. Econ. Entomol.* 1997. V. 90. № 5. P. 1400-1407.

219. Ni X., Quisenberry S.S. Comparison of DIMBOA concentrations among wheat isolines and corresponding plant introduction lines // Entomol. Experim. et Appl. 2000. V. 96. № 3. P. 275-279
220. Ni X., Quisenberry S.S., Siegfried B.D., Lee K.W. Influence of cereal leaf epicuticular wax on *Diuraphis noxia* probing behavior and nymphoposition // Entomol. Exp. et Appl. 1998. V. 89. № 2. P. 111-118.
221. Niassy A., Ryan J.D., Peters D.C. Variations in feeding behavior, fecundity, and damage of biotypes B and E of *Schizaphis graminum* (Homoptera: Aphididae) on three wheat genotypes // Environ. Entomol. 1987. V. 16. № 5. P. 1163-1168.
222. Niemeyer H.F., Calcaterra N.B., Roveri O.A. Inhibition of energy metabolism by benzoxazolin-2-one // Comp. Biochem. and Physiol. 1987. V. 87B. № 1. P. 35-39.
223. Niemeyer H. F., Jerez J. M. Chromosomal location of genes for hydroxamic acid accumulation in wheat using wheat aneuploids and wheat substitution lines // Heredity. 1997. V. 79. № 1. P. 10-14.
224. Niraz S., Leszczynski B., Ciepiela A., Urbanska A. The importance of various plant chemical compounds to constitutive aphid resistance in winter wheats // Roczn. nauk rol. E. 1987. V. 17. № 1. P. 61-75.
225. Niraz S., Leszczynski B., Ciepiela A., Urbanska A., Warchoe J. Biochemical aspects of winter wheat resistance to aphids // Insect Sci. and Appl. 1985. V. 6. № 3. P. 253-257.
226. Niraz S., Urbanska A. Interactions between cereal aphids and winter wheat // Insect-Plant's 89: Proc. 7th Int. Symp. Insect-Plant Relationships, Budapest, July 3-8, 1989. Budapest, 1991. P. 513-516.
227. Niraz S., Urbanska A., Czyzewska D., Leszczynski B. Some physiological and biochemical relations between cereals and aphids // Endocrinol. Frontiers Physiol. Insect. Ecol.: Proc. Int. Conf. Low-Mol. Bioregulators Cellulas Metabolism. Vol.1. Wroclaw, 1988. P. 123-128.
228. Nkongolo K.K., Quick J.S., Limin A.E., Fowler D.B. Sources and inheritance of resistance to Russian wheat aphid in *Triticum* species amphiploids and *Triticum tauschii* // Can. J. Plant Sci. 1991a. V. 71. № 3. P. 703-708.
229. Nkongolo K.K., Quick J.S., Meyer W.L., Pairs F.B. Russian wheat aphid resistance of wheat, rye, and triticale in greenhouse tests // Cereal Res. Commun. 1989. V. 17. № 3-4. P. 227-232.
230. Nkongolo K.K., Quick J.S., Pairs F.B., Meyer W.L. Inheritance of resistance of PI 372129 wheat to the Russian wheat aphid // Crop Sci. 1991b. V. 31. P. 905-907.
231. Nomura T., Ishihara A., Imaishi H., Endo T.R., Ohkawa H., Iwamura H. Molecular characterization and chromosomal localization of cytochrome P450 genes involved in the biosynthesis of cyclic hydroxamic acids in hexaploid wheat // Mol. Genet. Genomics. 2002. V. 267. № 2. P. 210-217.
232. Nomura T., Ishihara A., Imaishi H., Ohkawa H., Endo T.R., Iwamura H. Rearrangement of the genes for the biosynthesis of benzoxazinones in the evolution of Triticeae species // Planta. 2003. V. 217. № 5. P. 776-782.
233. Nomura T., Ishihara A., Yanagita R.C., Endo T.R., Iwamura H. Three genomes differentially contribute to the biosynthesis of benzoxazinones in hexaploid wheat // Proc. Nat. Acad. Sci. 2005. V. 102. № 45. P. 16490-16495.
234. Painter R.H., Peters D.C. Screening wheat varieties and hybrids for resistance to the greenbug // J. Econ. Entomol. 1956. V. 49. № 4. P. 546-548.
235. Papp M. Oszi buzagenotipusok vetesfeheritovel (*Oulema melanopus* L.) es zableveltetivel (*Rhopalosiphum padi* L.) szembeni ellenallosaga // Novenytermeles. 1990. T. 39. № 1. P. 11-22.
236. Papp M., Mesterhazy A. Resistance to bird cherry-oat aphid (*Rhopalosiphum padi* L.) in winter wheat varieties // Euphytica. 1993. V. 67. № 1-2. P. 49-57.

237. Peng J.H., Bai Y., Haley S.D., Lapitan N.L.V. Microsatellite-based molecular diversity of bread wheat germplasm and association mapping of wheat resistance to the Russian wheat aphid // *Genetica*. 2009. V. 135. № 1. P. 95-122.
238. Peng J., Wang H., Haley S.D., Peairs F.B., Lapitan N.L.V. Molecular mapping of the Russian wheat aphid resistance gene *Dn2414* in wheat // *Crop Sci*. 2007. V. 47. № 6. P. 2418-2429.
239. Peng Z., Miles P.W. Oxidases in the gut of an aphid, *Macrosiphum rosae* (L.) and their relation to dietary phenolics // *J. Insect Physiol*. 1991. V. 37. № 10. P. 779-787.
240. Pike K.S., Schaffner R.L. Development of autumn populations of cereal aphids, *Rhopalosiphum padi* (L.) and *Schizaphis graminum* (Rondani) (Homoptera: Aphididae) and their effects on winter wheat in Washington state // *J. Econ. Entomol*. 1985. V. 78. № 3. P. 676-680.
241. Porter D.R., Baker C.A., El-Bouhssini M. Resistance in wheat to a new North American–Russian wheat aphid biotype // *Plant Breed*. 2005. V. 124. № 6. P. 603-604.
242. Porter D.R., Baker C.A., Webster J.A. Inheritance of Russian wheat aphid resistance in PI 140207 spring wheat // *Plant Breed*. 1998. V. 117. № 3. P. 293-294.
243. Porter D.R., Webster J.A. Russian wheat aphid-induced protein alterations in spring wheat // *Euphytica*. 2000. V. 111. № 3. P. 199-203.
244. Porter D.R., Webster J.A., Burton R.L., Puterka G.J., Smith E.L. New sources of resistance to greenbug in wheat // *Crop Sci*. 1991. V. 31. № 6. P. 1502-1504.
245. Porter D.R., Webster J.A., Friebe B. Inheritance of greenbug biotype G resistance in wheat // *Crop Sci*. 1994. V. 34. № 3. P. 625-628.
246. Porter K.B., Peterson G.L., Vise O. A new greenbug biotype // *Crop Sci*. 1982. V. 22. № 4. P. 847-850.
247. Puterka G.J., Burd J.D., Burton R.L. Biotypic variation in a worldwide collection of Russian wheat aphid (Homoptera: Aphididae) // *J. Econ. Entomol*. 1992. V. 85. № 4. P. 1497-1506.
248. Puterka G.J., Burd J.D., Porter D., Shufran K., Baker C., Bowling B., Patrick C. Distribution and diversity of Russian wheat aphid (Homoptera: Aphididae) biotypes in North America // *J. Econ. Entomol*. 2007. V. 100. № 5. P. 1679-1684.
249. Puterka G.J., Peters D.C. Rapid technique for determining greenbug (Homoptera: Aphididae) biotypes B, C, E, and F // *J. Econ. Entomol*. 1988. V. 81. № 1. P. 396-399.
250. Puterka G.J., Peters D.C. Inheritance of greenbug, *Schizaphis graminum* (Rondani), virulence to *Gb2* and *Gb3* resistance genes in wheat // *Genome*. 1989. V. 32. № 1. P. 109-114.
251. Puterka G.J., Peters D.C., Kerns D.L., Slosser J.E., Bush L., Worrall D.W., McNew R.W. Designation of two new greenbug (Homoptera: Aphididae) biotypes G and H // *J. Econ. Entomol*. 1988. V. 81. № 6. P. 1754-1759.
252. Puterka G.J., Slosser J.E., Gilmore E.C. Biotype C and E greenbugs: distribution in the Texas rolling plains and damage to four small grain varieties // *Southwest. Entomol*. 1982. V. 7. № 1. P. 4-8.
253. Qureshi J.A., Michaud J.P., Martin T.J. Resistance to biotype 2 Russian wheat aphid (Homoptera: Aphididae) in two wheat lines // *J. Econ. Entomol*. 2006. V. 99. № 2. P. 544-550.
254. Quick J.S., Ellis G.E., Normann R.M., Stromberger J.A., Shanahan J.F., Peairs F.B., Rudolph J.B., Lorenz D.K. Registration of “Halt” wheat // *Crop Sci*. 1996. V. 36. № 1. P. 210.
255. Quick J.S., Nkongolo K.K., Meyer W., Peairs F.B., Weaver S. Russian wheat aphid reaction and agronomic and quality traits of a resistant wheat // *Crop Sci*. 1991. V. 31. № 1. P. 50-53.
256. Quick J.S., Stromberger J.A., Clayshulte S., Clifford B., Johnson J.J., Peairs F.B., Rudolph J.B., Lorenz K. Registration of “Prairie Red” wheat // *Crop Sci*. 2001a. V. 41. № 4. P. 1362-1363.
257. Quick J.S., Stromberger J.A., Clayshulte S., Clifford B., Johnson J.J., Peairs F.B., Rudolph J.B., Lorenz K. Registration of “Yumar” wheat // *Crop Sci*. 2001b. V. 41. № 4. P. 1363-1364.
258. Rabbinge R., Drees E.M., Van der Graaf M. Damage effects of cereal aphids in wheat // *Neth. J. Plant. Pathol*. 1981. V. 87. № 6. P. 217-232.

259. Radchenko E.E. Resistance of *Triticum* species to cereal aphids // Czech J. Genet. Plant Breed. 2011. V. 47. Special issue. P. 67-70.
260. Radchenko E.E., Tyryshkin L.G. Components of the greenbug (*Schizaphis graminum* Rond.) resistance in wheat and barley somaclonal variants // Cereal Res. Commun. 2004. V. 32. № 2. P. 255-258.
261. Rautapaa J. The effect of the English grain aphid *Macrosiphum avenae* (F.) (Hom., Aphididae) on the yield and quality of wheat // Ann. agric. fenn. 1966. V. 5. № 4. P.334-341.
262. Ricciardi M., Tocho E., Tacaliti M.S., Vasicek A., Giménez D.O., Paglione A., Simmonds J., Snape J.W., Cakir M., Castro A.M. Mapping quantitative trait loci for resistance against Russian wheat aphid (*Diuraphis noxia*) in wheat (*Triticum aestivum*) // Crop Pasture Sci. 2010. V. 61. № 12. P. 970-977.
263. Roberts J.J., Foster J.E. Effect of leaf pubescence in wheat on the bird cherry oat aphid (Homoptera: Aphididae) // J. Econ. Entomol. 1983. V. 76. № 6. P. 1320-1322.
264. Robinson J., Skovmand B. Evaluation of emmer wheat and other Triticeae for resistance to Russian wheat aphid // Gen. Res. Crop Evol. 1992. V. 39. № 3. P. 159-163.
265. Rose A.F., Jones K.C., Haddon W.F., Dreyer D.L. Grindelane diterpenoid acids from *Grindelia humilis*: feeding deterrence of diterpene acids towards aphids // Phytochemistry. 1981. V. 20. № 9. P. 2249-2253.
266. Saidi A., Quick J.S. Inheritance and allelic relationships among Russian wheat aphid resistance genes in winter wheat // Crop Sci. 1996. V. 36. № 2. P. 256-258.
267. Schuster D.J., Starks K.J. Response of *Lysiphlebus testaceipes* in an olfactometer to a host and a non-host insect and to plants // Environ. Entomol. 1974. V. 3. № 6. P. 1034-1035.
268. Sebesta E.E., Wood E.A.Jr., Porter D.R., Webster J.A. Development of a triticale resistant to the greenbug: an historical perspective // Euphytica. 1996. V. 87. № 1. P. 65-67.
269. Sebesta E.E., Wood E.A.Jr. Transfer of greenbug resistance from rye to wheat with x-rays // Agron. Abstr. 1978. № 70. P. 61-62.
270. Shaposhnikov G.Ch. Organization (structure) of populations and species, and speciation // Aphids: Biol., Natur. Enemies, and Contr. Vol. A. Amsterdam e.a. 1987. P. 415-430.
271. Shekarian B., Rassoulilian G.R., Fard P.A. Screening of different varieties of wheat to find resistance sources to Russian wheat aphid, *Diuraphis noxia* (Mordvilko) // Iranian J. Agric. Sci. 2001. V. 32. № 1. P. 237-253.
272. Schroeder-Teeter S., Zemetra R.S., Schotzko D.J., Smith C.M., Rafi M. Monosomic analysis of Russian wheat aphid (*Diuraphis noxia*) resistance in *Triticum aestivum* line PI 137739 // Euphytica. 1994. V. 74. № 1-2. P. 117-120.
273. Smith C.M., Boyko E.V. The molecular bases of plant resistance and defense responses to aphid feeding: current status // Entomol. Exp. et Appl. 2007. V. 122. № 1. P. 1-16.
274. Smith C.M., Havlicková H., Starkey S., Gill B.S., Holubec V. Identification of *Aegilops* germplasm with multiple aphid resistance // Euphytica. 2004. V. 135. № 3. P. 265-273.
275. Smith C.M., Liu X., Wang L.J., Liu X., Chen M.-S., Starkey S., Bai J. Aphid feeding activates expression of a transcriptome of oxylipin-based defense signals in wheat involved in resistance to herbivory // J. Chem. Ecol. 2010. V. 36. № 3. P. 260-276.
276. Smith C.M., Starkey S. Resistance to greenbug (Heteroptera: Aphididae) biotype I in *Aegilops tauschii* synthetic wheats // J. Econ. Entomol. 2003. V. 96. № 5. P. 1571-1576.
277. Sneepe J., Dieleman F.L. Breeding plant varieties resistant to pests // Bulletin OEPP. 1973. V. 3. № 3. P. 89-93.
278. Sotelo P., Starkey S., Voothuluru P., Wilde G.E., Smith C.M. Resistance to Russian wheat aphid biotype 2 in CIMMYT synthetic hexaploid wheat lines // J. Econ. Entomol. 2009. V. 102. № 3. P. 1255-1261.
279. Sotherton N.W., Lee G. Field assessments of resistance to the aphids *Sitobion avenae* and *Metopolophium dirhodum* in old and modern spring-sown wheats // Ann. Appl. Biol. 1988. V. 112. № 2. P. 239-248.

280. Sotherton N.W., Van Emden H.F. Laboratory assessments of resistance to the aphids *Sitobion avenae* and *Metopolophium dirhodum* in three *Triticum* species and two modern wheat cultivars // Ann. Appl. Biol. 1982. V. 101. № 1. P. 99-107.
281. Souza E., Smith C.M., Schotzko D.J., Zemetra R.S. Greenhouse evaluation of red winter wheats for resistance to the Russian wheat aphid (*Diuraphis noxia* Mordvilko) // Euphytica. 1991. V. 57. № 3. P. 221-225.
282. Spiller N.J., Llewellyn M. A comparison of the level of resistance in diploid *Triticum monococcum* and hexaploid *Triticum aestivum* wheat seedlings to the aphids *Metopolophium dirhodum* and *Rhopalosiphum padi* // Ann. Appl. Biol. 1986. V. 109. № 1. P. 173-177.
283. Starks K.J., Burton R.L., Merkle O.G. Greenbugs (Homoptera: Aphididae) plant resistance in small grains and sorghum to biotype E // J. Econ. Entomol. 1983. V. 76. № 4. P. 877-880.
284. Starks K.J., Merkle O.G. Low level resistance in wheat to greenbug // J. Econ. Entomol. 1977. V. 70. № 3. P. 305-306.
285. Stokes S., Lee G., Wratten S.D. Resistance to cereal aphids in winter wheat cultivars 1978 // Ann. Appl. Biol. 1980. V. 94. Suppl. P. 50-51.
286. Thackray D.J., Wratten S.D., Edwards P.J., Niemeyer H.M. Resistance to the aphids *Sitobion avenae* and *Rhopalosiphum padi* in Gramineae in relation to hydroxamic acid levels // Ann. Appl. Biol. 1990. V. 116. № 3. P. 573-582.
287. Tolmay V.L., Du Toit F., Smith C.M. Registration of seven Russian wheat aphid resistant near isogenic lines developed in South Africa // Crop Sci. 2006. V. 46. № 1. P. 478-479.
288. Tolmay V., Van Deventer C.S., Van der Westhuizen M.C. Inheritance of resistance to Russian wheat aphid, *Diuraphis noxia* (Homoptera: Aphididae) in two wheat lines // South African J. Plant and Soil. 1999. V. 16. № 3. P. 127-130.
289. Tyler J.M., Webster J.A., Merkle O.G. Designations for genes in wheat germplasm conferring greenbug resistance // Crop Sci. 1987. V. 27. № 3. P. 526-527.
290. Tyler J.M., Webster J.A., Sebesta E.E., Smith E.L. Inheritance of biotype E greenbug resistance in bread wheat CI 17882 and its relationship with wheat streak mosaic virus resistance // Euphytica. 1986. V. 35. № 2. P. 615-620.
291. Tyler J.M., Webster J.A., Smith E.L. Biotype E greenbug resistance in wheat streak mosaic virus-resistant wheat germplasm lines // Crop Sci. 1985. V. 25. № 4. P. 686-688.
292. Urbanska A., Niraz S. The phenol detoxifying enzymes of the grain aphid // Insect-Plants'89: Proc. 7th Int. Symp. Insect-Plant Relationships, Budapest, July 3-8, 1989. Budapest, 1991. P. 545-547.
293. Van der Westhuizen A.J., Pretorius Z. Biochemical and physiological responses of resistant and susceptible wheat to Russian wheat aphid infestation // Cereal Res. Commun. 1995. V. 23. № 3. P. 305-313.
294. Van der Westhuizen A. J., Pretorius Z. Protein composition of wheat apoplastic fluid and resistance to the Russian wheat aphid // Aust. J. Plant Physiol. 1996. V. 23. № 5. P. 645-648.
295. Van der Westhuizen A. J., Qian X.-M., Botha A.-M.  $\beta$ -1,3-Glucanases in wheat and resistance to the Russian wheat aphid // Physiol. Plantarum. 1998a. V. 103. № 1. P. 125-131.
296. Van der Westhuizen A. J., Qian X.-M., Botha A.-M. Differential induction of apoplastic peroxidase and chitinase activities in susceptible and resistant wheat cultivars by Russian wheat aphid infestation // Plant Cell Rep. 1998b. V. 8. № 1. P. 132-137.
297. Van der Westhuizen A. J., Qian X.-M., Wilding M., Botha A.-M. Purification and immunocytochemical localization of a wheat beta-1,3-glucanase induced by Russian wheat aphid infestation // South African J. Sci. 2002. V. 98. № 3/4. P. 197-202.
298. Villanueva J.R., Strong F.E. Laboratory studies on the biology of *Rhopalosiphum padi* (Homoptera: Aphididae) // Ann. Entomol. Soc. Amer. 1964. V. 57. № 5. P. 609-613.
299. Voothuluru P., Meng J., Khajuria C., Louis J., Zhu L., Starkey S., Wilde G.E., Baker C.A., Smith C.M. Categories and inheritance of resistance to Russian wheat aphid (Homoptera:

- Aphididae) biotype 2 in a selection from wheat cereal introduction 2401 // J. Econ. Entomol. 2006. V. 99. № 5. P. 1854-1861.
300. Wallin J.R., Loonan D.V. Low-level jet winds, aphid vectors, local weather, and barley yellow dwarf virus outbreaks // Phytopathology. 1971. V. 61. № 9. P. 1068-1070.
  301. Wang T., Quisenberry S.S., Ni X., Tolmay V. Aphid (Hemiptera: Aphididae) resistance in wheat near-isogenic lines // J. Econ. Entomol. 2004. V. 97. № 2. P. 646-653.
  302. Watson S.J., Dixon A.F.G. Ear structure and the resistance of cereals to aphids // Crop Prot. 1984. V. 3. № 1. P. 67-76.
  303. Webster J.A., Inayatullah C. Aphid biotypes in relation to plant resistance: a selected bibliography // Southwest. Entomol. 1985. V. 10. № 2. P. 116-125.
  304. Webster J.A., Inayatullah C., Merkle O.G. Susceptibility of "Largo" wheat to biotype B greenbug (Homoptera : Aphididae) // Environm. Entomol. 1986. V. 15. № 3. P. 700-702.
  305. Weiland A.A., Peairs F.B., Randolph T.L., Rudolph J.B., Haley S.D., Puterka G.J. Biotypic diversity in Colorado Russian wheat aphid (Hemiptera: Aphididae) populations // J. Econ. Entomol. 2008. V. 101. № P. 569-574.
  306. Weng Y., Lazar M.D. Amplified fragment length polymorphism- and simple sequence repeat-based molecular tagging and mapping of greenbug resistance gene *Gb3* in wheat // Plant Breed. 2002. V. 121. № 3. P. 218-223.
  307. Weng Y., Lazar M.D., Michels G.J., Rudd J.C. Phenotypic mechanisms of host resistance against greenbug (Homoptera: Aphididae) revealed by near isogenic lines of wheat // J. Econ. Entomol. 2004. V. 97. № 2. P. 654-660.
  308. Weng Y., Li W., Devkota R.N., Rudd J.C. Microsatellite markers associated with two *Aegilops tauschii*-derived greenbug resistance loci in wheat // Theor. Appl. Genet. 2005a. V. 110. № 3. P.462-469.
  309. Weng Y., Michels G.J., Jr, Lazar M.D., Rudd J.C. Spatial and temporal distribution of induced resistance to greenbug (Homoptera: Aphididae) herbivory in preconditioned resistant and susceptible near isogenic plants of wheat // J. Econ. Entomol. 2005b. V. 98. № 3. P. 1024-1031.
  310. Weng Y., Perumal A., Burd J.D., Rudd J.C. Biotypic diversity in greenbug (Hemiptera: Aphididae): microsatellite-based regional divergence and host-adapted differentiation // J. Econ. Entomol. 2010. V. 103. № 4. P. 1454-1463.
  311. Went D.F. Parthenogenetic strategies in insect reproduction // Adv. Invertebrate Reprod. 3. Amsterdam, e.a. 1984. P. 303-315.
  312. Wikteliuss S. Flight and settling behaviour of *Rhopalosiphum padi* (L.) (Homoptera: Aphididae) // Bull. Entomol. Res. 1982b. V. 72. № 1. P. 157-163.
  313. Wilde G., Feese H. A new corn leaf aphid biotype and its effect on some cereal and small grains // J. Econ. Entomol. 1973. V. 66. № 2. P. 570-571.
  314. Wood E.A.Jr. Biological studies of a new greenbug biotype // J. Econ. Entomol. 1961. V. 54. № 6. P. 1171-1173.
  315. Wood E.A.Jr., Sebesta E.E., Starks K.J. Resistance of Gaucho triticale to *Schizaphis graminum* // Environ. Entomol. 1974. V. 3. № 4. P. 720-721.
  316. Wratten S.D. The nature of the effects of the aphids *Sitobion avenae* and *Metopolophium dirhodum* on the growth of wheat // Ann. Appl. Biol. 1975. V. 79. № 1. P. 27-34.
  317. Wratten S.D. Effects of feeding position of the aphids *Sitobion avenae* and *Metopolophium dirhodum* on wheat yield and quality // Ann. Appl. Biol. 1978. V. 90. № 1. P. 11-20.
  318. Xu Z.-H., Chen J.-L., Cheng D.-F., Sun J.-R., Liu Y., Francis F. Discovery of English Grain Aphid (Hemiptera: Aphididae) Biotypes in China // J. Econ. Entomol. 2011. V. 104. № 3. P. 1080-1086.
  319. Zemetra R., Johnson J., Quisenberry S., Knudsen G., Souza E., Schotzko D., Smith C.M., Bechinski E., Eng M.F., Schroeder-Teeter S., Rafi M., Wang Z., Lee G.H. Developing integrated control strategies for the Russian wheat aphid in wheat // The First Intern. Crop Science Congress, Abstr. Iowa. 1992. P. 84-85.

320. Zhang Y., Quick J.S., Liu S. Genetic variation in PI 294994 wheat for resistance to Russian wheat aphid // Crop Sci. 1998. V. 38. № 2. P. 527-530.
321. Zhu L.C., Smith C.M., Fritz A., Boyko E.V., Flinn M.B. Genetic analysis and molecular mapping of a wheat gene conferring tolerance to the greenbug (*Schizaphis graminum* Rondani) // Theor. Appl. Genet. 2004. V. 109. № 2. P. 289-293.
322. Zhu L.C., Smith C.M., Fritz A., Boyko E., Voothuluru P., Gill B.S. Inheritance and molecular mapping of new greenbug resistance genes in wheat germplasms derived from *Aegilops tauschii* // Theor. Appl. Genet. 2005a. V. 111. № P. 831-837.
323. Zhu L.C., Smith C.M., Reese J.C. Categories of resistance to greenbug (Homoptera: Aphididae) biotype K in wheat lines containing *Aegilops tauschii* genes // J. Econ. Entomol. 2005b. V. 98. № 6. P. 2260-2265.
324. Zuniga G.E., Argandona V.H., Niemeyer H.M., Corcuera L.J. Hydroxamic acid content in wild and cultivated Gramineae // Phytochemistry. 1983. V. 22. № 12. P. 2665-2668.

УДК 633.11:581.132.2

## ГЕНЫ, КОНТРОЛИРУЮЩИЕ РЕАКЦИЮ НА ЯРОВИЗАЦИЮ И СКОРОСПЕЛОСТЬ *PER SE* УЛЬТРАСКОРОСПЕЛЫХ ФОРМ ЯРОВОЙ МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ (*TRITICUM AESTIVUM* L.)

**Б. В. Ригин, З. С. Пыженкова**

Всероссийский научно-исследовательский институт растениеводства имени Н. И. Вавилова РАН, Санкт-Петербург, Россия, e-mail: [riginbv@mail.ru](mailto:riginbv@mail.ru)

### РЕЗЮМЕ

Реакцию на яровизацию ультраскороспелых образцов *Triticum aestivum* L. Рико (и-145274) и Фотон (к-55696) контролируют три доминантных гена *Vrn-A1*, *Vrn-B1*, *Vrn-D1*; по литературным сведениям, реакция на яровизацию у сортов Луч Севера (к-40789), Таежная (к-50777) и линии СКФ детерминирована двумя генами *Vrn-A1*, *Vrn-B1*. Ультраскороспелость *per se* не проявляется у F<sub>1</sub> гибридов Рико с другими образцами пшеницы. В F<sub>2</sub> Рико этих гибридов выделяли две группы фенотипов: растения с периодом до колошения равным периоду Рико и растения с более продолжительным периодом до колошения. Соотношение в F<sub>2</sub> первая группа: вторая группа не отличалось от 1 : 15 или 1 : 63. В популяциях F<sub>2</sub> гибридов некоторых комбинаций отсутствовали представители первой группы растений. В F<sub>3</sub> потомство части растений первой группы оказалось не константным по периоду до колошения. Возможно ген *Eps*, контролирующий ультраскороспелость растений пшеницы, является блоком полигенов (модификаторов) с малым эффектом, определяющих непрерывную изменчивость, и сцепленных с геном, который идентифицируется менделевскими методами.

**Ключевые слова:** пшеница, наследование, ультраскороспелость *per se*, время колошения, гены.

## THE GENES CONTROLLING VERNALIZATION RESPONSE AND EARLINESS *PER SE* IN ULTRA-EARLY FORMS OF SPRING BREAD WHEAT (*TRITICUM AESTIVUM* L.).

**B. V. Rigin, Z. S. Pyzhenkova**

N. I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Industry of RAAS, St. Petersburg, Russia, e-mail: [riginbv@mail.ru](mailto:riginbv@mail.ru)

### SUMMARY

The ultra-early accessions *T. aestivum* Rico (i-145274), Photon (k-55696), Kamchadalka (k-38586), Mg16 (k-45970), Luch Severa (k-40789), Taezhnaya (k-50777) and the line SKF show no response to vernalization; they react to photoperiod very weakly and have the shortest pre-heading period among the

VIR bread wheat collection. Vernalization responses of Rico and Photon are controlled by three dominant genes *Vrn-A1*, *Vrn-B1*, *Vrn-D1*. It has been established with the near isogenic lines Triple Dirk: TDD, TDB, TDE, winter variety Albidum 114 (k-46731) and Armada (к-55338). According to literary data, vernalization response in Luch Severa, Taezhnaya and Line SKF is controlled by two genes *Vrn-A1*, *Vrn-B1*. Genetic system of ultra-earliness *per se* is not expressed in F<sub>1</sub> hybrids of Rico with other wheat varieties. In F<sub>2</sub> of Rico with other varieties of wheat there are two groups of phenotypes: the first group with the pre-heading period equal to Rico, and the second one with a longer pre-heading period. Correlation between the first and second groups in F<sub>2</sub> does not differ from 1 : 15 or 1 : 63. In the F<sub>2</sub> populations of some combinations plants of the first group phenotypes are absent. The F<sub>3</sub> progeny of a part of the first group plants is not constant in the pre-heading period. It is possible that the *Eps* gene controlling ultra-earliness in wheat is a block of polygenes (modifiers) with a small effect. These polygenes determine uninterrupted variability and may be linked with a gene identifiable by Mendelian segregations.

**Key words:** wheat, ultra-earliness *per se*, heading time, gene.

## ВВЕДЕНИЕ

Создание скороспелых сортов яровой мягкой пшеницы *Triticum aestivum* является важной проблемой селекции в России. Процессы окультуривания и селекции способствовали образованию широкого наследственного разнообразия этого вида культурного растения по продолжительности вегетационного периода от скороспелых форм до поздних [3].

Скорость развития растений мягкой пшеницы и ее адаптация к разным условиям в процессе онтогенеза обусловлена в основном генетическими системами, определяющими фотопериодическую чувствительность, а также реакцию растений на яровизацию. Фотопериодическую реакцию, – согласно новой молекулярно-генетической системы обозначения, – контролируют гены *Ppd-D1* (прежнее обозначение *Ppd1*), *Ppd-B1* (*Ppd2*) и *Ppd-A1* (*Ppd3*). Эти гены локализованы в коротких плечах хромосом 2D, 2B и 2A, соответственно [1, 19, 26, 27]. Нечувствительность к фотопериоду представителей мягкой пшеницы контролируют доминантные аллели *Ppd-D1a*, *Ppd-B1a* и *Ppd-A1a*. Чувствительность к фотопериоду детерминируют рецессивные гены *Ppd-D1b*, *Ppd-B1b* и *Ppd-A1b* [17, 23]. Главные гены, контролирующие реакцию растений на продолжительность фотопериода, неодинаковы по влиянию на этот признак. Более сильным геном является *Ppd-D1*, который эпистатичен по отношению другим известным генам. Более слабым является ген *Ppd-A1* [22].

Генетика отзывчивости мягкой пшеницы на яровизирующие температуры более исследована, чем фотопериодическая чувствительность. Реакция мягкой пшеницы на низкую положительную температуру, или яровизацию, (тип развития) обусловлена экспрессией генов *Vrn-A1* (прежнее обозначение *Vrn1*), *Vrn-B1* (*Vrn2*), *Vrn-D1* (*Vrn3*) и *Vrn-D4* (*Vrn4*). Они локализованы соответственно в хромосомах 5A, 5B, 5D и 5D [1, 28, 29]. Гены *Vrn-A1*, *Vrn-B1* и *Vrn-D1* клонированы [28]. В коротком плече хромосомы 7B обнаружен пятый ген, влияющий на время колошения мягкой пшеницы [19]. Ген *Vrn-A1* является самым сильным ингибитором требовательности растений к яровизации.

Скорость развития некоторых образцов яровой мягкой пшеницы обусловлена помимо генов *Vrn* и *Ppd* также проявлением собственно скороспелости или скороспелости *per se*, за которую, как полагают, ответственны гены *Eps* (earliness *per se*) [26]. Признак *per se* у пшеницы проявляется на фоне экспрессии генов, контролирующих тип развития и фотопериодическую реакцию растений. Эти гены контролируют наследственную изменчивость времени цветения, изменчивость реакции растений на яровизацию, фотопериод. Возможно, эффекты экспрессии генов *Eps* можно наблюдать не только в вегетативную фазу, но и в ранней репродуктивной, поэтому таких генов может быть очень много и не все из них зависят от влияния внешней среды.

Генетика развития скороспелых и ультраскороспелых форм яровой мягкой пшеницы мало исследована. Знание этого вопроса очень важно для решения задач селекции пшеницы

на скороспелость и познание генетических механизмов адаптации вида *T. aestivum* к разным условиям произрастания. В связи с этим, целью нашей работы является анализ генотипов и идентификация генов, контролирующую реакцию на яровизацию (тип развития), и скороспелость *per se* образцов яровой пшеницы *T. aestivum*.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объектом исследований служили образцы яровой мягкой пшеницы *T. aestivum* с различной продолжительностью периода от посева до колошения: сорт Sonora 64 к-45398, Мексика; Камчадалка к-38586, Красноярский край; МГ-16 к-45970, Мексика; T13 к-49701 Эквадор; Aranka к-64277, Чехословакия; BR34 к-62165, Бразилия; замещенная линия CS/7B Норе. Районированные сорта Ленинградка к-47882 и Ленинградская 97 к-62935 (оба - Россия Ленинградская обл.) использовали как стандарты. Образцы подобраны и любезно предоставлены куратором ГР ВИР яровой пшеницы Е.В. Зуевым. Для идентификации генов, контролирующую реакцию на яровизацию и тип развития сортов мягкой пшеницы, использовали как тестеры почти изогенные линии Triple Dirk: TDD (*Vrn-A1*), TDB (*Vrn-B1*), TDE (*Vrn-D1*), TDF-J (*Vrn-D4*) и озимые сорта Альбидум 114 к-46731, Россия Самарская обл. и Armada к-55338, Великобритания.

Кроме того, в опытах по изучению признака *per se* использовали ультраскороспелые образцы яровой мягкой пшеницы Рико (и-145274) и Фотон к-55696 (Россия Краснодарский край). Рико один из самых нечувствительных к короткому дню среди образцов этого вида пшеницы коллекции ВИР [7, 15]. Линия Рико получена Б.В. Ригиным путем гибридизации скороспелых форм мягкой пшеницы СКФ (селекции Р.М. Карамышева) и ФНК17В (селекции С.Ф. Коваль). Слабо чувствительный к короткому дню ультраскороспелый сорт Фотон выведен сотрудниками Краснодарского научно-исследовательского института им. П. П. Лукьяненко. Растения Рико и Фотон обладают самым коротким периодом от посева до колошения по сравнению с другими образцами яровой мягкой пшеницы коллекции ВИР.

Климатические условия района г. Пушкин, где проводили эксперименты, благоприятны для опытов по исследованию генетики продолжительности вегетационного периода пшеницы. Относительно длинный день (17 ч 30 мин – 18 ч 52 мин), характерный для этого района, нивелирует различия растений по реакции на фотопериод. Скорость развития пшеницы оценивали по продолжительности периода посев-колошение, так как в этом случае учитываются и различия опытных растений по темпам всхожести зерновок. Посев зерновок проводили во влажную землю. Скорость развития мягкой пшеницы до колошения изучали в зависимости от образца в течение 5-10 лет

Предпосевную яровизацию проводили в чашках Петри в холодной камере при постоянной температуре 0-2°C, без освещения в течение 30 дн. Посев в поле проводили одновременно яровизированными и неяровизированными - предварительно проросшими при комнатной температуре – семенами. Реакцию растений на яровизацию оценивали по различию периода посев-колошение у яровизированных и не яровизированных растений. Колошение каждого опытного растения отмечали индивидуально.

Расщепление гибридной популяции F<sub>2</sub> или F<sub>3</sub> по скорости или типу развития учитывали в поле у потомств 3-х растений F<sub>1</sub>. При тестировании к яровым относили растения, которые выколосились к моменту уборки, или находились в фазе выхода в трубку, к озимым – в фазе кущения. Распределение этих типов растений F<sub>2</sub> внутри каждой семьи (в потомстве каждого растения F<sub>1</sub>) объединяли в пределах одной комбинации в суммарное распределение после проверки их статистическими методами на однородность. Совпадение фактических данных с теоретически ожидаемым оценивали методом  $\chi^2$ .

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В данной работе основное внимание уделено анализу скороспелых и ультраскороспелых образцов мягкой пшеницы. В предыдущие годы [9, 12] были исследованы по скорости развития 304 образцов мягкой пшеницы, более скороспелые, чем районированные сорта Ленинградка и Ленинградская 97. На основании результатов дисперсионного анализа и литературных сведений [10] выделено три группы образцов: ультраскороспелые, у которых период посев-колошение равен или меньше 51 дн, раннеспелые (52-59), и среднеспелые (60-67). Сорта Ленинградка и Ленинградская 97 отнесены к среднеспелым формам. Среди представителей указанных групп отмечена значительная изменчивость по скорости развития до колошения, при этом, как правило, сохраняются достоверные отличия этих образцов от стандартного сорта [9]. Период до колошения ультраскороспелых образцов по сравнению с образцами других групп, является более стабильным признаком, что, возможно, связано с их быстрым развитием и меньшей тратой пластических веществ на образование дополнительных стеблей на растении.

По данным многолетних исследований (табл. 1) ультраскороспелые образцы Рико и Фотон незначительно, но достоверно отличались по длительности периода посев-колошение в среднем за 9 лет на 3,5 дня. При этом, несомненно, имеется существенное и достоверное отличие по темпам развития до колошения ультраскороспелых форм от других образцов пшеницы с известными генами, определяющими реакцию на низкие положительные температуры. Испытание ультраскороспелых образцов *T. aestivum* в разных условиях среды не привело к смене рангов по этому показателю по отношению к стандарту и другими образцам пшеницы. Это обстоятельство обуславливает возможность идентификации растений гомозиготных по генам, контролирующим скороспелость *per se*.

Таблица 1. Продолжительность периода от посева до колошения (дней) растений образцов и изогенных линий Triple Dirk, Санкт-Петербург, 1998–2011 гг.  
Table 1. Duration of the period from sowing to heading (days) of the accessions and isogenic lines Triple Dirk, St. Petersburg, 1998–2011.

Образцы, линии	Число лет	Среднее значение	Варьирование по годам	
			размах	V%
Рико <i>Vrn-A1</i> , <i>Vrn-B1</i> , <i>Vrn-D1</i>	10	46,2 ± 0,7	41-48	5,1 ± 0,0
Фотон <i>Vrn-A1</i> , <i>Vrn-B1</i> , <i>Vrn-D1</i>	10	49,7 ± 0,7	43-52	3,0 ± 0,9
Sonora 64 <i>Vrn-A1</i> , <i>Vrn-D1</i>	5	53,7 ± 1,2	37-49	5,2 ± 1,5
TDD <i>Vrn-A1</i>	5	58,6 ± 0,9	53-60	5,6 ± 1,6
TDB <i>Vrn-B1</i>	5	63,0 ± 1,2	57-66	6,2 ± 1,9
TDE <i>Vrn-D1</i>	5	59,2 ± 0,82	55-61	4,4 ± 1,3
TDF-J <i>Vrn-D4</i>	5	61,0 ± 1,6	55-67	8,5 ± 2,6
CS/7B Норе ( <i>Vrn5</i> )	5	61,2 ± 0,8	59-65	4,3 ± 1,3
Ленинградка <i>Vrn-A1</i> , <i>Vrn-B1</i> st	7	56,3 ± 0,9	54-62	4,5 ± 1,2

По нашим данным [9, 12] ген *Vrn-A1* содержат 85,7% скороспелых и ультраскороспелых образцов пшеницы, *Vrn-B1* – 6,3% и *Vrn-D1* – 1,8%. Определенные сочетания генов, контролирующих реакцию на яровизацию, в генотипах этих форм оказались в основном типичными для вида *T. aestivum* в целом. Все скороспелые образцы представлены формами нечувствительными или слабо чувствительными к короткому 12-часовому дню [2, 9]. Эту закономерность подтверждают и другие исследователи [4, 6]. Однако, различия между скороспелыми образцами по темпам развития могут быть детерминированы и генами *Eps* скороспелости в узком смысле, которые, возможно, не относятся к генетическим системам, определяющими реакцию на яровизацию и фотопериод.

Мы идентифицировали гены, детерминирующие реакцию на яровизацию (тип развития) ультраскороспелых образцов мягкой пшеницы Рико и Фотон. Как было отмечено выше, образец Рико является уникальной формой среди представителей вида мягкой пшеницы *T. aestivum* благодаря быстрому развитию до колошения и очень слабой чувствительности к короткому 12-ч дню. В этом опыте был также изучен генетический контроль типа развития сорта Sonora 64.

Согласно данным табл. 2, фактические соотношения численностей яровых и озимых растений среди гибридов F<sub>2</sub> Рико и Фотон с озимыми сортами пшеницы Armada и Альбидум 114 достоверно не отличаются от ожидаемого 63 : 1. Этот вывод не изменится, если суммировать данные расщеплений F<sub>2</sub> гибридов Фотон с обоими озимыми тестерами. Так, в суммарной выборке среди 568 гибридных растений Фотон × Armada и Фотон × Альбидум 114 соотношение яровых (562) к озимым (6) растениям достоверно не отличается от 63 : 1 ( $\chi^2 = 0,94$ ). Кроме этого, отмечено отсутствие расщепления в F<sub>2</sub> гибридов Фотон и Рико с изогенными линиями Triple Dirk по трем генам, контролирующим реакцию на яровизацию. Следовательно, можно заключить, что тип развития растений яровых ультраскороспелых образцов Рико и Фотон детерминирован тремя доминантными аллелями, ответственными за реакцию на низкие положительные температуры: *Vrn-A1*, *Vrn-B1* и *Vrn-D1*. Согласно такой логике генотип ярового скороспелого сорта Sonora 64 имеет доминантные аллели генов *Vrn-A1*, и *Vrn-D1*. Факт наличия в генотипах Рико, Фотон и Sonora 64 доминантного аллеля *Vrn-A1* подтверждается отсутствием реакции растений на низкие положительные температуры.

**Таблица 2. Расщепление на яровые и озимые растения F<sub>2</sub> гибридов Рико, Фотон и Sonora 64 с тестерными линиями Triple Dirk и озимыми сортами Armada и Альбидум 114**  
**Table 2. Segregation into spring and winter plants in F<sub>2</sub> hybrids between Rico, Photon, Sonora 64 with test lines Triple Dirk and winter varieties Armada and Albidum 114.**

Образец	Тестерная линия	Изучено растений	Получено растений в F <sub>2</sub>		$\chi^2$		
			яровых	озимых	3 : 1	15 : 1	63 : 1
Рико	Armada	314	306	8	84,42	7,37	1,98**
	TDD <i>Vrn-A1</i>	367	367	0			
	TDB <i>Vrn-B1</i>	256	256	0			
	TDE <i>Vrn-D1</i>	190	190	0			
Фотон	Armada	181	177	4	50,11	5,01	1,66**
	Альбидум 114	387	385	2	123,86	21,70	2,74**
	TDD <i>Vrn-A1</i>	367	367	0			
	TDB <i>Vrn-B1</i>	207	207	0			
Sonora 64	TDE <i>Vrn-D1</i>	293	293	0			
	Альбидум 114	151	142	9	29,19	0,21*	19,10
	TDD <i>Vrn-A1</i>	297	297	0			
	TDB <i>Vrn-B1</i>	300	293	7	28,80	7,85	1,15**
	TDE <i>Vrn-D1</i>	290	290	0			

В эксперименте не удалось выявить локус *Vrn-D4*, который присутствует в изогенной линии TDF-J: гибриды исследуемых образцов пшеницы и этой изогенной линии не расщеплялись по признаку яровость-озимость. Идентифицировать этот ген нам не удалось и при оценке большего числа генотипов мягкой пшеницы различных экологических групп [13]. Проблема экспрессии гена *Vrn-D4* обсуждается в литературе [18, 29]. В настоящее время этот локус картирован близко к SSR маркеру Xgdm3 на хромосоме 5D. Ген *Vrn-D4* обнаружен с большой частотой среди яровых сортов пшеницы Индии и других, близко расположенных стран.

Среди исследуемых нами скороспелых образцов мягкой пшеницы удалось выделить ультраскороспелые образцы Луч Севера к-40789 (Россия, Архангельская обл.) и Таежная к-

50777 (Россия, Красноярский край), которые по скорости развития до колошения не уступают Рико [9]. В популяциях F<sub>2</sub> гибридов Луч Севера и Таежная с озимым сортом Мироновская 808 соотношение яровых и озимых растений (129 : 7 и 187 : 5 соответственно) достоверно не отличалось от ожидаемого 15 : 1, F<sub>2</sub> этих сортов с изогенной линией TDE (392 : 9 и 327 : 5, соответственно) от теоретического 163 : 1. Расщепление F<sub>2</sub> гибридов Луч Севера и Таежная с изогенными линиями TDD и TDB отсутствовало. Это доказывает наличие в генотипе образцов Луч Севера и Таежная доминантных аллелей двух независимых генов *Vrn-A1* и *Vrn-B1*. По сведениям Р. М. Карамышева [9] созданная им ультраскороспелая линия пшеницы СКФ также имеет гены *Vrn-A1* и *Vrn-B1*. Таким образом, яровой тип развития различных ультраскороспелых образцов *T. aestivum* может быть детерминирован как двумя доминантными генами *Vrn-A1*, *Vrn-B1*, так и тремя - *Vrn-A1*, *Vrn-B1*, *Vrn-D1*.

В большинстве случаев скороспелые и ультраскороспелые сорта пшеницы *T. aestivum* имеют слабую реакцию на короткий день. Слабая реакция на фотопериод таких образцов контролируется, по крайней мере, геном *Ppd-D1*, который подавляет экспрессию других генов, контролирующих фотопериодическую реакцию. Так, с помощью аллель-специфичных маркеров показано [6], что в генотипе сорта Фотон имеется ген *Ppd-D1*, локализованный в хромосоме 2D. Согласно нашим совместным опытам с В. А. Кошкиным, слабое проявление реакции на 12-часовой день растений линии Рико возможно обусловлено генами *Ppd-D1* и *Ppd-B1*.

Представляет интерес изучение характера наследования скороспелости *per se*, присущей ультраскороспелой линии Рико. С этой целью по системе топкросса получены гибриды Рико с яровыми образцами пшеницы и изогенными линиями с различной скоростью развития до колошения, а также с озимым сортом Armada. Этот материал изучен в полевых условиях естественного длинного дня (17 ч 30 мин – 18 ч 52 мин). В табл. 3 приведены результаты изучения F<sub>1</sub> гибридов от этих скрещиваний. Как оказалось, растения F<sub>1</sub> гибридов ультраскороспелого образца Рико с различными яровыми образцами пшеницы по продолжительности периода до колошения занимают промежуточное положение по отношению к родителям с уклоном в сторону позднеспелой формы. В одном случае различие продолжительности периодов до колошения растений F<sub>1</sub> Рико × BR34 и позднего родителя BR34 находилось в пределах ошибки опыта. Растения F<sub>1</sub> гибридов ультраскороспелого Рико с озимым сортом Armada колосились довольно рано – позже Рико на 5 дн.

Таким образом, система *per se* Рико, которая выражается как ультраскороспелость, фактически не проявляется у F<sub>1</sub> гибридов Рико с другими образцами пшеницы. Из литературных источников и нашего опыта известно, что скороспелость, за исключением редких случаев, доминирует над позднеспелостью. Тем не менее, отмечены факты доминирования и сверхдоминирования скороспелости, наследование промежуточного типа, плюс и минус гетерозиса [11].

При генетическом анализе скороспелости *per se* пшеницы весьма существенным является использование таких ультраскороспелых образцов как Рико. Они обладают отсутствием реакции на яровизацию, слабой фотопериодической чувствительностью и имеют высокую стабильность продолжительности периода до колошения: в наших опытах эта величина колебалась в пределах 41-48 дней (в среднем  $46,2 \pm 0,7$ ) в зависимости от года исследования (табл. 1). Для гибридологического анализа темпов развития пшеницы ультраскороспелость *per se* Рико представляет собой хорошо идентифицируемый фен.

Таблица 3. Продолжительность периода до колошения растений F<sub>1</sub> гибридов и родительских образцов *T. aestivum*, дни, 2007 г.  
 Table 3. Duration of the period from sowing to heading of F<sub>1</sub> hybrids and parents of *T. aestivum*, days, 2007

Комбинация	Период от посева до колошения, дни		
	материнская форма	отцовская форма	гибрид F <sub>1</sub>
Фотон × Рико	50,0 ± 1,1	45,7 ± 1,0	48,2 ± 0,3
Рико × Камчадалка	42,1 ± 0,4	48,8 ± 0,2	41,0 ± 0,4
Рико × МГ16	42,1 ± 0,4	50,1 ± 0,3	51,8 ± 0,6
Рико × Т13	42,1 ± 0,4	60,4 ± 0,6	49,0 ± 0,5
Т13 × Рико	60,4 ± 0,6	42,1 ± 0,3	51,8 ± 0,6
Рико × Aranka	42,1 ± 0,4	56,1 ± 0,1	56,2 ± 0,4
Рико × BR34	42,1 ± 0,4	62,0 ± 0,1	61,8 ± 0,2
Рико × Armada	46,1 ± 0,3	озимая	49,6 ± 0,2
Armada × Рико	озимая	46,0 ± 0,4	49,8 ± 0,2
TDD <i>Vrn-A1</i> × Рико	56,21 ± 0,2	47,0 ± 0,2	53,8 ± 0,4
TDB <i>Vrn-B1</i> × Рико	65,1 ± 0,3	47,0 ± 0,1	54,2 ± 0,4
TDE <i>Vrn-D1</i> × Рико	60,7 ± 0,4	47,0 ± 0,2	53,8 ± 0,2
Ленинградка st	54,1 ± 0,2		

Быстрый темп развития растений этой линии, по сравнению с другими изученными нами образцами *T. aestivum*, обусловлен проявлением гена(ов) *Eps*.

В связи с такой особенностью фенотипа Рико, характер расщепления гибридов с этой линией оценивали по наличию среди F<sub>2</sub> растений двух групп фенотипов: растения первой группы, продолжительность периода от посева до колошения которых сопоставима с аналогичным периодом Рико и растения второй группы, у которых период до колошения был более длительным.

Результаты гибридологического анализа F<sub>2</sub> следующие (табл. 4). В этом опыте растения отцовской формы Рико выколосились через 45,7 ± 1,0 дн, материнской формы Фотон через 50,0 ± 1,1 дн, т. е. через 4,3 дн. В этом смысле, растения Рико и Фотон относятся к одному фенотипическому классу «ультраскороспелых форм». Растения F<sub>1</sub> Фотон × Рико занимали по этому признаку промежуточное положение по сравнению с родительскими формами: колошение наступило в среднем через 48,2 ± 0,3 дн после посева (табл. 3). Среди 429 растений F<sub>2</sub> Фотон × Рико отмечено 17 ультраскороспелых растений типа Рико и 412 растений других типов, т. е. у которых период до колошения более длительный. Соотношение двух групп растений (17 : 412) достоверно не отличается от теоретического 1 : 15 ( $\chi^2 = 3,83$ ). Характер расщепления в F<sub>2</sub> по этому признаку был проверен путем анализа в F<sub>3</sub> потомств 17 растений F<sub>2</sub>, близких по скорости развития к Рико и 20 – более позднеспелых, чем Рико. Как оказалось, среди потомств первой группы два колосились позже Рико и этим самым оказались во второй группе фенотипов F<sub>2</sub>. Потомства 20 других растений F<sub>2</sub> по параметрам изменчивости не вышли за пределы вариации второй группы. С учетом этой поправки фактическое соотношение ультраскороспелых растений и более поздних стало равным 15 : 417, при ожидаемом 26,8 : 402,2 ( $\chi^2 = 5,74$ ;  $\chi^2_{0,05} = 3,84$ ;  $\chi^2_{0,01} = 6,63$ ). Результаты оценки F<sub>3</sub> в основном подтвердили правомерность распределения растений с различной скоростью развития до колошения по фенотипическим классам и поэтому можем утверждать, что расщепление в F<sub>2</sub> Фотон × Рико идет по двум парам неаллельных генов, контролирующих скороспелость *per se*.

Таблица 4. Распределение растений по продолжительности периода до колошения F<sub>2</sub> гибридов яровых образцов *T. aestivum*  
 Table 4. Distribution of plants according to the period from sowing to heading in F<sub>2</sub> hybrids of spring *T. aestivum* accessions

Комбинация	Всего растений	Соотношение типов растений в F <sub>2</sub>		Ожидаемое соотношение	$\chi^2_{15:1}$
		тип Рико	другие типы		
Фотон × Рико	429	17	412	1 : 15	3,83
Рико × Камчадалка	142	9	133	1 : 15	0,00
Рико × МГ16	72	3	69	1 : 15	0,68
Рико × Т13	379	7	372	1 : 63	0,21
TDD <i>Vrn-A1</i> × Рико	875	14	861	1 : 63	0,01
TDB <i>Vrn-B1</i> × Рико	750	5	745	1 : 63	3,90
TDE <i>Vrn-D1</i> × Рико	530	14	516	1 : 63	0,44
Рико × BR34	259	0	259		
Aranka × Рико	239	0	239		

В популяции F<sub>2</sub> Рико × Камчадалка соотношение растений с типом Рико и других типов растений было 9 : 133, что не отличается от теоретического 1 : 15 ( $\chi^2 = 0,00$ ). Такому теоретическому соотношению удовлетворяет и структура популяции F<sub>2</sub> Рико × МГ16: отмечено 3 растения типа Рико и 69 - других типов ( $\chi^2_{1:15} = 0,68$ ). Представляет интерес следующий факт: если в популяциях F<sub>2</sub> Рико с Камчадалкой и МГ16 основная масса растений выколосилась во время колошения родительских форм, то в F<sub>2</sub> Рико × Aranka и F<sub>2</sub> Рико × BR34 отсутствуют особи с периодом от посева до колошения 46-49 дн. Распределения F<sub>2</sub> Рико с изогенными линиями Triple Dirk – TDD, TDB и TDE – по продолжительности периода до колошения статистически не различаются, поэтому приведем суммарное соотношение 33 растения типа Рико : 2122 других типов растений, которое достоверно не отличается от ожидаемого 1 : 63 ( $\chi^2 = 0,448$ ).

Мы изучили константность потомств растений, которые были выделены среди F<sub>2</sub> гибридов по времени колошения наравне с Рико. Не все они оказались однородными по изучаемому признаку. Так, среди 11 растений первой группы F<sub>2</sub> Рико × TDD *Vrn-A1*, потомства только 3 растений в F<sub>3</sub> колосились наравне с Рико. Константными в F<sub>3</sub> были потомства двух растений F<sub>2</sub> Рико × TDD *Vrn-B1* и потомства трех растений F<sub>2</sub> Рико × TDE *Vrn-D1*. Распределение в F<sub>3</sub> растений по датам колошения внутри остальных семей выходило за границы распределения по этому признаку растений Рико, однако достоверно отличалось от контрольных сортов Ленинградка и Ленинградская 97.

В целом, среди семей следующих поколений (F<sub>4</sub>, F<sub>5</sub>) гибридов с Рико нам не удавалось наблюдать появление растений по скорости развития до колошения сопоставимой с ультраскороспелостью *per se* Рико.

В исследованных нами гибридных популяциях F<sub>2</sub> в некоторых комбинациях отмечена трансгрессия в сторону позднеспелого родителя, но не обнаружено, ни одного растения, выходящего за пределы варьирования Рико. Тем не менее, имеется сообщение [4] о получении гибридов 5 самых скороспелых сортов мягкой пшеницы, скрещенных по полной циклической схеме. Только в одной комбинации с сортом Santa Elena (к-47114, Мексика) обнаружено трансгрессивное расщепление в обе стороны распределения F<sub>2</sub> по времени колошения растений. Среди гибридов F<sub>2</sub> Ленинградская ранняя к-33171 × Santa Elena Р. М. Карамышевым отобрана линия СКФ по периоду до колошения почти не уступающая Рико. В других экспериментах [9], среди гибридов ультраскороспелой СКФ с образцами пшеницы разной скорости развития, не удалось выделить не только трансгрессивные формы, но и растения, равные СКФ по времени посев-колошение.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

К ультраскороспелым сортам *T. aestivum* относятся: Рико (и-145274), Фотон (к-55696), Камчадалка (к-38586), МГ-16 (к-45970), Луч Севера (к-40789), Таежная (к-50777), линия СКФ, у которых отсутствует реакция на яровизацию, слабая реакция на фотопериод и самый короткий период до колошения по сравнению с образцами коллекции ВИР. Испытание ультраскороспелых образцов *T. aestivum* в разных условиях среды не привело к смене рангов по скорости развития до колошения по отношению к стандарту и другим образцам пшеницы. Реакцию на яровизацию ультраскороспелых образцов Рико (и-145274) и Фотон (к-55696) контролируют три доминантных гена *Vrn-A1*, *Vrn-B1*, *Vrn-D1*; по литературным сведениям, реакция на яровизацию у сортов Луч Севера (к-40789), Таежная (к-50777) и линии СКФ детерминирована двумя доминантными генами *Vrn-A1*, *Vrn-B1*.

Для гибридологического анализа темпов развития пшеницы ультраскороспелость *per se* Рико представляет собой хорошо идентифицируемый фен. Быстрый темп развития этих растений, по сравнению с другими образцами *T. aestivum*, обусловлен экспрессией генов *Eps*. Не исключено, что Рико и другие ультраскороспелые пшеницы отражают предел возможной скороспелости для мягкой пшеницы. По крайней мере, скорость развития растений Рико в определенной степени сопоставима с темпами развития самых скороспелых образцов ячменя *Hordeum vulgare* L. [14].

Как показано выше, ультраскороспелость *per se* образца Рико не проявляется в  $F_1$  гибридов этой линии с другими образцами пшеницы: Фотон, Камчадалка, МГ16, Е13, Аранка, Армада, BR34, с линиями Triple Dirk – TDD (*Vrn-A1*), TDB (*Vrn-B1*), TDE (*Vrn-D1*). В  $F_2$  выделяли две группы фенотипов: с периодом колошения, равным аналогичному периоду Рико, и с периодом до колошения более длительным. Соотношение в  $F_2$  – первая группа : вторая группа не отличалось от 1 : 15 или 1 : 63. В популяциях  $F_2$  гибридов некоторых комбинаций (Рико × Аранка, Рико × BR34) отсутствовали растения первой группы. В  $F_3$  потомство части растений первой группы оказалось не константным по периоду до колошения.

Генетический контроль скорости развития мягкой пшеницы до колошения сложный: помимо известных главных генов, детерминирующих развитие растений до колошения, множественного аллелизма этих генов, обуславливающих реакцию на яровизирующие температуры [12, 24]. Установлены факторы, определяющие прохождение отдельных этапов развития. Так, образование пазушных почек и побегов кущения связано с генами хромосом 4A, 3B, 1D, 3D, скорость закладки цветковых бугорков с хромосомой 2A [25]. Осуществлено точное картирование локуса *Eps-A<sup>m</sup>1*, контролирующего скороспелость *per se* *T. monosocum* L., расположенного в интервале 0,8 сМ на хромосоме 1A<sup>m</sup>L [21]. Экспрессивность этого гена зависит от температуры и влияет на время прохождения фаз развития и число колосков в колосе, что, в свою очередь, связано с продуктивностью растения.

Как один из возможных вариантов: ген *Eps*, контролирующий ультраскороспелость *per se* растений, не представляет собой самостоятельную структурную единицу, а является блоком полигенов (модификаторов) с малым эффектом, определяющих непрерывную изменчивость и сцепленных с геном, который идентифицируется менделевскими методами. Подобные версии сцепления полигенов с менделевским геном в литературе обсуждались [8]. Определенные варианты этих полигенов могут закрепляться отбором и обуславливать проявление эффекта скороспелости *per se* типа Рико. Взаимодействие аллелей полигенов не всегда приводит к предсказуемым результатам, на что могут влиять как внутренние механизмы (влияние расщепляющейся полигенной системы) скрещивающихся форм, так и внешние факторы. При гибридологическом анализе такой блок полигенов может функционировать как один структурный ген и соотношение фенотипов с разной скороспелостью статистически не отличаться от менделевских.

Поэтому, вероятно, за счет перекомбинации генов, контролирующей скороспелость *per se*, были получены более скороспелые линии, чем исходные формы мягкой пшеницы, и, к тому же, такие формы выделены среди гибридов очень скороспелых родителей [6, 15]. В литературе отмечается существование большого числа генов *Ers* как у пшеницы, так и других злаков [16]. Использование в скрещиваниях яровой мягкой пшеницы ультраскороспелых образцов с геном *Ers* расширяет наследственное разнообразие гибридов по длине вегетационного периода и, соответственно, возможность отбора ценных для селекции рекомбинантов мягкой пшеницы на скороспелость.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Гончаров Н.П. Сравнительная генетика пшениц и их сородичей. Сибирское университетское издательство. Новосибирск. 2002. 251 с.
2. Звейнек С.Н., Ригин Б.В., Иванова О.А. Реакция на фотопериод и яровизацию двуручек и яровых образцов мягкой пшеницы // Тр. по прикл. бот., генет. и сел. 1984. Т. 85. С. 42-50.
3. Зуев Е.В., Брыкова А.Н., Никонов В.И., Захаров В., Терехин М.В., Потоккина С.А. и др. Результаты изучения коллекции яровой мягкой пшеницы на скороспелость в селекцентрах России // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. 2009. Т. 166. С. 101-106.
4. Карамышев Р.М. Наследование периода от всходов до колошения в  $F_1$  и  $F_2$  при скрещивании ультраскороспелых сортов яровой мягкой пшеницы разного географического происхождения (краткие сообщения) // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. Селекционно-генетическая характеристика сортов пшениц. 1984. Т. 85. С. 97-98.
5. Кошкин В.А., Кошкина А.А., Матвиенко И.И., Прядехина А.К. Использование исходных форм яровой пшеницы со слабой фотопериодической чувствительностью для создания скороспелых продуктивных линий // Доклады РАСХН. 1994. № 2. С. 8-10.
6. Кошкин В.А., Матвиенко И.И., Егорова Е.М., Потоккина Е.К., Мережко А.Ф. Использование аллель-специфичных маркеров гена *Rpd-D1* для анализа изогенных линий яровой мягкой пшеницы // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. 2009. Т. 166. С. 151-156.
7. Кошкин В.А., Митрофанова О.П., Мережко А.Ф., Матвиенко И.И., Зуев Е.В., Ляпунова О.А., Лоскутова Н.П., Брыкова А.Н. Яровая пшеница. Характеристика образцов по фотопериодической чувствительности. Каталог мировой коллекции ВИР. Вып. 715. СПб.: ВИР, 2000. 25 с.
8. Мазер К., Джинкс Дж. Биометрическая генетика. М.: «Мир», 1985. 463 с.
9. Нгуен Динь Лам. Генетический контроль скороспелости растений мягкой пшеницы // Дис. на соиск. учен. степ. канд. биол. наук. СПб.: ВИР, 1993. 126 с.
10. Пшеницы мира / Ред. В. Ф. Дорофеев. Л.: Агропромиздат, 1987. 450 с.
11. Ригин Б. В. Генетико-селекционные аспекты скороспелости мягкой пшеницы // Проблемы скороспелости зерновых культур. Л.: ВИР, 1984. С. 60-65.
12. Ригин Б.В. Генетические основы и перспективы гибридизации *Triticum L.* × *Secale L.* // Дис. на соиск. учен. степ. доктора биол. наук. Л.: ЛГУ, 1986. 404 с.
13. Ригин Б.В., Звейнек С.Н., Булавка Н.В. Генотипы образцов яровой мягкой пшеницы по генам, контролирующим тип развития. Каталог мировой коллекции ВИР. Вып. 427. Л.: ВИР, 1985. 37 с.
14. Ригин Б.В., Кошкин В.А., Зуев Е.В., Ковалева О.Н. Самые скороспелые образцы яровой пшеницы (*Triticum aestivum L.*) и ячменя (*Hordeum vulgare L.*) // Экология, генетика, селекция на службе человечества. Междунар. Конф. Ульяновский НИИСХ, 28-30 июня 2011 г. п. Тимирязевский. 2011. С. 219-220.
15. Ригин Б.В., Кошкин В.А., Матвиенко И.И., Пыженкова З.С. Генетические особенности ультраскороспелости мягкой пшеницы // Генетические ресурсы

культурных растений. Международная научно-практическая конференция, 13-16 ноября 2001 г. ВИР. СПб. 2001. С. 397.

16. *Cockram J., Jones H., Leigh F.J., O'Sullivan D., Powell W., Laurie D.A. Greenland A.J.* Control of flowering time in temperate cereals: genes, domestication and sustainable productivity // *J. Exp. Bot.* 2007. V. 58. № 6. P. 1231-1244.
17. *Dyck J. A., Matus-Ca'diz M.A., Hucl P., Talbert L., Hunt T., Dubuc J. P, Nass H., Clayton G., Dobb J., Quick J.* Agronomic performance of hard red spring wheat isolines sensitive and insensitive to photoperiod // *Crop Sci.* 2004. V. 44. P. 1976-1981.
18. *Goncharov N.P.* Genetics of growth habit (spring vs. winter) in common wheat: confirmation of the existence of dominant gene *Vrn4* // *Theor. Appl. Genet.* 2003. V. 107. P. 768-772.
19. *Law C.N.* Genetic analysis using inter-varietal chromosome substitution // *Proc. 3-rd Int. Wheat Genet. Symp.* 1968. P. 331-342.
20. *Law C.N., Sutka J., Worland A.J.* A genetic study of day length response in wheat // *Heredity* 1978. V. 41. P. 185-191.
21. *Lewis S., Faricelli V.E., Appendino M.L., Valárik M., Dubcovsky J.* The chromosome region including the earliness *per se* locus *Eps-A<sup>m</sup>1* effects the duration of early developmental phases and spikelet number in diploid wheat // *J. Exp. Bot.* 2008. V. 59. № 13. P. 3595-3607.
22. *Pirasteh B., Welsh J.R.* Monosomic analysis of photoperiodic response in wheat // *Crop.Sci.* 1975. V. 15. № 4. P. 503-505.
23. *Pugsley A.T.* The photoperiodic sensitivity of some spring wheats with special reference to the variety Thatcher // *Aust. J. Agric Res.* 1966. V. 17. P. 591-599
24. *Roberts D.W.A., MacDonald M.D.* Evidence for the multiplicity of alleles at *Vrn1*, the winter-spring habit locus in common wheat // *Can. J. Genet. Cytol.* 1984. V. 26. № 2. P. 191-193.
25. *Scarth R., Kirby E.J., Law C.N.* Effects of the photoperiodic genes *Ppd1* and *Ppd2* on growth and development of the shoot apex in wheat // *Ann. Bot.* 1985. V. 55. № 3. P. 351-359.
26. *Snape J.W., Butterworth K., Whitechurch E., Worland A.J.* Waiting for fine times: genetics of flowering time in wheat // *Euphytica.* 2001. V. 119. P. 185-190.
27. *Welsh J.R., Keim D.L., Pirasteh B., Richards R.D.* Genetic control of photoperiod response in wheat // *Proc. 4-th Intern. Wheat Genet. Symp. Missouri.* 1973. P. 879-884.
28. *Yan L., Fu D., Li C., Blechl. A., Tranquilli G., Bonafede M., Sanchez A., Valarik M., Dubcovsky J.* The wheat and barley vernalization gene *VRN3* is an orthologue of *FT* // *Proc. Natl. Acad Sci. USA.* 2006. V. 103. P. 19581-19586.
29. *Yoshida T., Nishida H., Akashi Y., Kato K., Zhu J., Nitcher R., Distelfeld A., Dubcovsky J.* *Vrn-D4* is a vernalization gene located on the centromeric region of chromosome 5D in hexaploid wheat // *Theor. Appl. Genet.* 2010. V. 120. № 3. P. 543-552.
30. *Zhang X.K., Xia X.C., Xiao Y.G., Zhang Y., He Z.H.* Allelic variation at the vernalization genes *Vrn-A1*, *Vrn-B1*, *Vrn-D1* and *Vrn-B3* in Chinese common wheat cultivars and their association with growth habit // *Crop Sci.* 2008. V. 48. P. 458-470.

## ГЕНЕТИЧЕСКИЙ КОНТРОЛЬ ТИПА РАЗВИТИЯ МЕСТНЫХ ЯРОВЫХ ЯЧМЕНЕЙ ИЗ КИТАЯ И ЭФИОПИИ

**И. А. Звейнек**

Всероссийский научно-исследовательский институт растениеводства имени Н. И. Вавилова РАСХН, Санкт-Петербург, Россия, e-mail: i.zveinek@vir.nw.ru

### РЕЗЮМЕ

Изучен генетический контроль типа развития у 15 образцов местных яровых ячменей из Китая и Эфиопии, различающихся по скороспелости. Образцы представлены следующими генотипами: *shshSh2Sh2Sh3Sh3*, *ShShSh2Sh2Sh3Sh3*, *ShShsh2sh2Sh3Sh3*, *shshsh2sh2Sh3Sh3*, с одинаковой встречаемостью из выше указанных центров разнообразия. Предполагается влияние гена *Sh2* на скороспелость и адаптационные механизмы ячменя. Впервые в мировой коллекции ВИР обнаружен генотип *ShShsh2sh2Sh3Sh3* у образцов кк-20040, 20077, 23452, 24935.

**Ключевые слова:** ячмень, тип развития, генетический контроль.

## GENETIC CONTROL OF GROWTH HABIT OF THE LOCAL SPRING BARLEY FROM CHINA AND ETHIOPIA

**I. A. Zveinek**

N. I. Vavilov All-Russian Research Institute of Plant Industry of RAAS, St. Petersburg, Russia, e-mail: i.zveinek@vir.nw.ru

### SUMMARY

Genetic control of the growth habit of 15 samples of local spring barley from China and Ethiopia differing in earliness was studied. Samples were divided into the following genotypes: *shshSh2Sh2Sh3Sh3*, *ShShSh2Sh2Sh3Sh3*, *ShShsh2sh2Sh3Sh3*, *shshsh2sh2Sh3Sh3*, with the same frequency of occurrence from the centers of diversity. Supposing the gene *Sh2* influences on the earliness and the adaptive mechanisms of barley. At first in the world's collection of VIR the genotype *ShShsh2sh2Sh3Sh3* were found in samples kк - 20040, 20077, 23452, 24935.

**Keywords:** barley, growth habit, genetic control.

### ВВЕДЕНИЕ

Основные успехи мировой селекции ячменя связаны с экологической пластичностью этой культуры и ее высокой адаптивностью к местным условиям. В реализации этих факторов важную роль играет скороспелость ячменя. Время колошения у ячменя в основном определяется тремя факторами: прежде всего, это гены типа развития, нечувствительности к фотопериоду и собственно скороспелости [12]. В данной работе основное внимание мы уделим первому фактору, так как он является одним из ведущих в контроле скорости колошения ячменя.

При скрещивании ярового ячменя с озимым большинство авторов отмечают, что в первом поколении доминирует яровость, однако еще Чермак (цит. по Вавилову [1]) наблюдал обратную картину. Гаркавый [2] пришел к выводу, что только двуручки, в силу своего генотипа, при скрещивании их с озимыми формами могут давать в первом поколении доминирование озимости. Во втором поколении происходит расщепление на яровые и озимые в следующих соотношениях: 3:1, 15:1, 1:3, 13:3 и 61:3 [2, 6, 7, 9]. При скрещивании яровых ячменей с яровыми иногда происходит выщепление озимых форм, в особенности если исходные формы являются географически отдаленными друг от друга, в первом же поколении таких скрещиваний всегда доминирует яровость [5, 13].

Тип развития ячменя детерминируется тремя парами генов: *sh*, *Sh2* и *Sh3*, любое сочетание этих генов ответственно за яровой тип развития. Озимый тип развития может быть при генотипе *ShShsh2sh2sh3sh3*, так как гены *Sh2* и *Sh3* эпистатичны доминантному аллелю *Sh*, а аллель *sh* имеет аналогичное влияние на рецессивные аллели озимого типа *sh2* и *sh3*. Рецессив по трем генам *Sh* обуславливает развитие растений-двуручек. Ген *Sh2* имеет серию аллелей: *Sh2<sup>I</sup>*, *Sh2<sup>II</sup>*, *Sh2<sup>III</sup>*, *Sh2<sup>IV</sup>*, *Sh2<sup>V</sup>*, *Sh2<sup>VI</sup>*, которая контролирует различные градации ярового типа развития от типично ярового до крайне озимого, в отсутствие генов *sh* и *Sh3*, последние имеют более слабый эффект на длину вегетации. Гены *Sh*, *Sh2* и *Sh3* локализованы в хромосомах 4, 7 и 5 соответственно [10, 12]. Не исключено, что ген *Sh2* в значительной степени гомологичен с ранее идентифицированным геном *Vrnl* генома пшеницы [8].

Такахаши [10, 11] описал распространение генов типа развития ячменя. Сорта с доминантным геном *Sh2* широко распространены, кроме северной Европы и Маньчжурии, причем аллель *Sh2<sup>I</sup>* чаще встречается в западном регионе, а аллель *Sh2<sup>II</sup>* – в восточном. Образцы с рецессивным геном *sh* главным образом найдены в Восточной Евразии, ген *Sh3* находится обычно в генотипе с генами *Sh2* или *shSh2* и сорта несущие данный ген распространены в Европе, России, северной части Дальнего Востока и на юге Азии. Яровые сорта, имеющие только один ген *Sh3*, до сих пор не обнаружены. Ясуда с соавторами [14], изучив распространение генов типа развития в Тибете, Эфиопии, северном Пакистане и Индии, пришел к выводу, что образцы с генами *Sh2Sh3*, более адаптивны, чем формы с геном *Sh2*. Озимые сорта с генотипом *ShShsh2sh2sh3sh3* распространены повсеместно. В мировой коллекции ячменя обнаружено только пять генотипов, контролирующих яровой тип развития из семи возможных: *ShShSh2Sh2Sh3Sh3*, *ShShSh2Sh2sh3sh3*, *shshSh2Sh2Sh3Sh3*, *shshSh2Sh2sh3sh3*, *shshsh2sh2sh3sh3*, остальные два генотипа: *ShShsh2sh2Sh3Sh3* и *shshsh2sh2Sh3Sh3* не выявлены [2, 10, 11].

Важность изучения коллекции ячменя по генам типа развития очевидна. Эта генетическая система играет важную роль в определении скороспелости ячменя и его адаптационных механизмов. В связи с этим представляет интерес определить генотипы по генам типа развития среди местных форм из центров разнообразия ячменя. Изучение генетического разнообразия по скорости развития ячменя позволяет существенно снизить роль неконтролируемых температурно-световых факторов, даёт возможность повысить адаптивность сортов и в конечном итоге увеличивает их урожайность.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Для изучения генетического контроля типа развития были взяты местные образцы ярового ячменя из Восточноазиатского и Эфиопского центров разнообразия. В исследование были включены 7 образцов из Китая – кк-12262, 15786, 15881, 15882, 18436, 24935, 29569 и 8 образцов из Эфиопии – кк-20001, 20004, 20006, 20018, 20024, 20040, 20046, 20077, а также позднеспелый сорт Н 2682, к-23542 из Германии.

Опыты проводили в Пушкинских лабораториях ВИР в 2008–2011 гг. Для идентификации генов типа развития провели 48 комбинаций скрещиваний данных форм с изогенными линиями по генам *sh*, *Sh2* и *Sh3*, созданными на основе озимого сорта *Наукисо 2*. Тестерные линии скрещивали с анализируемыми формами, используя их в качестве отцовского компонента. Гибридизацию проводили с помощью твел-метода. Расщепление растений F<sub>2</sub> анализировали по типу развития, разделяя на яровые (колошение в обычные и более поздние сроки) и озимые (не выколосившиеся и находящиеся в стадии кущения более 100 дней после всходов) растения. Соответствие между наблюдаемыми и ожидаемыми (теоретическими) распределениями оценивали по критерию «хи-квадрат».

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Местные образцы из Китая и Эфиопии представлены различными по скороспелости формами: образцы из Китая кк-15881, 15882 оказались скороспелыми, кк-15786, 24935, 29569 – достаточно позднеспелыми, остальные образцы можно отнести к среднеспелым формам (табл. 1, 2). Эфиопские образцы отличались среднеспелостью, кроме кк-20001, 20004, 20006, которые оказались позднеспелыми. Изменчивость скорости колошения позднеспелого образца Н 2682, к-23542 (Германия) по годам изучения составила 54–63 дня.

**Таблица 1. Расщепление F<sub>2</sub> гибридов образцов ярового ячменя из Китая с тестерными линиями Haykiso 2**  
**Table 1. Segregation of F<sub>2</sub> hybrids derived from spring barley accessions from China and the test lines Haykiso 2**

№ по каталогу ВИР	Образец	Расщепление (яров.: оз.) в F <sub>2</sub> с тестером			Число дней до колошения (дни)		
		<i>shsh2sh3</i>	<i>ShSh2sh3</i>	<i>Shsh2Sh3</i>	2008 г	2009 г	2010 г
Генотип <i>shshSh2Sh2Sh3Sh3</i>							
15881	Местный	173:0	186:0	70:0	35	40	34
15882	Местный	110:0	186:0	138:0	35	42	34
18436	Местный	119:0	288:0	146:0	39	51	55
Генотип <i>ShShSh2Sh2Sh3Sh3</i>							
12262	Местный	142:5 *	176:0	183:0	38	42	45
29569	Samjeh	148:4	164:0	177:0	52	59	53
Генотип <i>ShShsh2sh2Sh3Sh3</i>							
24935	TI 122	125:22**	145:10 ***	148:0	52	58	52
Генотип <i>shshsh2sh2Sh3Sh3</i>							
15786	Местный	187:0	154:7 ****	163:0	51	59	50

\* /  $\chi^2$  61:3 меньше 3,84

\*\* /  $\chi^2$  13:3 меньше 3,84

\*\*\* /  $\chi^2$  15:1 меньше 3,84

\*\*\*\* /  $\chi^2$  61:3 меньше 3,84

Изучение признака «скорость колошения» (всходы–колошение) у гибридов первого поколения от скрещивания яровых образцов с тестерными линиями по генам *Sh* показало промежуточное наследование признака с некоторым отклонением в сторону раннеспелого родителя. Анализ расщепления F<sub>2</sub> позволил установить генотипы изучаемых сортов по типу развития (табл. 1, 2). С генотипом *shSh2Sh3* оказалось четыре образца к-15881 (Китай), к-15882 (Китай), к-18436 (Китай), к-20018 (Эфиопия), так как гибриды F<sub>2</sub> этих форм с тестерными линиями не расщеплялись по изучаемому признаку. Расщепление 61:3 в комбинациях с участием изогенной линии по гену *sh* и отсутствие его в комбинациях с участием других тестеров означает, что 3 образца к-12262 (Китай), к-29569 (Китай), к-20001 (Эфиопия), имеют все 3 доминантных гена *Sh*. Генотип *Shsh2Sh3* установлен у четырех образцов ячменя – к-24935 (Китай), кк-20040, 20077 (Эфиопия), к-23542 (Германия), о чем свидетельствует расщепление F<sub>2</sub> гибридов в соотношении 13 яровых : 3 озимых при скрещивании данных образцов с изогенной линией по гену *sh*, а также 15:1 при скрещивании их с изогенной по гену *Sh2* линией. При скрещивании этих сортов с тестерной линией по гену *Sh3* все потомство в F<sub>2</sub> было яровым. У образцов к-15786 (Китай), кк-20004, 20006, 20024, 20046 (Эфиопия) выявлен генотип *shsh2Sh3*, так как при анализе F<sub>2</sub> гибридов от скрещивания данных образцов с изогенной линией по гену *Sh2* выявлено соотношение фенотипов 61 яровых : 3 озимых. В остальных комбинациях скрещиваний с изогенными линиями по генам *sh* и *Sh3* все потомство F<sub>2</sub> было яровым.

Таблица 2. Расщепление F<sub>2</sub> гибридов образцов ярового ячменя из Эфиопии с тестерными линиями Haykiso 2

Table 2. Segregation of F<sub>2</sub> hybrids derived from spring barley accessions from Ethiopia and the test lines Haykiso 2

№ по каталогу ВИР	Образец	Расщепление (яров.: оз.) в F <sub>2</sub> с тестером			Число дней до колошения (дни)		
		<i>shsh2sh3</i>	<i>ShSh2sh3</i>	<i>Shsh2Sh3</i>	2008 г	2009 г	2010 г
Генотип <i>shshSh2Sh2Sh3Sh3</i>							
20018	АНОР 2575/63	167:0	158:0	183:0	44	50	43
Генотип <i>ShShSh2Sh2Sh3Sh3</i>							
20001	АНОР 3526/63	139:12*	178:0	181:0	46	56	49
Генотип <i>ShShsh2sh2Sh3Sh3</i>							
20040	АНОР 2551/63	68:9**	151:11 ***	170:0	40	47	40
20077	АНОР 2556/63	115:17	128:10	146:0	39	45	38
Генотип <i>shshsh2sh2Sh3Sh3</i>							
20004	АНОР 2575/63	197:0	156:4 ****	172:0	46	56	47
20006	АНОР 1638/65	184:0	159:5	144:0	47	55	48
20024	АНОР 2575/63	179:0	168:9	184:0	41	49	43
20046	АНОР 4258/63	126:0	123:4	118:0	44	51	43

\*/  $\chi^2$  61:3 меньше 3,84

\*\*/  $\chi^2$  13:3 меньше 3,84

\*\*\*/  $\chi^2$  15:1 меньше 3,84

\*\*\*\*/  $\chi^2$  61:3 меньше 3,84

В наших работах [3, 4] отмечалось, что ген *Sh2* в наибольшей степени ответственен за скороспелость и адаптационную способность у ячменя. Анализ таблиц 1 и 2 подтверждает это предположение: скороспелые формы имеют данный ген доминантном состоянии. Наиболее позднеспелый образец к-23452 (Германия) и ряд других из Китая и Эфиопии имеют рецессивную аллель гена *Sh2*. Следует отметить, что тип развития местных ячменей китайского и эфиопского происхождения контролируется одними и теми же генотипами (табл. 1, 2). Генотип *Shsh2Sh3* по литературным сведениям [2, 10, 11] и нашим исследованиям не был ранее выявлен, а генотип *shsh2Sh3* обнаружен ранее нами только у двух образцов коллекции ячменя ВИР[3]. Представляет интерес тот факт, что встречаемость генотипов с доминантным геном *Sh2* у исследуемых местных образцов ниже, чем у селекционных сортов [3, 4]. Вероятно, это связано с тем, что ген *Sh2* в большей степени ответственен за адаптационные механизмы у ячменя. Поэтому у селекционных коммерческих сортов адаптационная составляющая и встречаемость генотипов с доминантным геном *Sh2* выше, чем у местных форм, приспособленных к локальным условиям произрастания.

Таким образом, в результате исследований предполагается влияние гена *Sh2* на скороспелость и адаптационные механизмы у ячменя. В наших опытах выявлена одинаковая встречаемость генотипов, контролирующих тип развития китайских и эфиопских ячменей. Генотип *ShShsh2sh2Sh3Sh3*, ранее не выявленный другими исследователями, обнаружен у образцов к-24935 (Китай), к-23452 (Германия), к-20040 (Эфиопия) и к-20077 (Эфиопия).

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Вавилов Н.И., Кузнецова Е. О генетической природе озимых и яровых растений // Изв. агр. фак. Саратов. Ун-та. 1921. Т. 1. С. 1-26.
2. Гаркавый П.Ф., Линчевский А.А., Ходжакулов Т. Изучение типа развития узбекских ячменей в целях селекции // Докл. ВАСХНИЛ. 1980. Т. 8. С. 3-5.

3. *Звейнек И.А.* Идентификация генов типа развития ячменя // С.-х. биология. 2001. Т. 5. С. 47-53.
4. *Звейнек И.А.* Генетический контроль типа развития у некоторых сортов ячменя // Генетические ресурсы ржи, ячменя и овса: Труды по прикл. бот., ген. и сел. 2009. Т. 165. С. 74-77.
5. *Карпенченко Г.Д.* Генетика растений в СССР. Соц. Растениеводство. 1932. Т. 4. 27 с.
6. *Мухсинов В.Х., Тихонов А.П., Аблов С.А.* и др. Особенности генетического контроля типа развития сортов озимого и ярового ячменя // Генетика. 1988. Т. 24. № 5. С. 900-907.
7. *Шеремет А.М.* Селекция сортов - двуручек ячменя на широкую адаптацию // Селекция ячменя на повышения адаптивности с целью увеличения и стабилизации урожая. Одесса. ВСГИ. 1990. С. 28-40.
8. *Murai K., Koba T., Shimada T.* Effect of barley chromosome on heading characters in wheat-barley chromosome addition lines // Euphytica. 1997. V. 96. № 2. P. 281-287.
9. *Takahashi N.* On the inheritance of the spring versus winter form in barley // J. Genet. 1924. V. 3. № 1. P. 22-28.
10. *Takahashi R., Yasuda S.* Genetic studies of spring and winter habit of growth in barley // Ber. Ohara Inst. 1956. V. 10. P. 245-308.
11. *Takahashi R.* Further studies on the phylogenetic differentiation of cultivated barley // Barley Genet. 1964. V. 1. P. 19-26.
12. *Takahashi R., Yasuda S.* Genetics of earliness and growth habit in barley // Barley Genet. 1970. V. 2. P. 388-408.
13. *Valchanov P., Gorastev H.* Variation in habit in barley // Nauch. Trud. Vissh. Selsk. Inst. V. Kolarov. 1979. Т. 24. № 1. С. 103-106.
14. *Yasuda S., Hayashi I., Moria J.* Genotypic differentiation in spring growth habit of barley strains collected from northern parts of Pakistan and India, and Tibet // Barley Genet. Newsl. 1986. V. 16. P. 18-19.

УДК 631.524.16

## ТОЛЕРАНТНОСТЬ ЯЧМЕНЯ К ТОКСИЧНЫМ ИОНАМ АЛЮМИНИЯ В УСЛОВИЯХ ПОЧВЕННОЙ КУЛЬТУРЫ

**О. В. Яковлева, А. М. Капешинский**

Всероссийский научно-исследовательский институт растениеводства имени Н.И. Вавилова РАСХН,  
Санкт-Петербург, Россия, e-mail: oly.yakovleva@mail.ru

### РЕЗЮМЕ

В вегетационном опыте изучили четыре сорта ярового ячменя с различной степенью устойчивости к действию токсичных ионов алюминия. В качестве откликов на стресс учитывали динамику появления всходов; высоту растений в фазу второго листа, кушения, выхода в трубку, колошения и в фазу созревания; элементы структуры урожая: длину главного колоса, число колосков, зерен, массу зерна с главного колоса и массу 1000 зерен. Проведенный эксперимент подтверждает, что растения ячменя наиболее чувствительны к токсичному действию алюминия на начальных фазах роста. Высокоустойчивые генотипы ячменя в начальный период развития могут существенно различаться по продуктивности на более поздних фазах онтогенеза.

**Ключевые слова:** ячмень, ионы алюминия, алюмоустойчивость.

# TOLERANCE OF BARLEY TO TOXIC IONS OF ALUMINIUM IN THE CONDITIONS OF SOIL CULTURE

O. V. Yakovleva, A. M. Kapeshinskiy

N. I. Vavilov All-Russian Research Institute of Plant Industry of RAAS, St. Petersburg, Russia, e-mail: [oly.yakovleva@mail.ru](mailto:oly.yakovleva@mail.ru)

## SUMMARY

Four spring barley varieties with varying degrees of resistance to the effect of toxic aluminum ions have been studied in pot experiments. The following factors were recorded as responses to stress: the dynamics of seedling emergence; plant height in the phases of the second leaf, tillering, booting, heading and ripening; elements of yield structure: length of the main ear, spikelet number, grain number, grain weight of the main spike, and weight of 1000 grains. The experiment confirms that barley plants are most susceptible to the toxic effect of aluminum at the initial phases of growth. Barley genotypes highly resistant in the initial period of development may vary significantly in their productivity at later stages of ontogenesis.

**Keywords:** barley, aluminum ions, aluminum tolerance.

## ВВЕДЕНИЕ

Виды растений отличаются специфическими особенностями приспособления к широкому спектру почвенных факторов и к каждому почвенному компоненту в отдельности. Отмечается сортовая специфика эдафической устойчивости культивируемых растений. Взаимодействие почвы и растения является интегральным, оптимальный уровень реакции зависит от биологических особенностей растения и ряда абиотических факторов, из которых наиболее значимыми являются обеспеченность элементами питания, содержание подвижных форм фитотоксичных катионов водорода, алюминия, марганца и железа, содержание гумуса, фосфора и калия, гранулометрический состав почвы [5]. Физико-химические свойства почвы оказывают существенное влияние на формирование величины и качества сельскохозяйственной продукции. Многочисленные наблюдения позволили выявить различную реакцию растений разных видов на один и тот же внешний фактор в онтогенезе, причем уровень устойчивости организма меняется в зависимости от этапа органогенеза [1, 10].

Токсичность ионов алюминия – главный фактор, ограничивающий рост растений на кислых почвах. Вредное действие этого фактора определяется различными физиологическими и биохимическими процессами. Вредный эффект алюминия представляет большую проблему при выращивании растений на кислых почвах ( $\text{pH} < 5$ ) [16]. Высокие концентрации алюминия непосредственно или косвенно влияют на процессы жизнедеятельности растений: водный режим [15, 18], метаболизм азота [28, 24], минеральное питание [25], фотосинтез [26, 19], окислительно-восстановительные реакции [29, 17, 11]. Фитотоксичные ионы металлов стимулируют многочисленные анатомические и морфологические изменения у растений [14, 20].

Высокие концентрации ионов алюминия, прежде всего, влияют на развитие корневой системы. Быстрое поглощение ионов и локализация их в клеточных оболочках приводит к торможению роста корневой системы, видоизменению корней, что приводит к снижению продуктивности растений и даже гибели [2]. Неблагоприятное действие оказывается и на развитие надземной части растения, проявляющееся в снижении длины и замедлении роста стебля, сокращении длины междоузлий, уменьшении размеров листа, появлении хлорозных пятен и некрозов [2].

Среди зерновых культур наиболее чувствителен к действию токсичных ионов алюминия яровая ячмень, урожайность которого существенно снижается при выращивании на кислых почвах [21, 22].

Цель нашей работы – выяснить особенности роста и развития растений ячменя на фонах с различным содержанием ионов алюминия, а также сравнить результаты лабораторного тестирования алюмотолерантности различных сортов ячменя с данными, полученными в почвенной культуре.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Для изучения в вегетационном опыте использовали сорта ячменя, характеризующиеся разным уровнем алюмоустойчивости в ювенильной фазе: Faust I (к-24612), к-9736 – устойчивые и Colsess IV (к-24626), Himalaya (к-24648) – чувствительные. Предварительно сорта были изучены в лабораторных условиях методом корневого теста [27, 12].

Вегетационный опыт был заложен согласно методическим указаниям отдела физиологии ВИР [7, 4]. Сосуды Вагнера набивали дерново-подзолистой легкосуглинистой почвой. Предварительно в лабораторных условиях опытным путем определяли количество серной кислоты и хлорида алюминия для создания нужного провокационного фона. Алюминий вносили в виде соли  $AlCl_3 \times 6H_2O$  из расчета 5 мг и 10 мг на 100 г почвы. Для сдвига рН до 4,0 (от исходной рН 6,7) добавляли 225 мл 10%  $H_2SO_4$  на 1 кг почвы. Влажность почвы поддерживали на уровне оптимальной (60% от полной полевой влагоемкости), поливая сосуды по весу.

Опыт проводили по следующей схеме:

1. Контроль (рН 6,7, без алюминия);
2. рН 4,0 + 5 мг  $AlCl_3 \times 6H_2O$  на 100 г почвы;
3. рН 4,0 + 10 мг  $AlCl_3 \times 6H_2O$  на 100 г почвы.

Повторность в опыте была трехкратная.

Посев осуществляли сухими семенами, затем сосуды накрывали полиэтиленовой пленкой до появления всходов. Прореживание проводили в фазе всходов, оставляя по 15 растений в сосуде.

В течение вегетации осуществляли уход за растениями: прополку, рыхление, полив сосудов. В сухую солнечную погоду вагонетки с сосудами выкатывали из вегетационного домика, вечером закатывали. В дождливую погоду вагонетки оставляли в вегетационном домике, чтобы исключить переувлажнение почвы в сосудах.

В эксперименте в качестве откликов на стресс учитывали динамику появления всходов; высоту растений в фазу второго листа, кущения, выхода в трубку, колошения и в фазу созревания; элементы структуры урожая: длину главного колоса, число колосков, зерен, массу зерна с главного колоса и массу 1000 зерен.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

### **Динамика появления всходов.**

На начальных этапах развития растения наиболее чувствительны к токсичному действию почвенной кислотности [3]. Семена бобовых и злаковых культур в присутствии алюминия меньше поглощают воду и растворенные в ней питательные вещества. Ингибирование начальных ростовых процессов у некоторых подвидов кукурузы при рН 4,0 и алюминии прямо пропорционально скорости поглощения воды семенами и содержанию белка в зерне [2]. Так, установлено, что присутствие ионов алюминия в растворе снижало всхожесть семян голубиногороха до 20% [23].

Из полученных нами результатов (табл. 1) следует, что в контрольном варианте первые всходы появились на третий день после посева у всех изучаемых образцов, на 5-й день после посева у них отмечено наступление фазы первого листа. На фоне 5 мг  $AlCl_3 \times 6H_2O/100$  г у устойчивых образцов Faust I и к-9736 первые всходы появились на 5-6-й день после посева, у неустойчивых образцов Colsess IV и к-24648 – на 8-й день. При концентрации 10 мг со-

ли алюминия у устойчивых образцов всходы отмечены через неделю после посева, у неустойчивых образцов наблюдалась задержка в появлении всходов. У сорта Colsess IV только на 8-ой день после посева отмечены единичные всходы, в тоже время у образца Himalaya (к-24648) взошло около 50% посеянных растений.

Таблица 1. Динамика появления всходов, %  
Table 1. Dynamics of seedling emergence, %

Сорт	Вариант*	Дата появления всходов						
		05.06.	06.06.	07.06.	08.06.	09.06.	10.06.	13.06.
Faust I	1	58,8	94,1	100,0	-	-	-	-
	2	-	70,4	84,2	84,2	-	100,0	-
	3	-	70,6	82,4	94,1	-	100,0	-
Colsess IV	1	5,3	78,9	100,0	-	-	-	-
	2	-	-	50,0	75,0	90,0	100,0	-
	3	-	-	-	54,5	63,6	81,8	100,0
к-9736	1	63,1	89,5	100,0	-	-	-	-
	2	-	75,0	85,0	95,0	-	100,0	-
	3	-	70,0	90,0	95,0	-	100,0	-
Himalaya	1	70,0	95,0	100,0	-	-	-	-
	2	-	-	7,3	20,0	30,0	100,0	-
	3	-	-	15,0	55,0	70,0	95,0	100,0

\*1 – контроль; 2 – рН 4,0 + 5 мг  $AlCl_3 \times 6H_2O$  на 100 г почвы; 3 – рН 4,0 + 10 мг  $AlCl_3 \times 6H_2O$  на 100 г почвы

В целом у неустойчивых образцов при повышенном содержании алюминия в питательном субстрате наблюдалось недружное, растянутое по времени появление всходов. Также отмечены различия в скорости прорастания семян и появлении всходов у неустойчивых образцов.

#### **Влияние $H^+$ и $Al^{3+}$ на ростовые параметры растений.**

В условиях ионной токсичности почвенного раствора рост вегетативных органов растений существенно замедляется. Так, в условиях засоления, чем выше уровень засоления субстрата, тем сильнее происходит угнетение роста вегетативных органов. При этом снижается величина параметров, характеризующих ростовые процессы: высота растений, размеры отдельных органов и т. д. [8, 9]. На кислых почвах у неустойчивых сортов ростовые процессы существенно угнетаются, а у толерантных сортов изменяются незначительно [2]. Некоторые исследователи отмечают даже стимулирующее действие алюминия на рост корневой системы у толерантных сортов ячменя [6].

В нашем опыте высоту растений измеряли при наступлении определенных фаз онтогенеза, начиная с фазы второго листа и до созревания.

**Фаза второго листа.** В варианте с концентрацией 5 мг  $AlCl_3 \times 6H_2O/100$  г почвы у сорта Faust I наблюдали заметные различия по сравнению с контролем. Длина листа составила в среднем  $14,4 \pm 0,59$  см, что почти в два раза меньше, чем в контрольном варианте. Однако при концентрации 10 мг соли алюминия отмечено незначительное увеличение длины листа –  $17,7 \pm 1,07$  (табл. 2). У другого устойчивого образца к-9736 при концентрации 5 мг соли алюминия незначительно снижалась длина листа, тогда как при концентрации 10 мг/100 г почвы длина листа была в два раза меньше по сравнению с контролем.

Неустойчивые образцы Colsess IV и Himalaya при любой концентрации алюминия существенно снижали длину листа по сравнению с контролем.

**Фаза кущения.** У устойчивых образцов наблюдалось отставание роста растений на провокационных фонах по сравнению с контролем. Неустойчивые образцы Colsess IV и Himalaya были значительно ниже контрольных растений. Большинство растений сорта

Colsess IV прекратило рост на стадии нескольких листьев; отмечены симптомы угнетения: увядание, некрозы, усыхание листьев.

Фаза выхода в трубку. Растения сорта Faust I при концентрации 5 мг  $AlCl_3 \times 6H_2O$  были ниже контрольных растений почти на 12 см, в варианте с концентрацией 10 мг соли алюминия эта разница составила всего лишь 8 см. Растения образца к-9736 были в два раза ниже контроля при концентрации 10 мг соли алюминия:  $20,0 \pm 1,17$  и  $45,2 \pm 1,05$ . Неустойчивые образцы также были значительно ниже контрольного варианта.

Фаза колошения. Растения устойчивых сортов дружно вступили в фазу колошения. Их высота при разных концентрациях алюминия незначительно отличалась от контрольного варианта. Неустойчивый образец Himalaya (к-24648) также существенно не отличался от контроля по высоте.

Фаза созревания. Растения сорта Faust I по высоте были на уровне контрольного варианта ( $63,7 \pm 1,95$  см): при концентрации 5 мг  $AlCl_3 \times 6H_2O$  –  $58,3 \pm 1,47$  см, при концентрации соли 10 мг/100 г почвы –  $58,1 \pm 2,58$  см. Растения к-9736 при концентрации соли алюминия 5 мг не отличались от контроля ( $57,7 \pm 2,10$  см и  $58,5 \pm 1,86$  см соответственно). При концентрации соли алюминия 10 мг/100 г почвы высота растений несколько ниже ( $44,6 \pm 2,48$  см). В период созревания неустойчивый образец Himalaya (к-24648) при различных концентрациях соли алюминия почти не отличался по высоте от контрольного варианта (табл. 2).

Таблица 2. **Высота растений изученных образцов за период вегетации**  
Table 2. **Plant height of the studied samples during vegetation**

Фаза онтогенеза	Вариант опыта	$\bar{x} \pm S_x$	HCP <sub>05</sub>
Faust I (к-24612)			
Второй лист	1. контроль (рН 6,7, без алюминия)	$25,1 \pm 1,29$	3,51
	2. 5 мг $AlCl_3 \times 6H_2O$ на 100 г почвы	$14,4 \pm 0,59$	
	3. 10 мг $AlCl_3 \times 6H_2O$ на 100 г почвы	$17,7 \pm 1,07$	
Кущение	1. контроль (рН 6,7, без алюминия)	$30,6 \pm 0,95$	5,54
	2. 5 мг $AlCl_3 \times 6H_2O$ на 100 г почвы	$15,9 \pm 0,72$	
	3. 10 мг $AlCl_3 \times 6H_2O$ на 100 г почвы	$19,6 \pm 1,03$	
Выход в трубку	1. контроль (рН 6,7, без алюминия)	$39,9 \pm 1,02$	15,61
	2. 5 мг $AlCl_3 \times 6H_2O$ на 100 г почвы	$27,3 \pm 0,96$	
	3. 10 мг $AlCl_3 \times 6H_2O$ на 100 г почвы	$31,7 \pm 1,46$	
Колошение	1. контроль (рН 6,7, без алюминия)	$46,2 \pm 1,89$	3,32
	2. 5 мг $AlCl_3 \times 6H_2O$ на 100 г почвы	$48,8 \pm 1,21$	
	3. 10 мг $AlCl_3 \times 6H_2O$ на 100 г почвы	$46,9 \pm 1,63$	
Созревание	1. контроль (рН 6,7, без алюминия)	$63,7 \pm 1,95$	6,88
	2. 5 мг $AlCl_3 \times 6H_2O$ на 100 г почвы	$58,3 \pm 1,47$	
	3. 10 мг $AlCl_3 \times 6H_2O$ на 100 г почвы	$58,1 \pm 2,58$	
к-9736			
Второй лист	1. контроль (рН 6,7, без алюминия)	$26,3 \pm 0,67$	1,25
	2. 5 мг $AlCl_3 \times 6H_2O$ на 100 г почвы	$14,5 \pm 0,67$	
	3. 10 мг $AlCl_3 \times 6H_2O$ на 100 г почвы	$12,8 \pm 0,58$	
Кущение	1. контроль (рН 6,7, без алюминия)	$33,8 \pm 0,85$	6,85
	2. 5 мг $AlCl_3 \times 6H_2O$ на 100 г почвы	$19,1 \pm 0,75$	
	3. 10 мг $AlCl_3 \times 6H_2O$ на 100 г почвы	$12,9 \pm 0,66$	
Выход в трубку	1. контроль (рН 6,7, без алюминия)	$45,2 \pm 1,05$	7,40
	2. 5 мг $AlCl_3 \times 6H_2O$ на 100 г почвы	$32,9 \pm 1,15$	
	3. 10 мг $AlCl_3 \times 6H_2O$ на 100 г почвы	$20,0 \pm 1,17$	

Фаза онтогенеза	Вариант опыта	$\bar{x} \pm S_x$	НСР <sub>05</sub>
Колошение	1. контроль (рН 6,7, без алюминия)	50,6 ± 1,87	8,83
	2. 5 мг AlCl <sub>3</sub> ×6H <sub>2</sub> O на 100 г почвы	44,5 ± 1,99	
	3. 10 мг AlCl <sub>3</sub> ×6H <sub>2</sub> O на 100 г почвы	47,6 ± 1,67	
Созревание	1. контроль (рН 6,7, без алюминия)	58,6 ± 1,87	17,0
	2. 5 мг AlCl <sub>3</sub> ×6H <sub>2</sub> O на 100 г почвы	57,7 ± 2,10	
	3. 10 мг AlCl <sub>3</sub> ×6H <sub>2</sub> O на 100 г почвы	44,6 ± 2,48	
Colsess IV (к-24626)			
Второй лист	1. контроль (рН 6,7, без алюминия)	23,1 ± 0,93	15,85
	2. 5 мг AlCl <sub>3</sub> ×6H <sub>2</sub> O на 100 г почвы	13,3 ± 0,49	
	3. 10 мг AlCl <sub>3</sub> ×6H <sub>2</sub> O на 100 г почвы	6,2 ± 0,45	
Кушение	1. контроль (рН 6,7, без алюминия)	33,0 ± 0,97	15,81
	2. 5 мг AlCl <sub>3</sub> ×6H <sub>2</sub> O на 100 г почвы	14,8 ± 0,62	
	3. 10 мг AlCl <sub>3</sub> ×6H <sub>2</sub> O на 100 г почвы	6,5 ± 0,46	
Выход в трубку	1. контроль (рН 6,7, без алюминия)	43,8 ± 1,22	23,85
	2. 5 мг AlCl <sub>3</sub> ×6H <sub>2</sub> O на 100 г почвы	24,5 ± 0,97	
	3. 10 мг AlCl <sub>3</sub> ×6H <sub>2</sub> O на 100 г почвы	8,5 ± 0,65	
Колошение	1. контроль (рН 6,7, без алюминия)	50,2 ± 0,93	38,75
	2. 5 мг AlCl <sub>3</sub> ×6H <sub>2</sub> O на 100 г почвы	36,2 ± 1,78	
	3. 10 мг AlCl <sub>3</sub> ×6H <sub>2</sub> O на 100 г почвы	8,3 ± 0,80	
Созревание	1. контроль (рН 6,7, без алюминия)	51,2 ± 1,18	16,34
	2. 5 мг AlCl <sub>3</sub> ×6H <sub>2</sub> O на 100 г почвы	44,3 ± 2,15	
	3. 10 мг AlCl <sub>3</sub> ×6H <sub>2</sub> O на 100 г почвы	9,7 ± 1,14	
Himalaya (к-24648)			
Второй лист	1. контроль (рН 6,7, без алюминия)	28,9 ± 0,72	27,99
	2. 5 мг AlCl <sub>3</sub> ×6H <sub>2</sub> O на 100 г почвы	8,1 ± 0,56	
	3. 10 мг AlCl <sub>3</sub> ×6H <sub>2</sub> O на 100 г почвы	10,4 ± 0,53	
Кушение	1. контроль (рН 6,7, без алюминия)	30,3 ± 0,62	27,59
	2. 5 мг AlCl <sub>3</sub> ×6H <sub>2</sub> O на 100 г почвы	10,6 ± 0,80	
	3. 10 мг AlCl <sub>3</sub> ×6H <sub>2</sub> O на 100 г почвы	11,1 ± 0,61	
Выход в трубку	1. контроль (рН 6,7, без алюминия)	39,7 ± 0,89	28,01
	2. 5 мг AlCl <sub>3</sub> ×6H <sub>2</sub> O на 100 г почвы	20,2 ± 1,53	
	3. 10 мг AlCl <sub>3</sub> ×6H <sub>2</sub> O на 100 г почвы	19,6 ± 1,23	
Колошение	1. контроль (рН 6,7, без алюминия)	48,5 ± 1,37	12,60
	2. 5 мг AlCl <sub>3</sub> ×6H <sub>2</sub> O на 100 г почвы	45,5 ± 1,64	
	3. 10 мг AlCl <sub>3</sub> ×6H <sub>2</sub> O на 100 г почвы	40,9 ± 1,58	
Созревание	1. контроль (рН 6,7, без алюминия)	49,0 ± 1,56	4,42
	2. 5 мг AlCl <sub>3</sub> ×6H <sub>2</sub> O на 100 г почвы	46,8 ± 1,69	
	3. 10 мг AlCl <sub>3</sub> ×6H <sub>2</sub> O на 100 г почвы	45,7 ± 1,59	

В течение вегетации у растений Faust I наблюдалось незначительное увеличение высоты при концентрации 10 мг соли алюминия (по сравнению с концентрацией 5 мг AlCl<sub>3</sub>×6H<sub>2</sub>O). Возможно стимулирующее действие алюминия на растения, такое явление отмечено и другими исследователями. У растений к-9736 на всех фазах роста наблюдали снижение высоты в зависимости от концентрации алюминия. Чем больше концентрация алюминия, тем меньше была высота растений.

Неустойчивые образцы в значительной степени были угнетены алюминием. Colsess IV – на всех фазах роста высота снижалась в два раза при концентрации 5 мг AlCl<sub>3</sub>×6H<sub>2</sub>O по сравнению с контролем. Концентрация соли 10 мг/100 г почвы существенно снижала высоту. Растения имели признаки повреждения алюминием: некрозы, увядание, усыхание листьев.

Около 60% растений погибло. Изучаемые концентрации алюминия (5 и 10 мг  $\text{AlCl}_3 \times 6\text{H}_2\text{O}$ /100 г почвы) снижали высоту растений сорта Himalaya по сравнению с контрольным вариантом.

Таким образом, устойчивые к алюминию сорта Faust I и к-9736 достоверно различались по реакции растений на различную концентрацию токсичных ионов, что указывает на их различия по генам или их системам, определяющим такую реакцию. У неустойчивых сортов различия по степени роста растений на разных фонах с алюминием менее выражены, чем у устойчивых сортов ячменя.

На начальных этапах развития действие токсичных ионов алюминия особенно губительно для растений (рис. 1, 2). Наиболее четко это прослеживается у неустойчивых образцов. Некоторые растения Colsess IV при концентрации  $\text{AlCl}_3 \times 6\text{H}_2\text{O}$  10мг/100 г почвы закончили свой рост и развитие в фазе нескольких листьев и не смогли сформировать урожай. Торможение ростовых процессов наблюдается в условиях закисления и в присутствии алюминия в субстрате в течение всего периода вегетации. Растения всех образцов, изучаемых на провокационных фонах, почти на всех фазах вегетации по высоте не превышали растения контрольных вариантов. Только к фазе созревания растения устойчивых образцов и растения сорта Himalaya незначительно отличались по высоте от контрольных растений. Возможно, у растений устойчивых сортов имеются защитные механизмы, позволяющие в дальнейшем восстанавливать ростовые функции, но на менее интенсивном уровне.

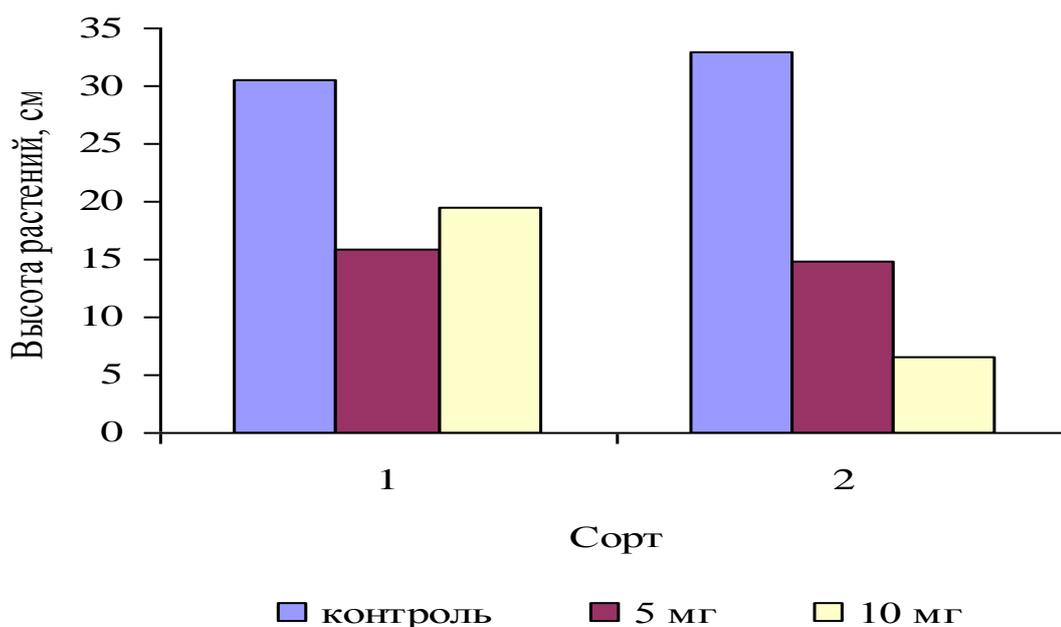


Рис. 1. Высота растений ячменя в фазу кущения: 1 - Faust I; 2 - Colsess IV.  
Fig. 1. The height of barley plants in the tillering stage: 1 - Faust I; 2 - Colsess IV.

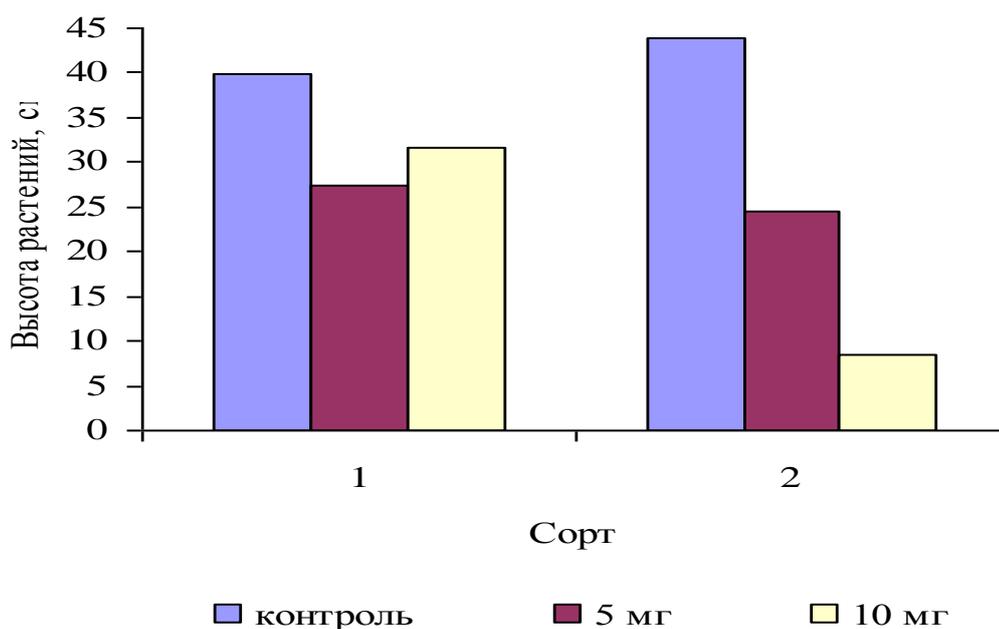


Рис. 2. Высота растений ячменя в фазу выхода в трубку: 1 - Faust I; 2 - Colsess IV.  
Fig. 2. The height of barley plants in the booting phase: 1 - Faust I; 2 - Colsess IV.

#### Элементы продуктивности.

Согласно нашим экспериментам сорта ячменя существенно различаются по реакции на токсическое действие ионов алюминия. У устойчивого сорта Faust I при концентрации 5 мг  $\text{AlCl}_3 \times 6\text{H}_2\text{O}/100$  г почвы продуктивность повышалась на 1–1,5%, а при концентрации соли 10 мг значения отдельных элементов продуктивности незначительно снижались по сравнению с контрольным вариантом. Растения образца к-9736 снижали массу зерна с главного колоса и массу 1000 зерен по сравнению с контролем в два раза при концентрации 10 мг соли алюминия (табл. 3).

Таблица 3. Влияние высокой почвенной кислотности на признаки продуктивности растений ячменя

Table 3. The effect of high soil acidity on plant productivity characters in barley

Образец	Контроль			5 мг $\text{AlCl}_3 \times 6\text{H}_2\text{O}/100$ г почвы			10 мг $\text{AlCl}_3 \times 6\text{H}_2\text{O}/100$ г почвы		
	Число зерен с гл. колоса	Масса зерна с гл. колоса, г	Масса 1000 зерен, г	Число зерен с гл. колоса	Масса зерна с гл. колоса, г	Масса 1000 зерен, г	Число зерен с гл. колоса	Масса зерна с гл. колоса, г	Масса 1000 зерен, г
Faust I	15,95	0,316	20,79	16,62	0,369	21,54	16,38	0,328	18,98
к-9736	19,93	0,322	16,34	22,18	0,301	13,41	15,20	0,155	11,05
Colsess IV	15,57	0,437	27,99	17,21	0,257	14,31	-	-	-
Himalaya	14,03	0,325	23,23	12,96	0,207	14,57	11,61	0,160	11,17
НСП <sub>05</sub>	7,82	0,064	11,14	14,64	0,458	10,63	16,64	0,532	13,05

Неустойчивый сорт Colseess IV при концентрации 5 мг  $\text{AlCl}_3 \times 6\text{H}_2\text{O}/100$  г снижал массу зерна с главного колоса и массу 1000 зерен на 41% и 49% соответственно по сравнению с контролем. Индекс продуктивности по массе 1000 зерен составил в среднем 0,51. При концентрации соли 10 мг/100 г почвы растения погибли на начальных фазах роста и не смогли сформировать урожай. Сорт Himalaya в зависимости от концентрации алюминия снижал значения всех элементов продуктивности. Так, масса зерна с главного колоса при концентрации 5 мг  $\text{AlCl}_3 \times 6\text{H}_2\text{O}/100$  г снизилась на 36% по сравнению с контролем и составила в среднем 12,9 г, при концентрации 10 мг соли алюминия – на 50,8%, что составило 11,6 г. Масса 1000 зерен снижалась на 37% и 52% соответственно с повышением концентрации алюминия. Индекс продуктивности равнялся 0,48.

Таким образом, наличие ионов алюминия в питательном субстрате существенно влияет на формирование урожая. Слабое кущение растений, уменьшение величины колоса, слабый налив зерна являются следствием токсического действия ионов алюминия на растения. Наибольшее снижение продуктивности наблюдается у неустойчивых сортов. Особенно снижаются такие элементы продуктивности как масса зерна с главного колоса и масса 1000 зерен. В условиях ионной токсичности снижается интенсивность фотосинтеза, и тормозятся процессы оттока пластических веществ из вегетативных органов в развивающиеся зерновки, и как следствие снижение общей продуктивности растений.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Токсичные ионы алюминия влияют на ростовые процессы и продуктивность на всех фазах онтогенеза растений ячменя, но в ювенильный период большее влияние оказывается на степень развития корней, чем ростка. Высокоустойчивые генотипы ячменя в начальный период развития могут существенно различаться по продуктивности на более поздних фазах онтогенеза.

Результаты, полученные в вегетационном опыте, совпадают с результатами лабораторной оценки изученных образцов [13]. Таким образом, лабораторные методы оценки достоверно характеризуют растения по уровню алюмоустойчивости. Проведенный нами эксперимент подтверждает, что растения ячменя наиболее чувствительны к токсичному действию алюминия на начальных фазах роста.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Батыгин Н.Ф. Физиологические основы селекции растений в регулируемых условиях // В кн. Физиологические основы селекции растений. СПб: ВИР, 1995. С. 554-634.
2. Климашевский Э.Л. Генетический аспект минерального питания растений // М.: Агропромиздат, 1991. 415 с.
3. Климашевский Э.Л. Физиолого-генетические основы агрохимической эффективности растений // В кн.: Физиологические основы селекции растений. СПб: ВИР, 1995. Т. 2, ч. 1. С. 97-157.
4. Косарева И.А., Давыдова Г.В., Семенова Е.В. Определение кислотоустойчивости зерновых культур. Методические указания // СПб.: ВИР, 1995. 24 с.
5. Небольсин А.Н., Небольсина З.П. Известкование почв, загрязненных тяжелыми металлами // Мат. Междунар. научно-практической конференции «Проблемы питания растений и использование удобрений в современных условиях». Минск, 2000. С. 341-346.
6. Родина Н.А., Солодянкина М.М. Влияние ионов алюминия на начальный рост корневой системы ярового ячменя // Материалы научной сессии «Научные проблемы создания новых сортов сельскохозяйственных культур, адаптированных к современным условиям производства и переработки» СПб, 21-22 июля 1998. С. 38-39.

7. Семушина Л.А., Синельникова В.Н. Методические указания по использованию вегетационного метода при изучении солеустойчивости однолетних сельскохозяйственных растений // Л.: ВИР, 1977.
8. Удовенко Г.В. Солеустойчивость культурных растений // Л.: Колос, 1977. 216 с.
9. Удовенко Г.В., Волкова А.М. Определение в раннем возрасте солеустойчивости зерновых злаков по комплексу ростовых параметров. Методические указания // СПб.: ВИР, 1993. С. 15.
10. Удовенко Г.В. Физиологические основы селекции растений // Теоретические основы селекции. Т. II. СПб., 1995. 622 с.
11. Широких И.Г., Огородникова С.Ю. Действие почвенной кислотности и алюминия на перекисное окисление липидов и содержание пластидных пигментов в листьях ячменя // Мат. Междунар. научн. конференции «Физико-химические механизмы адаптации растений к антропогенному загрязнению в условиях Крайнего севера» (7-11 июня 2009). Апатиты, Мурманская обл., 2009. С. 364-365.
12. Яковлева О.В., Капешинский А.М. Сравнение методов тестирования устойчивости растений ячменя к токсичным ионам алюминия // Мат. Междунар. научно-практической конференции «Генетические ресурсы культурных растений» (13-16 ноября 2001). СПб., 2001. С. 485-486.
13. Яковлева О.В., Капешинский А.М., Ковалева О.Н. Устойчивость культурного и дикого ячменя к действию токсичных ионов алюминия // Тр. по прикл. бот., ген. и селекции. 2009. Т. 165. С. 51-53.
14. Alam S.M. Influence of aluminum on plant growth and mineral nutrition of barley // Commun. Soil Sci. Pl. Anal. 1981. V. 12. P. 121-138.
15. Barber S.A. Influence of the plant root on ion movement in soil // In E.W. Carson (ed). The plant root and its environment. 1974. P. 525-564.
16. Foy C.D., Fleming A.L. The physiology of plant tolerance of excess available aluminum and manganese in acid soils // In: G.A. Jung (ed) Crop tolerance to suboptimal land conditions. 1978. P. 301-328.
17. Gašić O., Kastori R., Popović M. et al. Comparative study of effect of Cu on superoxide dismutase, peroxidase and glutathione-peroxidase activity and lipid peroxidation in young plants of wheat and maize // I Regional Symposium: Chemistry and the Environment, Vrnjacka Banja. 1995. P. 559-562.
18. Kastori R., Petrović M., Petrović N. Effect of excess lead, cadmium, copper and zinc on water relations in sunflower // J. Plant Nutr. 1992. V. 15. P. 2427-2439.
19. Kastori R., Plesnicar M., Sakać Z., Panković D., Arsenijević-Maksimović I. Effect of excess lead on sunflower growth and photosynthesis // J. Plant Nutr. 1998. V. 21. P. 75-85.
20. Kovacevic G., Kastori R., Merkulov Lj. Effect of excess heavy metal concentrations on leaf anatomy of wheat plants // The 11<sup>th</sup> Congress of FESPP, Varna, Bulgaria. 1998.
21. Maron L.G., Pineros M.A., Guimares C.T., Magalhaes J.V., Pleiman J.K., Mao C., Shaff J., Belicuas S.N., Kochian L.V. Two functionally distinct members of the MATE family of transporters potentially underline two major aluminum tolerance QTLs in maize // Plant J. 2010. V. 61. № 5. P. 728-40.
22. Martin J.N., Carver B.F., Hunge R.M., Cox T.S. Contributions of leaf rust resistance and awns to agronomic and grain quality performance in winter wheat // Crop. Sci. 2003. V.42. P. 1541-1546.
23. Narayanan A., Syamala R. Response of pigeonpea (*Cajanus cajan* L.) genotypes to aluminum toxicity // Indian J. Plant Physiol. 1989. V. 32. № 1. P. 17-24.
24. Petrović N., Kastori R., Rajčan I. The effect of cadmium on nitrate reductase activity in sugar beet (*Beta vulgaris*) // In: van Beusichem M.L. (Ed) Plant Nutrition, Physiology and Application. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Boston, London. 1989. P. 107-109.

25. Petrović N., Kastori R., Arsenijević-Maksimović I. Effect of cadmium and lead on the concentration of macro- and microelements in sugar beet plants // IX<sup>th</sup> International Colloquium for the Optimisation of Plant Nutrition, Prague. 1996. P. 509-514.
26. Pettersson A., Haellbom L., Bergman B. Physiological and structural responses of the cyanobacterium *Anabaena cylindrica* to aluminum // *Physiol. Plant.* 1985. V. 63. №2. P. 153-158.
27. Rigin B.V., Jakovleva O.V., Lebedeva T.V. Aluminum tolerance in a genetic collection of *Hordeum* and wheat species // *J. Appl. Genet.* V. 38B. 1997. P. 295-297.
28. Sarkunan V., Biddappa C.C., Nayak S.K. Physiology of Al toxicity in rice // *Curr. Sci.* 1984. V. 53. № 15. P. 822-824.
29. Wavare R.A., Subbalakshmi B., Mohanty P. Effect of Al on electron transport catalyzed by photosystem I and photosystem II of photosynthesis in cyanobacterium *Synechococcus cedorum* spheroplasts and *Beta vulgaris* chloroplasts // *J. Biochem. Biophys.* 1983. V. 20. № 5. P. 301-303.

УДК 633.854: 575.12: 547.962

## ПОЛИМОРФИЗМ ГОМОЛОГОВ *PPR-RFL*- ГЕНОВ В ГЕНОМЕ ПОДСОЛНЕЧНИКА<sup>1</sup>

И. Н. Анисимова<sup>2</sup>, В. А. Гаврилова<sup>2</sup>, Н. В. Алпатьева<sup>2</sup>, Д. Н. Рябова<sup>2</sup>, В. Т. Рожкова<sup>3</sup>

<sup>2</sup>Всероссийский научно-исследовательский институт растениеводства имени Н. И. Вавилова РАН, Санкт-Петербург, Россия, e-mail: [irina\\_anisimova@inbox.ru](mailto:irina_anisimova@inbox.ru)

<sup>3</sup>Кубанская опытная станция ВНИИ растениеводства им. Н. И. Вавилова, Гулькевичи, Россия

### РЕЗЮМЕ

В базе данных генома подсолнечника (Compositae Genome Project, <http://www.cgp.edu/>) идентифицированы фрагменты экспрессируемых последовательностей (EST), гомологичные известным генам восстановления фертильности пыльцы (*Rf*). Последовательности принадлежат к классу *PPR*-генов, участвующих в биогенезе органелл и содержат консервативные повторы из 35 аминокислот (*pentatricopeptide repeats*). Показано, что фрагмент экспрессируемой последовательности (EST) - QHL12D20 - содержит 3 *PPR*-мотива и включает интрон длиной около 630 пн. При обработке рестриктазой *HaeIII* амплифицированного фрагмента QHL12D20 выявлен полиморфизм спектров рестрикции, ассоциированный с признаком восстановления фертильности пыльцы. Линии ЦМС характеризуются вариантом QHL12D20\_2, тогда как вариант QHL12D20\_1 свойствен носителем доминантного (функционального) аллеля в локусе *Rf1*. Полиморфные варианты QHL12D20\_1 и QHL12D20\_2 могут быть использованы в качестве маркеров для идентификации гибридных генотипов, а также в работах по картированию.

**Ключевые слова:** подсолнечник, линии, ЦМС, восстановление фертильности пыльцы, гены, EST, полиморфизм.

## POLYMORPHISM OF THE *PPR-RFL*-GENES HOMOLOGOUS SEQUENCES IN THE SUNFLOWER GENOME<sup>1</sup>

I. N. Anisimova<sup>2</sup>, V. A. Gavrilova<sup>2</sup>, N. V. Alpatieva<sup>2</sup>, D. N. Ryabova<sup>2</sup>, V. T. Rozhkova<sup>3</sup>

<sup>2</sup>N. I. Vavilov All-Russian Research Institute of Plant Industry of RAAS, St. Petersburg, Russia, e-mail: [irina\\_anisimova@inbox.ru](mailto:irina_anisimova@inbox.ru)

<sup>3</sup>Kuban Experimental Station of the N. I. Vavilov All-Russian Research Institute of Plant Industry, Russia

<sup>1</sup> Работа выполнена при частичной финансовой поддержке РФФИ (проекты 08-4-90112-Мол\_а и № 11-04-96509-р\_юг\_ц).

## SUMMARY

The expressed sequence tags (EST) homologous to the known restoration of fertility genes (*Rf*) have been identified in sunflower genome database (Compositae Genome Project, <http://www.cgp.edu/>). They belong to the class of PPR-genes involved in the organelle biogenesis and contain conserve 35 amino acids (pentatricopeptide) repeats. The QHL12D20 EST fragment was shown to have 3 PPR-motifs and includes intron of about 630 bp length. A polymorphism associated with fertility restoration character was detected after treatment of amplified QHL12D20 fragment with restrictase *HaeIII*. CMS lines are characterized by the QHL12D20\_2 variant whereas QHL12D20\_1 variant is typical to the carriers of dominant (functional) allele in the *Rf1* locus. Polymorphic variants QHL12D20\_1 и QHL12D20\_2 can be used as markers for the identification of hybrid genotypes and studies on genome mapping.

**Key words:** sunflower, lines, CMS, pollen fertility restoration, genes, EST, polymorphism.

## ВВЕДЕНИЕ

Явление цитоплазматической мужской стерильности (ЦМС), открытое М. Родсом [29] и М.И. Хаджиновым в 1931 г., представляет наилучшую модель для изучения материнского наследования у растений. В настоящее время ЦМС описана у 150 видов [31, 3]. Различные системы ЦМС играют важную роль в семеноводстве гибридов ряда сельскохозяйственных растений (кукурузы, риса, хлопчатника, подсолнечника, овощных культур), т.к. они обеспечивают возможность контролируемого опыления материнских стерильных линий пыльцой отцовских форм и получения таким путем гибридных семян.

Фенотипы ЦМС разнообразны у различных видов и в большинстве случаев являются результатом ядерно-цитоплазматических дисфункций, обусловленных перестройками митохондриального генома в результате отдаленной (межвидовой и межродовой) гибридизации [15, 10, 11, 33]. Мужская фертильность форм с ЦМС может быть восстановлена введением в генотип ядерных генов *Rf*, необходимых для развития функционального мужского гаметофита.

У высших растений согласованная работа геномов ядра и органелл регулируется обширным классом генов, кодирующих вовлеченные в антероградную/ретроградную регуляцию белки, которые характеризуются наличием тандемно повторяющихся последовательностей из 35 аминокислотных остатков - *pentatricopeptide repeats*, *PPR* [6, 28]. У покрытосеменных растений семейство *PPR*-генов – одно из самых многочисленных. Оно насчитывает 400-600 генов, тогда в геномах других эукариотических организмов выявлено не более 10-20 [13]. К настоящему времени принадлежность генов *Rf* к семейству, кодирующему *PPR*-белки, подтверждена для петунии [9], риса [4, 24, 7], редиса [20], кукурузы [14, 35], перца чили [21], сорго [25, 22, 23]. С. Фуджи с соавторами [12] предположили, что генетические факторы восстановления фертильности пыльцы гомологичны у различных видов растений, принадлежат к классу *PPR*-генов либо сцеплены с последовательностями, богатыми *PPR*-мотивами. Авторы цитируемой работы предлагают относить их к отдельному подсемейству *PPR-RFL* (*PPR-Restorer-of-Fertility-Like*) генов. Отличительной чертой *PPR-RFL*-генов высших растений является кластерная организация в геноме и уникальный характер дивергенции *PPR*-мотивов. Показано, что эффекты большинства генов *Rf* проявляются на уровне процессинга мРНК или трансляции [30]. Можно полагать, что изменчивость нуклеотидных последовательностей *PPR-RFL* генов является источником разнообразия аллелей, продукты которых способны к специфическому взаимодействию с продуктами экспрессии ассоциированных с фенотипом ЦМС генов митохондрий.

У подсолнечника (*Helianthus annuus* L.) описано 72 источника ЦМС. Все они получены на основе межвидовой гибридизации. Наиболее широко в селекции используется источник ЦМС РЕТ1, полученный П. Леклерком [26] в результате межвидового скрещивания *H. petiolaris* Nutt. и *H. annuus*. Согласно результатам классического анализа, для восстановления фертильности различных типов ЦМС необходимы различные гены *Rf*.

Молекулярные исследования выявили, что мужская стерильность многих типов ЦМС подсолнечника связана с экспрессией локализованной в митохондриальном геноме новой открытой рамки считывания, *orfH522*, ко-транскрибируемой с геном *atp1*. На основе данных о молекулярном разнообразии мтДНК различных источников ЦМС подсолнечника [16] разработаны диагностические ПЦР маркеры для идентификации типа цитоплазмона [32]. По различным данным, для восстановления фертильности пыльцы форм подсолнечника с ЦМС РЕТ1 необходимо от одного до четырех генов *Rf*. Присутствие в генотипе генов *Rf1* и *Rf2* считается обязательным. Ген *Rf1* локализован в группе сцепления 13 интегрированной генетической карты подсолнечника и слабо сцеплен с локусом *P15/P18*, определяющим устойчивость к ложной мучнистой росе [36]. К настоящему времени установлена хромосомная локализация 5 генов, восстанавливающих мужскую фертильность подсолнечника на фоне различных типов цитоплазмона [27].

Известно, что у различных видов растений гены *Rf* распределены по геному либо локализованы в одной хромосоме, но характеризуются множественным аллелизмом [19]. Для выяснения природы генов *Rf* использовались методы позиционного клонирования на основе разработанных маркерных систем. Однако до настоящего времени, несмотря на разнообразие описанных систем ЦМС-*Rf* гены восстановления фертильности изолированы и охарактеризованы на молекулярном уровне лишь для небольшого числа видов. Так, у подсолнечника известно местоположение на молекулярно-генетической карте локуса *Rf1*, ответственного за восстановление фертильности форм с ЦМС РЕТ1. Р. Хорн и С. Хамрит [18] использовали для позиционного клонирования последовательностей локуса *Rf1* сцепленные с ним SCAR и AFLP маркеры. Тем не менее, попытки авторов клонировать связанные с этим локусом геномные последовательности не увенчались успехом.

Метод идентификации генов, выполняющих в разных организмах сходные функции, путем поиска гомологов в базе данных нуклеотидных последовательностей широко используется в исследованиях геномов высших растений. Особенно эффективным оказался данный подход при использовании в качестве источников информации баз данных экспрессируемых последовательностей (EST). Для идентификации и картирования генов, нуклеотидные последовательности которых различаются у генотипов с различным проявлением кодируемых ими признаков, на основе EST могут быть разработаны функциональные маркеры. В работах [37, 34, 27] идентифицированы последовательности EST подсолнечника и хлопчатника, гомологичные клонированному и секвенированному гену восстановления фертильности петунии. На основе последовательностей, гомологичных гену восстановления фертильности пыльцы петунии, авторы разработали TRAP-маркеры, однако связать выявленный полиморфизм с функциональным состоянием локуса *Rf1*, а также картировать идентифицированные фрагменты им не удалось, что, по-видимому, объясняется доминантным характером наследования данного типа маркеров, а также невысоким уровнем их специфичности. Тем не менее, один из TRAP-маркеров, созданный на основе EST QHL12D20, ко-расщеплялся с признаком восстановления фертильности пыльцы форм с ЦМС РЕТ1, детерминируемым геном *Rf1*, и был успешно использован в экспериментах по маркер-вспомогательной селекции для отбора предполагаемых носителей рецессивного гена *rf1* из расщепляющейся гибридной популяции [37]. Цель настоящего исследования - выявить в генофонде подсолнечника и описать полиморфизм последовательностей *PPR-RFL*, гомологичных известным генам *Rf* других видов.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материал исследования включал 40 образцов подсолнечника из коллекции ВИР, среди них – 5 стерильных (А) линий на основе ЦМС РЕТ1, 2 линии закрепители стерильности (Б формы) и 8 линий, закрепляющих стерильность в скрещиваниях со стерильными (ЦМС РЕТ1) линиями; 18 линий, восстанавливающих фертильность форм с ЦМС РЕТ1 в тест-скрещиваниях с линиями ЦМС, образцы диких видов *H. argophyllus* T.& G., *H. mollis* Lam., а

также 4 интрогрессивных линии, выделенные из межвидовых гибридов от скрещиваний ЦМС линии НА232 с многолетними дикими видами рода *Helianthus*. Кроме того, в исследовании были включены родительские формы гибрида Махаон 40 – материнская линия ЦМС АМ40 и отцовская линия-восстановитель RM08, семена которых были любезно предоставлены Н.И. Бенко (фирма Агроплазма). Геномную ДНК выделяли из этиолированных семядолей 5-ти дневных проростков модифицированным СТАБ методом [1]. Последовательности праймеров для амплификации SCAR-маркера HRG02, сцепленного с геном *Rf1*, и STS-маркера абберрантного митохондриального гена *orfH522*, ассоциированного с ЦМС РЕТ1, указаны в таблице 1. ПЦР проводили при условиях, рекомендованных авторами праймеров [17, 32], с нашими модификациями. Рестрикционный анализ амплифицированных последовательностей осуществляли по протоколам фирмы-производителя (Fermentas, Литва).

Таблица 1. Характеристика праймеров  
Table 1. Characteristics of primers

Наименование праймера	Последовательность праймеров (5' → 3') и ориентация	T <sub>m</sub>	Ожидаемый размер продукта ПЦР, пн	Наблюдаемый размер продукта ПЦР, пн
orfH522	TGCCTCAACTGGATAAATTTCAC (прямой)	60° C	516	516, 530, 540
HRG02	ACCGTTCTCTCACGAGTTGAAG (обратный)	59° C		
QHL12D20	AAACGTGGGAGAGAGGTGG (прямой)	59° C	540	1140
QHL12D20b	AAACGTGGGCTGAAGAACTA (обратный)	59° C		
QHB28C23	GTAAGCAACCCGAGAAAGCA (прямой)	59° C	462	462
QHA7J09	AGTTTCCGGTTTTCCCGTAT (обратный)	59° C	354	354
QHB34C08	TGGCCTCACAAGGAATCAAG (прямой)	59° C	459	459
	AGGTTGAATTCCCGCACTAA (обратный)			
	AGAAAGCCGAAGCACTTTTG (прямой)			
	TAATAGTTGGCGACCCGTTT (обратный)			
	AGAAAGCCGAAGCACTTTTG (прямой)			
	CATCTTCTTCAGCATGATCCA (обратный)			
	AGAAAGCCGAAGCACTTTTG (прямой)			
	TAGTTGACGACCCGTTTCCT (обратный)			

Фрагменты экспрессируемых последовательностей (EST) были получены в рамках проекта по секвенированию генома сложноцветных (Compositae Genome Project, <http://www.cgp.edu/>). EST, гомологичные генам восстановления фертильности пыльцы, были идентифицированы в работах Б. Ю с соавторами [37] и Ж. Лью [27]. Отбор последовательностей был проведен из биоинформационной базы данных Национального Центра Биотехнологической Информации ([www.ncbi.nlm.nih.gov](http://www.ncbi.nlm.nih.gov)). Поиск гомологов генов *Rf* и PPR-мотивов осуществляли в поисковой системе BLAST (Basic Local Alignment Search Tool (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/blast/>)). Полученные последовательности были транслированы в аминокислотные с помощью программы ExPASy Биоинформационного Ресурсного портала (<http://web.expasy.org>) с учетом имеющихся в базе данных центра NCBI уже известных и предсказанных белковых последовательностей других видов растений. Выравнивание предсказанных аминокислотных последовательностей выполнено в программе ClustalW2 (<http://www.ebi.ac.uk/Tools/msa/clustalw2/>). Все аминокислотные последовательности проверялись на наличие известных белковых мотивов в программе MOTIF Search на сайте <http://www.genome.jp/tools/motif/> с помощью баз данных и поисковых систем Pfam и ProDom. Построение филогенетических деревьев осуществлено в программе MEGA version 5.05 методом невзвешенного попарного среднего (UPGMA).

Дизайн праймеров, комплементарных последовательностям EST – предполагаемым гомологам генов *Rf*, осуществлен с помощью программы Primer3Plus (<http://www.bioinformatics.nl/>). Условия для амплификации фрагментов PPR-последовательностей подобраны опытным путем. Амплифицированные фрагменты были клонированы в векторе pAL-TA Vector (EVROGEN). Очистку ПЦР-продуктов из амплификационной смеси проводили в 1% агарозном геле. Лигирование вектора со вставкой проводили согласно протоколу, рекомендованного фирмой Евроген (<http://evrogen.ru/kit-user-manuals/pAL-TA.pdf>). Для трансформации использовали штамм DH5L *E. coli*. Отбор клонов проводили при помощи ПЦР с праймерами M13. Продукты ПЦР разделяли электрофорезом в 1% агарозном геле и отбирали клоны со вставкой нужного размера. Секвенирование проводили по методике, рекомендованной фирмой Beckman Coulter (<http://www.beckmancoulter.com>), на секвенаторе SEQ 8000. Выравнивание полученных последовательностей и их анализ проводили с помощью программы MEGA version 4 (Tamura, Dudley, Nei, and Kumar 2007).

Электрофорез амплифицированных фрагментов проводили в 1,8%-ном агарозном геле в 1xTBE и окрашивали бромистым этидием. В качестве маркеров молекулярного веса использовали EZ Load 100 bp PCR Molecular Ruler (Bio-Rad), 100 bp DNA Ladder (Fermentas) и M100bp DNA Ladder (Dialat). Все эксперименты выполнены в 2-4-х повторностях.

Реактивы для ПЦР были получены от фирмы Диалат (<http://www.dialat.ru>). Прочие расходные материалы для проведения ПЦР и электрофореза были предоставлены фирмой Хеликон (<http://www.helicon.ru>). Праймеры были синтезированы ЗАО Евроген (г. Москва) и ООО «Бигль» (Санкт-Петербург).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Из биоинформационной базы данных Национального Центра Биотехнологической Информации были отобраны 16 фрагментов экспрессируемых последовательностей (EST), идентифицированные Ж. Лью [27]. Среди них 12 EST получены из РНК *H. annuus*, 3 - из *H. paradoxus* Neiser и одна - относится к гену восстановления фертильности *Petunia × hybrida* L. (табл. 2). После выравнивания аминокислотных последовательностей в программе ClustalW2 обнаружено попарное сходство EST QNB28C23 и QNB34C08; QNB23B06 и QNA13O21. Оно подтверждается близостью ветвей, отражающих данные EST, на филогенетическом дереве, построенном методом невзвешенного попарного среднего (UPGMA) (рис.1). В большей части анализируемых последовательностей было обнаружено от 1 до 5 пентатрикопептидных мотивов (PRR\_1). Поисковая система Pfam для идентификации ППР в заданных последовательностях использует следующий аминокислотный повтор: GlkPdvvTYNtLldGICraGrvdeAvelldMe (прописными буквами выделены наиболее значимые аминокислоты мотива). Оказалось, что в последовательностях подсолнечника могут иметь место не все, даже наиболее значимые аминокислоты, идентифицированные поисковой системой как PPR-мотивы. Вероятно, это объясняется разнообразием PPR-мотивов. По-видимому, основное значение для функции белковой молекулы имеет вторичная структура, а аминокислоты, входящие в состав повтора, могут различаться. Мы обнаружили большее сходство PRR-повторов в пределах отдельной молекулы, чем при сравнении молекул различных образцов. В нескольких последовательностях (QNE11J23, QNK11F05 и QNB18I19) PRR-повторы не обнаружены, однако при выравнивании в части из них могут быть обнаружены некоторые наиболее значимые для идентификации PRR-мотивов аминокислоты.

Аминокислотная последовательность гена *Rf1 Petunia × hybrida*, кроме PRR-повторов, содержала также 3 участка, идентифицированных с помощью системы поиска Pfam как мотивы восстановления фертильности. Все 3 участка не перекрывались с PRR-повторами,

Таблица 2. Характеристика фрагментов экспрессируемых последовательностей (EST), содержащих PPR-мотивы  
 Table 2. Characteristics of expressed sequence tags (EST) containing PPR-motifs

Идентификационный номер экспрессируемой последовательности в базе данных Compositae Genome Project Database ( <a href="http://cgpdb.ucdavis.edu/">http://cgpdb.ucdavis.edu/</a> )	Размер, пп	Видовая принадлежность	Наличие мотивов белковых семейств по базам данных ProDom and Pfam	Сходство транслированной последовательности с белками других видов растений базы данных.ncbi и UniGene (указаны белки, сходство которых с данной последовательностью оказалось максимальным и с известной функцией)
QNB28C23	501	<i>H. annuus</i>	PPR-мотивы, серин/треонин протеинкиназы, митохондриальная АТФаза	с PPR-содержащим белком <i>A.thaliana</i> NP_197945.2
QNB34C08	516	<i>H. annuus</i>	PPR-мотив	с PPR-содержащим белком <i>A.thaliana</i> NP_197945.2
QNN9A16	297	<i>H. annuus</i>	PPR-мотивы, Р-субъединица рибонуклеазы митохондрий	с PPR-содержащим белком <i>A.thaliana</i> NM106030.1
QNL12D20	570	<i>H.paradoxus</i>	PPR-мотивы, митохондриальный белок субъединицы 28S рибосомы	с PPR-содержащим белком <i>A.thaliana</i> NM124250
QNB23B06	407	<i>H. annuus</i>	PPR-мотив	с PPR-содержащим белком <i>A.thaliana</i>
QNE11J23	694	<i>H. annuus</i>	Отдельные аминокислоты мотива	с PPR-содержащим белком <i>A.thaliana</i>
QNE22E11	416	<i>H. annuus</i>	PPR-мотивы, митохондриальный белок субъединицы 28S рибосомы	с белком, содержащим пренилтрансферазный домен <i>O.sativa</i> NP_001045088.1
QNG11C10	717	<i>H. annuus</i>	PPR-мотивы, Р-субъединица рибонуклеазы митохондрий	с PPR-содержащим белком <i>A.thaliana</i>
QNI7L19	435	<i>H. annuus</i>	PPR-мотив	с PPR-содержащим белком <i>A.thaliana</i> NM121534.2
QNK11F05	442	<i>H. paradoxus</i>	Отдельные аминокислоты мотива	с PPR-содержащим белком <i>A.thaliana</i> NM115230.2
QNK7E07	314	<i>H.paradoxus</i>	PPR-мотивы	с PPR-содержащими белками <i>Ricinus communis</i> XM002511526.1 и <i>A.thaliana</i> NM106117.1
QNA13O21	484	<i>H. annuus</i>	PPR-мотивы	с PPR-содержащим белком <i>A.thaliana</i>

Идентификационный номер экспрессируемой последовательности в базе данных Compositae Genome Project Database ( <a href="http://cgpdb.ucdavis.edu/">http://cgpdb.ucdavis.edu/</a> )	Размер, пп	Видовая принадлежность	Наличие мотивов белковых семейств по базам данных ProDom and Pfam	Сходство транслированной последовательности с белками других видов растений базы данных.ncbi и UniGene (указаны белки, сходство которых с данной последовательностью оказалось максимальным и с известной функцией)
QNB10O15	214	<i>H. annuus</i>	PPR- мотивы, митохондриальный белок субъединицы 28S рибосомы	с глюкозо-6-фосфатным транслокатором <i>A.thaliana</i> NP_851138.1 и триозо-фосфатным транслокатором <i>C.reinhardtii</i>
QNB20M13	475	<i>H. annuus</i>	PPR- мотивы, митохондриальный белок субъединицы 28S рибосомы	с предсказанным белком <i>P.trichocarpa</i> XP_002309609.1
QNB18I19	638	<i>H. annuus</i>	Повторы, богатые лецином	с белком устойчивости nbs-lrr <i>P.trichocarpa</i> XM002301167.1; предполагаемым белком устойчивости к болезням of <i>A.thaliana</i> AY050794
AY102719	4647	<i>Petunia × hybrida</i>	Восстановитель фертильности, PPR- мотивы	с PPR-содержащим белком <i>Capsicum annuum</i> GQ365708.1; геном rpf1 <i>A.thaliana</i> FM211275.1

поэтому можно предположить, что они несут отдельную функцию. Мотивов восстановления фертильности в изученных последовательностях подсолнечника не обнаружено.

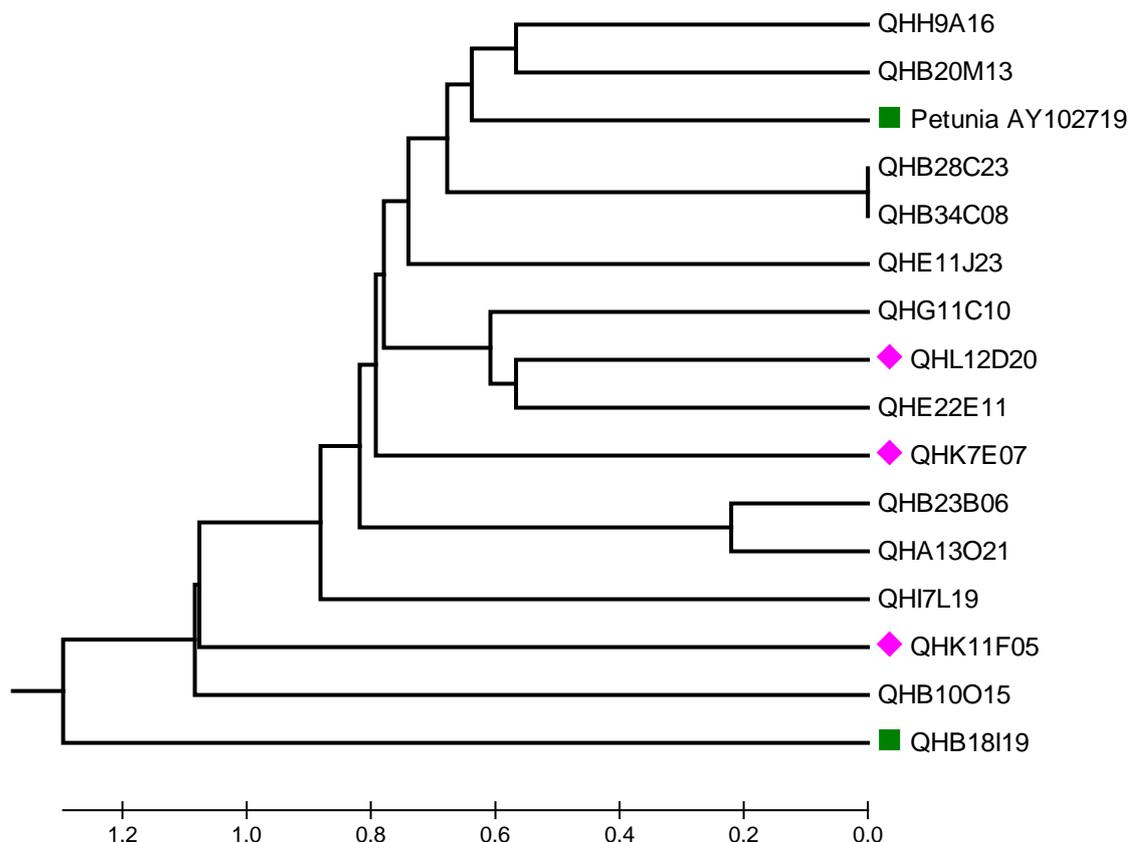


Рис. 1. Филогенетическое дерево, построенное на основании предсказанных аминокислотных последовательностей EST из базы данных NCBI методом UPGMA. Квадратами обозначены восстанавливающая фертильность последовательность петунии и последовательность подсолнечника QHB18I19, содержащая область лейцин-обогащенного повторяющегося мотива и имеющая гомологию с белками резистентности *A.thaliana* и *P.trichocarpa* к болезням. Ромбиками помечены предсказанные аминокислотные последовательности *Helianthus paradoxus* в отличие от остальных последовательностей *H.annuus*.

Fig. 1. Phylogenetic tree constructed using UPGMA method on the basis of the EST predicted amino acid sequences extracted from the NCBI database. The squares designate restoration of fertility sequence of petunia and the sunflower sequence QHB18I19 containing leucine-rich motif and homologous to *A. thaliana* and *P. trichocarpa* disease resistance proteins. Diamonds indicate *H. paradoxus* predicted amino acid sequences as opposed to other *H. annuus* sequences.

В последовательности QHB18I19, имеющей сходство с генами устойчивости к болезням *Populus trichocarpa* и *Arabidopsis thaliana*, PRR-повторы не обнаружены, но идентифицированы лейциновые повторы. В последовательности QHB10O15 не найдено каких-либо узнаваемых мотивов, но обнаружено сходство с мембранными белками - триозо-фосфатным транслокатором. В нескольких последовательностях обнаружены участки митохондриальных генов АТФазы и Р-субъединицы рибонуклеазы. На филогенетическом дереве (рис.1) ветви, отражающие последовательности QHB18I19 и QHB10O15, находятся на большем расстоянии от других последовательностей, что предполагает меньшую с ними гомологию.

При анализе генетического сходства образцов, выделенных из разных видов подсолнечника (*H. annuus* и *H. paradoxus*) и разных линий-восстановителей фертильности пыльцы (RHA280 и RHA801) обнаружено, что ветви, относящиеся к одному и тому же виду/генотипу не образуют отдельных кластеров на филогенетическом дереве. Это позволяет предположить наличие отдельных последовательностей *PPR*-генов, гомологичных для разных видов/генотипов.

Для более детальной идентификации последовательностей, предположительно соответствующих генам восстановления фертильности подсолнечника, были сконструированы специфичные праймеры, комплементарные фрагментам QHL12D20, QHB28C23, QHA7J09, QHB34C08 и с их помощью выполнен ПЦР анализ 19 генотипов, различавшихся по аллельному состоянию локуса *Rf1* (рис.2). Фрагменты, синтезированные с помощью различных праймеров, различались по размеру, однако отличий по длине фрагментов между генотипами не выявлено. Затем были клонированы и секвенированы фрагменты, синтезированные с праймерами QHB28C23 и QHL12D20 на ДНК 5 генотипов, различавшихся по аллельному состоянию локуса *Rf1*. В результате сравнительного анализа в последовательностях QHB28C23 и QHL12D20 было выявлено соответственно 2 и 3 *PPR*-мотива, позиции которых совпали с позициями *PPR*-мотивов гена *Rf1 Petunia × hybrida*. На этом основании клонированные и секвенированные фрагменты генома подсолнечника были отнесены к классу *PPR-RFL* генов [1].

В последовательности QHL12D20 обнаружен интрон. Он имеет длину примерно 600 пн и локализован между вторым и третьим *PPR*-мотивами. Длина фрагмента, синтезированного с помощью праймера QHL12D20, оказалась слишком велика (примерно 1180 пн), и нам не удалось секвенировать его интронную часть полностью. Для уточнения полной нуклеотидной последовательности геномного фрагмента QHL12D20 были сконструированы праймеры QHL12D20b (табл. 1), с помощью которых была амплифицирована преимущественно интронная часть гена. У линий ВИР 740 и ВИР 109А (ЦМС РЕТ1), различающихся по аллельному состоянию локуса *Rf1*, с помощью праймеров QHL12D20b были амплифицированы фрагменты длиной около 865 пн. После клонирования и секвенирования выделенных ампликонов было обнаружено, что у линии ВИР 740, восстанавливающей фертильность пыльцы в тест-скрещиваниях с линиями на основе ЦМС РЕТ1 (предположительно обладающей геном *Rf1*), длина интрона составляет 626 пн. Интрон линии ВИР 109А РЕТ1 (с нефункциональным геном *rf1*) имеет длину 634 пн. Общая длина фрагмента, амплифицированного с парой праймеров QHL12D20, составила 1178 пн у генотипа ВИР109А, гомозиготного по рецессивному аллелю *rf1*, и 1170 пн у носителя доминантного аллеля *Rf1* – линии ВИР740. В структуре экзона последовательности QHL12D20 были обнаружены три нуклеотидные замены - С на Т, С на А и Т на С, которые отличали генотипы *Rf1Rf1* и *rf1rf1*). С помощью рестриктазы *HaeIII* выявлен аллельный полиморфизм нуклеотидных последовательностей фрагментов QHL12D20. Ампликоны QHL12D20 стерильной линии ВИР 109А (генотип *rf1rf1*) характеризовались присутствием трех сайтов узнавания рестриктазой *HaeIII* и расщеплялись в сайтах GGCC на четыре фрагмента размером примерно 110, 150, 360 и 610 пн. В последовательностях ампликонов QHL12D20 линии-восстановителя фертильности пыльцы ВИР 740 (генотип *Rf1Rf1*) выявлено четыре сайта узнавания рестриктазой *HaeIII*. Соответственно, при обработке рестриктазой ампликоны QHL12D20 линии ВИР 740 расщеплялись на пять фрагментов размером около 110, 150, 210, 360 и 400 пн (рис. 3А). Отличия последовательностей двух генотипов были обусловлены заменой нуклеотида С на Т в позиции 466 у линии ВИР 109А РЕТ1. Кроме того, изученные фрагменты различались вставками/делециями из 8 и 9 нуклеотидов и числом микросателлитных повторов (ТА) в области интрона. Вариант последовательности QHL12D20, характерный для носителей доминантного аллеля в локусе *Rf1*,

QHL12D20.yg.ab1 CF081137	1	CGGGGTAAGC	AACCCGAGAA	AGCACATT-C	GTTATTTCAA	GATATGAT-T	GATGAAGGTT	58
VIR 109 (rflrf1)	1	---GTAAGC	AACCCGAGAA	AGCACATCGC	GTTATCTCAA	GATATGAT-C	GACGAAGGTC	55
VIR 740 (Rf1Rf1)	1	---GTAAGC	AACCCGAGAA	AGCACATT-C	GTTATTTCAA	GATATGATTC	GATGAAGGTT	55
QHL12D20.yg.ab1 CF081137	59	GTATTGTGAA	CCAA-GAATC	CTACACTGCT	CTTCTTTCTG	CTTACAGTC-	GAAGTGGCCT	116
VIR 109 (rflrf1)	56	GTATTGTGAA	CCAAAGAATC	CTACACTGCT	CTTCTTTCTG	CTCACAGTCC	GAAGTGGCCT	115
VIR 740 (Rf1Rf1)	56	GTATTGTGAA	CCAA-GAATC	CTACACTGCT	CTTCTTTCTG	CTTACAGTC-	GAAGTGGCCT	113
QHL12D20.yg.ab1 CF081137	117	GTTTAGAAAA	GCGTTTTCAA	TACTCGACGA	AATGAGGAAC	ACTCCTAACT	GCCACCCTGA	176
VIR 109 (rflrf1)	116	GTTTAGAAAA	GCGTTTTCAA	TACTCGACGA	AATGAGGAAC	ACTCCTAACT	GCCACCCTGA	175
VIR 740 (Rf1Rf1)	114	GTTTAGAAAA	GCGTTTTCAA	TACTCGACGA	AATGAGGAAC	ACTCCTAACT	GCCACCCTGA	173
QHL12D20.yg.ab1 CF081137	177	TGTTTACACG	TATTCAACTC	TTATAAAATC	ATGTCTTCAT	TTTCATGAAT	TTGAGAAAGT	236
VIR 109 (rflrf1)	176	TGTTTACACG	TATTCAACTC	TTATAAAATC	ATGTCTTCAT	TTTCATGAAT	TTGAGAAAGT	235
VIR 740 (Rf1Rf1)	174	TGTTTACACG	TATTCAATTC	TTATAAAATC	GTGTCTTCAT	TTTCATGAAT	TTGATAAAGC	233
QHL12D20.yg.ab1 CF081137	237	GC-AATCTTT	GCTTTCGGAG	-ATGGCCTCA	CAAGGAATCA	A-GCCCAATA	CGGTTACTTA	293
VIR 109 (rflrf1)	236	CG-AATCTTT	GCTTTCGGAG	-ATGGCCTCA	CAAGGAATCA	ATGCCCAATA	CGGTTACTTA	293
VIR 740 (Rf1Rf1)	234	TGCAATCTTT	GCTTTCGGAG	TATGGCCTCA	CAAGGAATCA	A-GCCCAATA	CGGTTACTTA	292
QHL12D20.yg.ab1 CF081137	294	TAAT-ACCCT	TATTGATGCA	TATGGGAAAG	CAAAAA----	-----	-----	328
VIR 109 (rflrf1)	294	TAAT-ACCCT	TATTGATGCA	TATGGGAAAG	CAAAAAaggta	acttttccac	tcgtatatat	352
VIR 740 (Rf1Rf1)	293	TAAT-ACCCT	TATTGATGCA	TATGGGAAAG	CAAAAAaggta	acttttccac	tcgtatatat	351
QHL12D20.yg.ab1 CF081137	328	-----	-----	-----	-----	-----	-----	328
VIR 109 (rflrf1)	353	a-----t	ttttaggagt	gttggtatgt	ggaagtaaag	gtgtcagttt	tattattttt	404
VIR 740 (Rf1Rf1)	352	atataatat	ttttaggagt	gttggtatgt	ggaagtaaag	gtgtcagttt	tattattttt	411
QHL12D20.yg.ab1 CF081137	328	-----	-----	-----	-----	-----	-----	328
VIR 109 (rflrf1)	405	aatcttttaa	tccttaccca	aaaaataaag	agtaaaatgg	catttcgtcc	atgaggtttg	464
VIR 740 (Rf1Rf1)	412	aatcttt---	-----accca	aaaaataaag	agtaaaatgg	catttcgtcc	atgaggtttg	463
QHL12D20.yg.ab1 CF081137	328	-----	-----	-----	-----	-----	-----	328
VIR 109 (rflrf1)	465	gctggttttg	cggctttcgt	ccaaagggtt	gtttttccgc	atctggatcc	aaaagggtttg	524
VIR 740 (Rf1Rf1)	464	gcggtttttg	tgactttcgt	ccaaatgttt	gtttttccat	atctggatcc	aaaatgtttg	523
QHL12D20.yg.ab1 CF081137	328	-----	-----	-----	-----	-----	-----	328
VIR 109 (rflrf1)	525	aaatcttgcc	attttcatcc	ggcttggttaa	ctccatccgt	ttttctctgt	taagtcaggg	584
VIR 740 (Rf1Rf1)	524	aaatcttgcc	attttcatcc	ggcttggttaa	ctccatccgt	ttttctctgt	tatgtcaggg	583
QHL12D20.yg.ab1 CF081137	328	-----	-----	-----	-----	-----	-----	328
VIR 109 (rflrf1)	585	gtattttcgt	cttttttgtt	aacttaaagg	gcaattcg-t	tttttgaata	ctgttacatt	643
VIR 740 (Rf1Rf1)	584	gtattttcgt	cttttttgtt	aacttaaagg	gcaattcggg	tttttgaata	ctgttacatt	643
QHL12D20.yg.ab1 CF081137	328	-----	-----	-----	-----	-----	-----	328
VIR 109 (rflrf1)	644	atgcgaaatg	ctgttacaca	aagtgaaaaa	gaccgaatg	ctttttaaagc	taacaaaaaa	703
VIR 740 (Rf1Rf1)	644	atgcgaaatg	ctgttacacg	aagtgaaaaa	gaccgaatg	ctctttaaag	tgacaaaaa-	702
QHL12D20.yg.ab1 CF081137	328	-----	-----	-----	-----	-----	-----	328
VIR 109 (rflrf1)	704	gacaaaaata	ccccttgctt	aacgtaggaa	aaaatggatg	gagtcgacaa	gccggatgaa	763
VIR 740 (Rf1Rf1)	702	-----ta	ccccttactt	aacgtagaaa	aaaatggatg	gagttaacga	gccggatgaa	754
QHL12D20.yg.ab1 CF081137	328	-----	-----	-----	-----	-----	-----	328
VIR 109 (rflrf1)	764	aatgacaaga	tttogaacct	tttggatcca	gatgcagaaa	aacaaatctt	tgacagaaaa	823
VIR 740 (Rf1Rf1)	755	natgacaaga	tttogaacct	tttggatceta	gatgcagaaa	aacaaacctt	tgacagaaaa	814
QHL12D20.yg.ab1 CF081137	328	-----	-----	-----	-----	-----	-----	328
VIR 109 (rflrf1)	824	ttgcaaaact	ggccaaacct	cagggacgga	aatgacattt	tactctttaa	ataataatg	883
VIR 740 (Rf1Rf1)	815	ttgcaaaact	ggccaaacct	cagggacgga	aatgacattt	tactctttaa	ataataatg	874
QHL12D20.yg.ab1 CF081137	328	-----	-----	-----	-----	-----	-----	328
VIR 109 (rflrf1)	884	gaagttggaa	ctaatagacc	attgaacaac	gctatgtgta	actaacaat	-attgttcgt	942
VIR 740 (Rf1Rf1)	875	gaagttggaa	ctaatagacc	attgaacaac	gccatgtgta	actaacaat	tattgttcnt	934
QHL12D20.yg.ab1 CF081137	328	-----	-----	GATTTGTGGA	CATGGAATCA	ACACTCGTGG	AAATGCTCCG	368
VIR 109 (rflrf1)	943	gttattaact	tttgtcaaca	GATTTGTGGA	CATGGAATCA	ACACTCGTAG	AAATGCTCCG	1002
VIR 740 (Rf1Rf1)	935	gttattaact	tatgtcaaca	GATTTGTGGA	CATGGAATCA	ACACTCGTGG	AAATGCTCCG	994
QHL12D20.yg.ab1 CF081137	369	ACAAAGGGAA	TGCAAGCCCG	ATGTATGGAC	CATGAATCA	ACGTTAAGAG	CGTTTGGTGG	428
VIR 109 (rflrf1)	1003	ACAAAGGGAA	TGCAAGCCCG	ATGTATGGAC	CATGAATCA	ACGTTACGAG	CGTTTGGTGG	1062
VIR 740 (Rf1Rf1)	995	ACAAAGGGAA	TGCAAGCCCG	ATGTATGGAC	CATGAATCA	ACGTTAAGAG	CGTTTGGCGG	1054
QHL12D20.yg.ab1 CF081137	429	CAGTGGGCAA	ATAGAAACAA	TGGA AAAATG	CTACGAGAAG	TTTCTTAGTG	CGGGAATTCA	488
VIR 109 (rflrf1)	1063	CAGTGGGCAA	ATAGAAACGA	TGGA AAAATG	CTACGAGAAG	TTTCTTAGTG	CGGGAATTCA	1122
VIR 740 (Rf1Rf1)	1055	CAGTGGGCAA	ATAGAAACGA	TGGA AAAATG	CTACGAGAAG	TTTCTTAGTG	CGGGAATTCA	1114
QHL12D20.yg.ab1 CF081137	489	ACCTAATGTT	AAAACCTTCT	ATATACTCTT	GGATTCATAC	GGGAAAACCG	GAAACTATAA	548
VIR 109 (rflrf1)	1123	ACCTAATGTT	AAAACCTTCA	ATATACTCTT	GGATTCATAC	GGGAAAACCG	GAAACT----	1178
VIR 740 (Rf1Rf1)	1115	ACCTAATGTT	AGAACCTTCA	ATATACTCTT	GGATTCATAC	GGGAAAACCG	GAAACT----	1170
QHL12D20.yg.ab1 CF081137	549	AAAGATGAGT	GCTGTTATGG	A 569				
VIR 109 (rflrf1)	1178	-----	-----	- 1178				
VIR 740 (Rf1Rf1)	1170	-----	-----	- 1170				

Рис. 2. Выравнивание нуклеотидных последовательностей ампликонов, полученных с помощью праймера QHL ДНК стерильной линии ВИР109А (генотип *rf1rf1*), линии ВИР740, предположительно обладающей геном *Rf1* и фрагмента экспрессируемой последовательности QHL12D20(www.ncbi.nlm.nih.gov). Прописными буквами обозначен интрон, стрелками - прямой и обратный праймеры, звездочкой - сайты расщепления рестриктазой *HaeIII* (GGCC).

Fig. 2. Alignment of nucleotide sequence of amplicons obtained with primer QHL12D20 on the DNA of the line VIR109A PET1 (genotype *rf1rf1*), restorer line VIR740 presumably possessing *Rf1* gene and QHL12D20 fragment (www.ncbi.nlm.nih.gov). Lower case characters represent intron, arrows indicate forward and reverse primers, asterisks designate *HaeIII* (GGCC) restriction sites.

обозначен QHL12D20\_1, а вариант, выявленный у стерильной линии - QHL12D20\_2. При обработке рестриктазой *MspI* также выявлено два типа ампликонов QHL12D20, объединявших носителей рецессивной и доминантной аллелей *Rf1* (рис. 3Б).

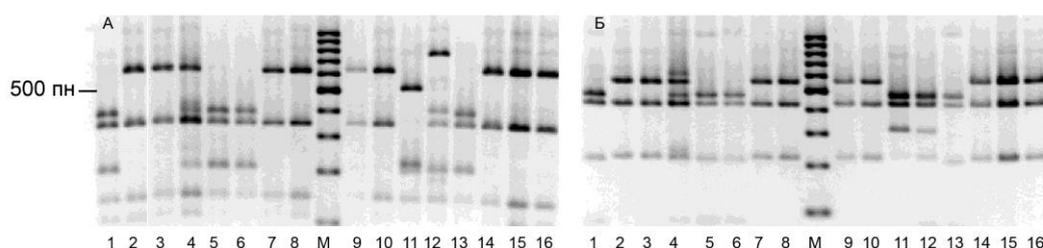


Рис. 3. Электрофореграммы фрагментов, полученных после обработки рестриктазами *HaeIII* (А) и *MspI* (Б) продуктов, амплифицированных на ДНК различных генотипов с использованием пары праймеров QHL12D20; 1 – ВИР635, 2 – ВИР116А (РЕТ1), 3 – ВИР109А (РЕТ1), 4 – ВИР364, 5 – ВИР740, 6 – ВИР558, 7 – ВИР700, 8 – ВИР366, 9 – ВИР130А (РЕТ1), 10 – ИЛ (НА232 × *H. angustifolius*), 11 – *H. argophyllus*, 12 – *H. mollis*, 13 – RM02, 14 – AM08, 15 – AM40, 16 – RIL80, 16 – RIL228.

Fig. 3. Electrophoretic patterns of *HaeIII*(А) and *MspI* (Б) restriction fragments of the PCR products amplified with the primer pair QHL12D20 on DNA of different genotypes; 1 – VIR635, 2 – VIR116A (PET1), 3 – VIR109A (PET1), 4 – VIR364, 5 – VIR740, 6 – VIR558, 7 – VIR700, 8 – VIR366, 9 – VIR130A (PET1), 10 – introgressive line(NA232 × *H. angustifolius*), 11 – *H. argophyllus*, 12 – *H. mollis*, 13 – RM02, 14 – AM08, 15 – AM40, 16 – RIL80, 16 – RIL228.

Для изучения взаимосвязи между нуклеотидным полиморфизмом геномного фрагмента QHL12D20 и аллельным состоянием локуса *Rf1* была проанализирована выборка из 30 линий коллекции ВИР, различавшихся по аллельному состоянию локуса *Rf1* (табл.3). Для оценки аллельного состояния локуса *Rf1* использовали следующие критерии: 1) способность линии восстанавливать фертильность пыльцы в тест-скрещивании со стерильной линией, обладающей стерильной (PET1) цитоплазмой; 2) наличие у линии маркера *orfH522* (Schnabel et al. 2008), свидетельствующего о том, что линия обладает стерильной цитоплазмой и, следовательно, доминантными аллелями в локусе *Rf1*; 3) наличие SCAR- маркеров (HRG01 и HRG02) локуса *Rf1*. Носители нефункциональных (рецессивных) аллелей в локусе *Rf1* были представлены 6 стерильными линиями с ЦМС PET1, 2 стерильными линиями с ЦМС RIG0, 2 аналогами - закрепителями стерильности (Б формы), а также 8 автофертильными линиями,

закрепляющими стерильность в тест-скрещиваниях. Носители функциональных (доминантных) аллелей в локусе *Rf1* были представлены 18 линиями-восстановителями фертильности пыльцы, удовлетворявших двум (1 и 2) или трем перечисленным выше критериям.

Таблица 3. Дифференциация выборки линий по наличию полиморфных вариантов последовательности QHL12D20

Table 3. Differentiation of a line sample for the presence of the QHL12D20 polymorphic variants

№ п/п	Название линии	Наличие маркера orfH522	Наличие маркера HRG02	Вариант последовательности QHL12D20
Линии ЦМС				
1	ВИР109А (РЕТ1)	+	-	2
2	ВИР114А (РЕТ1)	+	-	2
3	ВИР116А (РЕТ1)	+	-	2
4	ВИР130А (РЕТ1)	+	-	2
5	ВИР471А (РЕТ1)	+	-	2
6	ВИР116А (RIG0)	-	-	2
7	ВИР109А (RIG0)	-	-	2
8	АМ40 (РЕТ1)	+	-	2
Закрепители стерильности				
9	ЮВ28Б	-	-	2
10	ВИР114Б	-	-	2
11	ВИР160	-	-	1
12	ВИР211	-	-	2
13	ВИР371	-	+	1
14	ВИР387	-	+	1
15	ВИР502	-	+	1
16	ВИР503	-	+	1
17	ВИР637	-	+	2
18	ВИР720	-	+	2
Восстановители фертильности				
19	ВИР365	+	-	1
20	ВИР558	+	+	1
21	ВИР630	+	+	1
22	ВИР631	+	+	1
23	ВИР635	+	+	1
24	ВИР636	+	+	1
25	ВИР681	+	+	1
26	ВИР700	+	+	2
27	ВИР740	-	+	1
28	ВИР741	+	+	1
29	ВИР792	+	+	1
30	ВИР793	+	+	1
31	RIL38	+	+	2
32	RIL80	+	+	2
33	RIL130	+	+	2
34	RIL228	+	+	2
35	ВИР364	+	-	1+2 (гибридный)*
36	RM02	+	+	1

\* По-видимому, результат переопыления

Все стерильные линии с ЦМС PET1 и ЦМС RIG0, линии-аналоги (Б формы) и 3 из 7 линий, предположительно несущие рецессивные аллели в локусе *Rf1*, обладали вариантом последовательности QHL12D20\_2. Единственное исключение представила линия ВИР 371, характеризующаяся вариантом QHL12D20\_1, гибриды которой с линией ВИР116А (ЦМС PET1) оказались стерильными в условиях Пушкинского филиала и Кубанской станции ВИР. Среди 13 линий-восстановителей селекции ВИР 12 генотипов характеризовались вариантом QHL12D20\_1. Все эти линии были созданы в ВИРе [2] и большинство среди них, судя по результатам молекулярного анализа, имеют стерильную (PET1) цитоплазму. Широкое распространение стерильной цитоплазмы среди используемых в селекции линий-восстановителей объясняется тем, что, как правило, их получают путем самоопыления различных коммерческих гибридов. Не являются исключением и линии ВИР: многие из них были созданы с использованием данного подхода [2]. В настоящее время с помощью молекулярного STS-маркера и анализа родословных поводится идентификация типа цитоплазмы в коллекции линий. Автофертильные линии, у которых выявлен маркер *orfH522*, указывающий на стерильный (PET1) тип цитоплазмы, могут рассматриваться как носители доминантного гена *Rf1*. Впервые присутствие стерильной цитоплазмы у ряда самоопыленных линий-восстановителей продемонстрировано с помощью молекулярных маркеров ранее [8]. Важно подчеркнуть, что отсутствие митохондриального маркера у ряда линий восстановителей фертильности пыльцы или отдельных растений в пределах линии, выделенной из коммерческого гибрида, могло быть обусловлено спонтанной реверсией специфичного для ЦМС PET1 абберрантного митохондриального гена *orfH522* к норме; случаи таких реверсий описаны у других растений [31].

Вариант последовательности QHL12D20\_2 выявлен у всех линий серии RILs, восстанавливающих фертильность пыльцы в тест-скрещиваниях. Эти линии получены во Франции (INRA) из гибридов между стерильной линией 83 HR и линией-восстановителем RHA345, несущей в своем генотипе гены высоколеиновости. Линия RHA345 имеет интересную родословную. В ее происхождении участвовали линии, выделенные из дикорастущего *H. annuus*, а также носитель уникальных мутаций высоколеиновости сорт Первенец, который был создан с использованием химического мутагенеза [5]. По нашим данным, линия RHA345 отличается присутствием редких для культурного подсолнечника аллелей генов, кодирующих запасные белки семян и белок-переносчик липидов. Отсюда, можно предположить, что исходная линия RHA345, с использованием которой были созданы анализируемые RILs, имеет уникальный генотип и является носителем других, отличных от традиционно используемых в селекции гибридов, аллелей генов восстановления фертильности.

Профили рестрикции фрагмента QHL12D20, полученного при амплификации ДНК однолетнего дикого вида *H. argophyllus* и многолетнего *H. mollis*, существенно отличались от таковых культурного подсолнечника (рис. 3), что подтверждено результатами анализа их первичных нуклеотидных последовательностей [8]. В то же время среди профили рестрикции фрагмента QHL12D20, синтезированного на ДНК линий, выделенных из гибридов между *H. annuus* и многолетними дикими видами рода *Helianthus*, оказались идентичны таковым культурного подсолнечника. Линии из гибрида между HA232 и многолетним тетраплоидным *H. strumosus* L. имели вариант QHL12D20\_1, а у линий из гибрида HA232 с многолетними диплоидными *H. angustifolius* L., *H. californicus* DC. и *H. maximiliani* Schr. присутствовал вариант QHL12D20\_2. Интересно отметить, что материнская линия коммерческого гибрида Махаон РА - АМ08 - как и все проанализированные в данной работе линии с ЦМС PET1, характеризовалась присутствием варианта QHL12D20\_2, тогда как у отцовской линии-восстановителя RM02 наблюдался вариант QHL12D20\_1, свойственный большинству восстановителей (рис. 3). В F<sub>1</sub> (гибрид Махаон РА) наблюдали суммирование компонентов обеих родительских форм, т.е. ко-доминантное наследование профилей рестрикции.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полиморфные варианты геномного фрагмента QHL12D20, содержащего PPR-мотивы, ассоциированы с функциональным состоянием локуса *Rf1*. Линии с ЦМС РЕТ1 характеризуются вариантом QHL12D20\_2, подавляющее большинство линий-восстановителей фертильности пыльцы обладают вариантом QHL12D20\_1. Варианты QHL12D20\_1 и QHL12D20\_2 наследуются ко-доминантно и, следовательно, могут быть использованы в качестве диагностических маркеров для идентификации гибридности семян. Кроме того, разработанный в настоящем исследовании CAPS-маркер перспективен для использования в исследованиях по картированию *PPR-RFL*-генов в геноме подсолнечника. Описанный в работе подход в настоящее время используется при изучении полиморфизма и разработке аллель-специфичных молекулярных маркеров генов восстановления фертильности пыльцы в геноме сорго (*Sorghum bicolor* Moench.).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Анисимова И.Н., Алпатьева Н.В., Тимофеева Г.И. Скрининг генетических ресурсов растений с использованием ДНК-маркеров: основные принципы, выделение ДНК, постановка ПЦР, электрофорез в агарозном геле // Методические указания ВИР / под ред. Е.Е. Радченко. СПб: ВИР, 2010. 30 с.
2. Гаврилова В.А., Рожкова В.Т. Доноры восстановления фертильности пыльцы линий ЦМС подсолнечника для гетерозисной селекции // Идентифицированный генофонд растений и селекция / Под ред. Б.В. Ригина и Е.И.Гаевской. СПб: ВИР, 2005. С. 377-379.
3. Иванов М.К., Дымышиц Г.М. Цитоплазматическая мужская стерильность и восстановление фертильности пыльцы у высших растений // Генетика – 2007. – Т. 43. – № 4.
4. Карлов Г.И. Молекулярно-генетические и молекулярно-цитогенетические подходы для ускоренного создания селекционного материала с заданными свойствами. Автореф. дис. д-ра биол. наук. М.: МСХА им. К.А. Тимирязева, 2009. 50 с.
5. Солдатов К.И. Использование химического мутагенеза в селекции подсолнечника // Материалы VII Международной конференции по подсолнечнику, Краснодар, 1976. М.: Колос, 1978. С. 179-182.
6. Юрина Н.П., Одинцова М.С. Сигнальные системы митохондрий растений: ретроградная регуляция // Физиология растений, 2010. Т. 57. № 1. С. 9-22.
7. Ahmadikhah A., Karlov G.I., Nematzadeh Gh., Ghasemi Bezdi K. Inheritance of the fertility restoration and genotyping of rice lines at the restoring fertility (*Rf*) loci using molecular markers // International Journal of Plant Production, 2007. V. 1. Issue 1. P. 13-21.
8. Anisimova I., Gavrilova V., Alpatieva N., Timofeeva G., Rozhkova V., Duca M. Genetic diversity of the CMS-*Rf* system in sunflower / Proceedings of the 8<sup>th</sup> European Sunflower Biotechnology Conference, (Y. Kaya, ed), 2010. p. 23 (www.sunbio8.org).
9. Bentolila S., Alfonso A.A., Hanson M.R. A pentatricopeptide repeat-containing gene restores fertility to cytoplasmic male-sterile plants. Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 2002. № 16. P. 10887-10892.
10. Chase C.D. Cytoplasmic male sterility: a window to the world of plant mitochondrial-nuclear interactions // Trends in Genetics, 2006. V. 23. № 3. P. 81-90.
11. Eckardt N.A. Cytoplasmic male sterility and fertility restoration// The Plant Cell. 2006. V. 18. P. 515-517.c
12. Fujii S., Bond Ch.S., Small I.D. Selection patterns on restorer-like genes reveal a conflict between nuclear and mitochondrial genomes throughout angiosperm evolution // Proc. Natl. Acad. Sci., 2011. V. 108. № 4. P. 1723-1728.
13. Fujii S., Small I. The evolution of RNA editing and pentatricopeptide repeat genes // New Phytologist, 2011. DOI: 10.1111/j.1469-8137.2011.03746.x.

14. Gabay-Laughnan S., Chase C.D., Ortega V.M., Zhao L.M. Molecular-genetic characterization of CMS-S restorer-of fertility alleles identified in Mexican maize and teosinte // *Genetics*, 2004. V. 166. P. 959-970.
15. Hanson M.R., Bentolia S. Interactions of mitochondrial and nuclear genes that affect male gametophyte development // *Plant Cell*, 2004. V. 16 (Suppl.). S154-S169.
16. Horn R. Molecular diversity of male-sterile inducing and male-fertile cytoplasm in the genus *Helianthus* L. // *Theor. Appl. Genet.*, 2002. V. 104. P. 562-570.
17. Horn R., Kusterer B., Lazarescu E., Prufe M., Friedt W. Molecular mapping of the *Rf1* gene restoring fertility in PETI- based F<sub>1</sub> hybrids in sunflower (*Helianthus annuus* L.) // *Theor. Appl. Genet.*, 2003. V. 106. P. 599-606.
18. Horn R., Hamrit S. Gene cloning and characterization. In: *Genetics, genomics and breeding of sunflower* (Eds. Hu J., Seiler G., Kole C.). USA: Science Publishers, 2010. P. 173-219.
19. Horn R. Recombination: Cytoplasmic male sterility and fertility restoration in higher plants // *Progress in Botany*, 2006. V. 67. P. 31-52.
20. Imai R., Koizuka N., Fujimoto H., Hayakawa T., Sakai T., Imamura J. Delimitation of the fertility restorer locus *Rfk1* to a 43-kb contig in Kosen radish (*Raphanus sativus* L.) // *Mol. Gen. Genomics*, 2003. V. 269. P. 388-394.
21. Jo Y. D., Kim Y.-M., Park M.-N., Yoo J.-H., Park M.K., Kim B.-D., Kang B.-C. Development and evaluation of broadly applicable markers for Restorer-of-fertility in pepper // *Mol. Breeding*, 2009. V. 25. № 2. P. 187-201.
22. Jordan D.R., Mace E.S., Henzell R.G., Klein P.E., Klein R.R. Molecular mapping and candidate gene identification of the *Rf2* gene for pollen fertility restoration in sorghum [*Sorghum bicolor* (L.) Moench] // *Theor. Appl. Genet.*, 2010. V. 120. № 7. P. 1279-1287.
23. Jordan D.R., Klein R.R., Sakrewski K.G., Henzell R.G., Klein P.E., Mace E.S. mapping and characterization of *Rf5* a new gene conditioning pollen fertility restoration in A<sub>1</sub> and A<sub>2</sub> cytoplasm in sorghum (*Sorghum bicolor* (L.) Moench) // *Theor. Appl. Genet.*, 2011. V. 123, № 3. P. 383-396.
24. Kazama T., Toriyama K. A pentatricopeptide repeat-containing gene that promotes the processing of aberrant *atp6* RNA of cytoplasmic male-sterile rice // *FEBS Letters*, 2003. № 1-3. P. 99-102.
25. Klein R.R., Klein P.E., Mullet J.E., Minx P., Rooney W.L., Schertz K.F. Fertility restorer locus *Rf1* of sorghum (*Sorghum bicolor* L.) encodes a pentatricopeptide repeat protein not present in the collinear region of rice chromosome 12 // *Theor. Appl. Genet.*, 2005. V. 111. P. 994-1012.
26. Leclercq P. Une sterilité cytoplasmique chez le tournesol // *Ann. Amélior. Plant.*, 1969. V. 19. P. 99-106.
27. Liu Z., Mulpuri S., Feng J., Vick B.A., Jan C.C. Molecular mapping of the *Rf3* fertility restoration gene to facilitate its utilization in breeding confection sunflower // *Mol. Breeding*, 2011. DOI 10.1007/s11032-011-9563-0.
28. Lurin C., Andres C., Aubourg S., Bellaoui M., Bitton F., Bruyere C. et al. Genome-wide analysis of Arabidopsis pentatricopeptide repeat proteins reveals their essential role in organelle biogenesis // *The Plant Cell*, 2004. V. 16. № 8. P. 2089-2103.
29. Rhoades M.M. Cytoplasmic inheritance of male sterility in *Zea mays* // *Science* 1931. V. 73. №1891. P. 340-341.
30. Schmitz-Linneweber C., Small I. Pentatricopeptide repeat proteins - a socket set for organelle gene expression // *Trends Plant Sci.*, 2008. V. 13. P. 663-670.
31. Schnable P.S., Wise R.P. (1998). The molecular basis of cytoplasmic male sterility and fertility restoration // *Trends in Plant Science*, 1998. V. 3. P. 175-180.
32. Schnabel U., Engelmann U., Horn R. Development of markers for the use of the PEF1 cytoplasm in sunflower hybrid breeding // *Plant Breeding*, 2008. № 6. P. 541-652.
33. Stoeva-Popova P.K., Dimaculangan D., Radkova M., Vulkova Z. Towards cytoplasmic male sterility in cultivated tomato // *Journal of Agricultural, Food and Environmental Sciences* 1(1), 2007. <http://www.scientificjournals.org/journals2007/articles/1058.htm>

34. Wang F., Yue B., Hu J., Stewart McD., Zhang J. A target region amplified polymorphism marker for fertility restorer gene *Rf1* and chromosomal localization of *Rf1* and *Rf2* in cotton // *Crop Science*, 2009. V. 49. P. 1602-1608.
35. Zhang Zh., Zheng Y. Identification of candidate genes associated with fertility restoration in maize S cytoplasmic male sterility // *Plant Mol. Biol. Rep.*, 2008. № 1. P. 60-71.
36. Yu J.K., Tang S., Slabaugh M.B., Heesacker A., Cole G., Herring M. et al. 2003. Towards a saturated molecular genetic linkage map for cultivated sunflower // *Crop Sci.*, 2003. V. 43. № 1. P. 367-387.
37. Yue B., Miller J.F., Hu J. Experimenting with marker assisted selection in confection sunflower germplasm enhancement / *Proceeding of 29th Sunflower Research Forum*, January 2007. Fargo, ND. <http://www.sunflowerusa.com/research/research-workshop/>.

УДК 633.14:632.938

## ПРИНЦИПЫ СТРАТЕГИИ СЕЛЕКЦИИ СОРТОВ ОЗИМОЙ РЖИ НА ДОЛГОВРЕМЕННУЮ УСТОЙЧИВОСТЬ К ГРИБНЫМ БОЛЕЗНЯМ

**О. В. Солодухина, В. Д. Кобылянский**

Всероссийский научно-исследовательский институт растениеводства имени Н. И. Вавилова РАСХН, Санкт-Петербург, Россия, e-mail: [ocolodukhina@yandex.ru](mailto:ocolodukhina@yandex.ru), [v.kobylyansky@vir.nw.ru](mailto:v.kobylyansky@vir.nw.ru)

### РЕЗЮМЕ

Исходя из биологических особенностей ржи как перекрестноопыляемой культуры, из теоретических предпосылок, а также ресурсной обеспеченности была предложена стратегия селекции сортов ржи с долговременной устойчивостью к болезням. Для решения проблемы долговременной устойчивости ржи к болезням нами предложено несколько основных направлений: 1) создание популяций с моногенным типом расоспецифической устойчивости к одной или нескольким болезням на основе использования высокоэффективных «древних» генов; 2) создание полирезистентных популяций, расоспецифическую устойчивость которых к каждой болезни обеспечивают несколько главных генов; 3) создание популяций, сочетающих расоспецифическую устойчивость, контролируемую одним или несколькими высокоэффективными генами, с нерасоспецифической устойчивостью к болезни. Данная стратегия селекции ржи была использована при создании сортов озимой ржи устойчивых к ржавчине и мучнистой росе – Ника, Кировская 89, Эстафета Татарстана, Эра и Ольга.

**Ключевые слова:** рожь, долговременная расоспецифическая устойчивость к болезням, бурая ржавчина, стеблевая ржавчина, мучнистая роса, гены устойчивости, стратегия селекции на устойчивость к болезням.

## PRINCIPLES OF THE STRATEGY OF RYE VARIETY BREEDING FOR DURABLE RESISTANCE TO FUNGUS DISEASES

**O. V. Solodukhina, V. D. Kobylyansky**

N. I. Vavilov All-Russian Research Institute of Plant Industry of RAAS, St. Petersburg, Russia, e-mail: [ocolodukhina@yandex.ru](mailto:ocolodukhina@yandex.ru), [v.kobylyansky@vir.nw.ru](mailto:v.kobylyansky@vir.nw.ru)

### SUMMARY

On the basis of biological properties of rye as a cross-pollinating crop, theoretical prerequisites and resource availability, a strategy of rye variety breeding for durable resistance to diseases is offered. To solve the problem of durable disease resistance in rye we propose several general solutions: 1) development of populations with the monogenic type of race-specific resistance to one or several diseases based on the use of highly effective “ancient” genes; 2) development of polyresistant populations whose race-specific resistance is controlled by several oligogenes; 3) development of populations combining race-specific resistance controlled

by one or several highly effective genes and race-nonspecific disease resistance. This strategy has been used to produce the winter rye varieties resistant to leaf and stem rust and powdery mildew: Nika, Kirovskaya 89, Estafeta Tatarstana, Era and Olga.

**Key words:** rye, durable race-specific resistance to diseases, leaf rust, stem rust, powdery mildew, genes for disease resistance, strategy of breeding for resistance to diseases.

## ВВЕДЕНИЕ

Развитие селекции короткостебельной ржи позволило решить проблему устойчивости к полеганию и значительно увеличить потенциал урожайности зерна, но обострило проблему устойчивости к листовым болезням. Изменение архитектоники короткостебельных растений ржи привело к изменению модели фотосинтеза и усилению роли листьев в формировании урожая зерна. Это способствовало изменению вредоносности основных листостебельных грибных болезней -- бурой и стеблевой ржавчины, а также мучнистой росы, повсеместно поражающих посевы этой культуры. Поражаемость листостебельными болезнями посевов короткостебельной ржи достигает настолько больших размеров, что в годы эпифитотий создает угрозу недобора 40–50 % урожая зерна. В связи с этим создание болезнеустойчивых сортов является одним из приоритетных направлений селекции. Возделывание устойчивых сортов позволяет не только повысить стабильность производства зерна, но улучшить его качество.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Поиск устойчивых к болезням генотипов проводили среди популяций старых и новейших сортов ценных для селекции короткостебельных гибридов диплоидной ржи из коллекции ВИР, а также сортов и видов, в которых по литературным сведениям встречались устойчивые растения. Для дальнейших исследований материалом служили источники, и доноры генов ржи, контролирующей устойчивость к листовой и стеблевой ржавчинам и мучнистой росе, созданные с нашим участием.

Первичное выявление болезнеустойчивых растений проводили на естественном провокационном инфекционном фоне при летнем посеве сортов и гибридов озимой ржи. Все дальнейшие исследования проводили на фоне искусственного заражения возбудителями болезней.

При создании искусственного инфекционного фона использовали местные популяции возбудителей болезней: *Puccinia dispersa* Erikss. et. Henning, *P. graminis* Pers. f. sp. *secalis* Erikss et Henn., и *Blumeria graminis* DC. f. sp. *secalis* Em Marchal. Оценку устойчивости растений к листовой ржавчине проводили по дополненной шкале E. B Mains and N. S. Jackson (1926) к стеблевой ржавчине -- по шкале Stakman and Levine (1922), мучнистой росе - по шкале, в основу которой легла шкала, предложенная Н. И. Вавиловым (1913) [7].

Генетический контроль устойчивости и идентификацию генов определяли методами гибридологического анализа.

Для определения продолжительности периода, в течение которого гены устойчивости сохраняют свою эффективность, использовали ретроспективный анализ поиска устойчивых к болезням форм ржи.

При создании доноров в большинстве случаев использовали беккроссные скрещивания источников устойчивости с лучшими районированными отечественными или зарубежными сортами при систематических отборах короткостебельных устойчивых к болезням продуктивных растений с последующим их внутрипопуляционным переопылением. При передаче нескольких генов устойчивости иногда использовали последовательные (сложные) беккроссы, иногда - параллельные беккроссы. В ряде случаев сочетали беккроссы с простыми или конвергентными скрещиваниями.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Исходя из биологических особенностей ржи как перекрестноопыляемой культуры, из теоретических предпосылок, а также ресурсной обеспеченности мы предложили стратегию селекции на устойчивость к болезням, основываясь на концепции «признаки – гены». Разработанная нами стратегия селекции сортов озимой ржи на устойчивость к грибным болезням [6, 20], продолжает развиваться, и пополняться новым экспериментальным материалом. Стратегия подразумевает создание сортов, устойчивость которых к одной или нескольким болезням обуславливают отдельные главные гены либо сортов, включающих несколько олигогенов к каждой болезни или сочетающих специфическую и неспецифическую устойчивости.

Заключительному этапу по созданию сортов предшествуют исследования, основные принципы которых подразумевают:

- поиск источников устойчивости к болезням;
- изучение генетического контроля устойчивости;
- создание доноров генов устойчивости;
- использование доноров генов устойчивости в селекции высокоурожайных сортов.

### Поиск источников устойчивости к болезням

Скрининг мирового разнообразия ржи проводили в условиях жесткого инфекционного фона. Генофонд озимой ржи изучали по устойчивости к бурой, стеблевой ржавчине и мучнистой росе. Особенности изучения и выявления признака у образцов ржи обусловлены особенностями ее размножения. В связи с популяционной структурой ржи и панмиктическим ее размножением, каждая популяция представляет собой сложную биологическую систему близких по форме, но генетически различающихся растений.

В отличие от самоопылителей, где для оценки одного образца достаточно изучить 10 растений, у ржи необходимо ранжировать 500-1000 биотипов, среди которых искомые могут составлять единичные проценты или даже доли процентов. Кроме того, отбор нужных растений необходимо проводить до цветения и для получения потомства переопылить выявленные формы между собой.

По специфической устойчивости к бурой ржавчине оценили 2500 образцов ржи. Лишь 50 популяций (2% от числа изученных) содержали устойчивые к болезни генотипы с частотой 0,2—56,4 процентов. Скрининг 677 популяций ржи на устойчивость к стеблевой ржавчине показал, что в 13% из них (61 образец) встречались устойчивые растения с частотой 0,1—100 процентов. Среди 341 изученных сортов-популяций на устойчивость к мучнистой росе ржи в 12 из них, что составляет 3,5% от числа изученных, обнаружены устойчивые к болезни

Согласно нашим данным, генетическое разнообразие ржи представлено небольшим числом популяций с единичными растениями устойчивыми к бурой ржавчине и мучнистой росе, возбудителями которых являются узкоспециализированные грибы и большим числом популяций с растениями устойчивыми к стеблевой ржавчине, возбудителем которой является широкоспециализированный патоген.

### Изучение генетического контроля устойчивости к болезням

Современный уровень селекции озимой ржи предъявляет повышенные требования к исходному материалу. Наибольшего эффекта в селекции можно достигнуть при использовании генетически изученного исходного материала. Многолетние исследования генетики признака показали, что непоражаемость растений популяциями мучнистой росы, бурой и стеблевой ржавчин большинства природных источников контролируется моногенно доминантными генами. В некоторых популяциях сортов встречаются генотипы, как с моногенным, так и с дигенным контролем устойчивости к бурой ржавчине.

Идентифицируемые в ранней фазе онтогенеза олигогены устойчивости проявляются и в более поздних фазах развития растений [17, 18, 19, 22].

На основании проведенных исследований по определению генетического контроля устойчивости ржи к отдельным монопустульным изолятам *Puccinia dispersa* и совместного наследования устойчивости ржи к отдельным клонам возбудителя установили, что гетерогенный тип устойчивости растений к популяции *P. dispersa* некоторых доноров обеспечивает блок сцепленных генов, детерминирующих устойчивость ржи к отдельным изолятам гриба. Такой блок выступает в гибридологическом анализе как единица рекомбинации [21].

На основании исследований по идентификации доминантных генов определено, что генетический потенциал ржи по устойчивости к популяции возбудителя бурой ржавчины контролируют олигогены *Lr4, Lr5, Lr6, Lr7, Lr8, Lr10* [17--19] и *Lr-a, Lr9, Lr11, Lr12* [30, 31], к популяции стеблевой ржавчины -- гены *Sr1, Sr2* [22], к популяции мучнистой росы -- гены *Er, Rm2* [5, 26].

### **Создание доноров генов устойчивости;**

Исследования по созданию исходного материала для селекции на устойчивость к болезням проводились в направлениях, основные положения которых сформулированы еще в начале прошлого века Н. И. Вавиловым: «Практическая потребность в устойчивых против грибных заболеваний сортах хлебных злаков может быть удовлетворена двумя способами: во-первых, селекцией, в узком смысле этого слова, т. е. отбором устойчивых растений среди существующих форм злаков, во-вторых, при помощи скрещиваний между собой различных устойчивых и поражаемых растений» [1].

Источники устойчивости к ржавчинам и мучнистой росе обнаружены в староместных селекционных сортах, в популяциях сорнополевой ржи и дикорастущих видов, характеризующихся невысокими показателями селекционно ценных признаков (низкой урожайностью, склонностью к полеганию, слабой зимостойкостью и др.). В связи с этим возникла необходимость создания эффективных доноров устойчивости путем введения, методом беккроссов, эффективных донорских генов устойчивости в высокопродуктивные формы ржи с максимальным числом положительных селекционных признаков.

В литературе часто отождествляют два понятия «источник» и «донор» признака, что вводит в заблуждение селекционеров и снижает результативность использования исходного материала. В связи с этим необходимо еще раз уточнить качественное различие этих понятий.

Источник признака (признаков) – растение, принадлежащее к культурному виду, родственному виду или его близкому дикорастущему предку. Источник – носитель четко фенотипически выраженного одного или нескольких признаков, представляющих ценность для селекции. Источник признаков не всегда по генетическим причинам может получить статус донора.

Донор признака (признаков) -- источник с известным типом наследования или генетическим контролем донорских (одного, двух или более) селекционно полезных или хозяйственно ценных признаков, наследуемых дискретно, растения которого легко скрещиваются с формами растений своего или родственного вида, завязывают жизнеспособные семена и дают плодовитое потомство, проявляющее донорский признак, уже в первом или втором поколении. Донорский признак не должен быть сцеплен с нежелательными признаками и не оказывать отрицательного плейотропного эффекта.

Нами созданы короткостебельные доноры устойчивости к бурой, стеблевой ржавчине, мучнистой росе, а также сочетающие устойчивость к нескольким болезням [8--15]. Одновременно с размножением и поддержанием доноров устойчивости в условиях строгой изоляции и систематическим отбором на искусственных инфекционных фонах накапливали генотипы растений с нужными признаками. В результате чего количество устойчивых растений в популяциях доноров достигло 75–98 %.

Селекционное изучение созданных доноров показало, что большинство из них имеют высокую урожайность зерна (на уровне стандартных сортов), устойчивость к полеганию, зимостойкость, высокое качество зерна и другие положительные признаки, которые способствуют ускорению селекционного процесса при создании интенсивных болезнеустойчивых сортов озимой ржи.

### **Использование доноров генов устойчивости в селекции высокоурожайных сортов**

Важной проблемой селекции ржи является создание сортов с долговременной расоспецифической устойчивостью к болезням. По мнению фитопатологов основной причиной потери такой устойчивости растениями зерновых культур является возникновение новых биотипов гриба, способных быстро преодолеть устойчивость сорта. Можно допустить существование других факторов, приводящих к утрате сортами устойчивости к болезням. Так, в России и за ее пределами технология первичного семеноводства сортов зерновых культур не имеет системы контроля за сохранением первоначального уровня устойчивости растений. В связи с этим можно полагать, что не во всех случаях потеря устойчивости связана с изменчивостью патогена, а может быть обусловлена генетическим или механическим засорением сортов.

Вместе с тем известны случаи, когда гены расоспецифической устойчивости противостояли фитопатогенам в течение 30 и более лет [25, 27].

Наблюдаются факты, указывающие на возможность селекции сортов ржи с долговременной расоспецифической устойчивостью к патогенам. Одним из них является возможность использования генетического потенциала генов, детерминирующих такую устойчивость. Известно, что расоспецифическую устойчивость ржи к бурой ржавчине контролируют 10 олигогенов, к стеблевой ржавчине – два эффективных главных гена, к мучнистой росе – два главных гена. Объединение в одном генотипе или популяции ржи нескольких генов устойчивости к каждому патогену создает надежный барьер для преодоления такой устойчивости растений возбудителями болезней.

Гены устойчивости ржи к ржавчине и мучнистой росе в условиях России характеризуются различной эффективностью. Доноры генов различаются по своей реакции на фенотипы гриба различной вирулентности. Объединение в одном генотипе или популяции ржи нескольких генов устойчивости к каждому патогену предполагает повышение уровня устойчивости растений и снижает возможность преодоления такой устойчивости фитопатогеном.

Кроме того, каждый донор гена устойчивости представляет собой популяцию, состоящую из совокупности сходных, но не одинаковых генотипов, различающихся по генам модификаторам. Все это делает возможным отбор более устойчивых генотипов, обеспечивающих более эффективную защиту растений при заражении популяцией патогена.

В дополнение к этому замечено, что в популяциях ржи встречаются генотипы, сочетающие в себе гены расоспецифической и нерасоспецифической устойчивости, что способствует более надежной защите растений от болезней.

На примере устойчивости к бурой, стеблевой ржавчине и мучнистой росе установлено, что в некоторых старых популяциях ржи существуют отдельные биотипы растений, сохранившие признак в течение 25-88 и более лет (табл.).

Мы полагаем, что наиболее «древние» гены, контролирующие устойчивость ржи к ржавчине, встречаются в популяциях старого многолетнего дикорастущего вида

**Сорта и популяции ржи – источники олигогенов, детерминирующих долговременную устойчивость растений к болезням**  
**Rye varieties and populations – sources of oligogenes controlling durable plant resistance to diseases**

Сорт, популяция	Происхождение	Год создания	Год выявления генотипов, устойчивых к			Частота генотипов, устойчивых к			Идентифицированные гены
			бурой ржавчине	стеблевой ржавчине	мучнистой росе	бурой ржавчине	стеблевой ржавчине	мучнистой росе	
<i>S. montanum</i> ssp. <i>kurijanovii</i>	Россия	нет сведений	1930 1967*	1975*	1967*	18,2	18,0	30,0	<i>Lr5, Sr1, Er</i>
Державинская 29	Россия	1938	1975 1983*	1969 1983*	1975*	14,4	85,0	9,8	<i>Lr6, Sr2, Er</i>
Сангасте (Загницкая)	Эстония	1875	1975*	1975*	–	1,6	0,1	–	<i>Lr4</i>
Авангард	Россия	1920	1986*	–	–	0,5	–	–	не опубликовано
Abruzzi	США	–	1923 1999*	1923 1999*	1923 2002*	0,6	3,0	0,3	не опубликовано
Казанская 5+6	Россия	1920	1980*	–	–	0,2	–	–	не опубликовано
Новозыбковская 4	Россия	1930	1978*	1978*	–	1,2	4,0	–	<i>Lr7</i>
Волжанка	Россия	1948	1982*	1982*	–	0,4	5,0	–	не опубликовано
Lovaszpatonai	Венгрия	нет сведений	1959 1980*	–	–	0,6	–	–	<i>Lr8</i>

\*Годы выявления устойчивых к болезням генотипов ржи в наших экспериментах .

*Secale montanum* Guss. ssp. *kuprijanovii* (Grossh.) Tvel. Растения устойчивые к листовой ржавчине выявлены в нем первоначально в 1930 г. В 1967 г. в наших исследованиях генотипы с геном устойчивости обнаружены в нем повторно и установлено, что такую устойчивость определяют ген *Lr5*. В 1975 г в пределах популяций *S. montanum* впервые выявлены растения с геном *Sr1*, контролирующим устойчивость к стеблевой ржавчине и растения с геном *Er*, обуславливающим устойчивость к мучнистой росе [5]. Устойчивые формы сохранили признак до настоящего времени уже 44 – 81 год.

В сорте ржи Державинская 29 растения, устойчивые к стеблевой ржавчине впервые обнаружены в 1969 г., а к бурой ржавчине и мучнистой росе – в 1975 г. [4, 5]. В наших экспериментах в 1983 г. повторно выявлены в нем генотипы с генами, контролирующим устойчивость к стеблевой (ген *Sr2*) и бурой ржавчине (ген *Lr6*). Выявленные источники устойчивости сохранили признак до настоящего времени [17, 20].

С изучением устойчивости к болезням растений сорта *Abuzzi* начаты первые исследования в области генетики иммунитета ржи [28]. В 1926 г. установлено доминантное и независимое наследование признаков расоспецифической устойчивости к бурой, стеблевой ржавчинам и мучнистой росе [29]. Повторно в наших исследованиях в 1999 г. в популяции этого сорта обнаружены растения устойчивые к бурой и стеблевой ржавчинам, а в 2002 – устойчивые к мучнистой росе.

Факты о долговременной эффективности *Lr* и *Sr* генов растений, выявленных в сортах озимой ржи, Сангасте (ген *Lr4*), Авангард, Казанская 5+6, Новозыбковская 4 (ген *Lr7*), Волжанка и *Lovaszpatonaii* (ген *Lr8*) наблюдаются уже в течение 33- 51 года.

Мы полагаем, что приведенные сведения убедительно доказывают возможность создания сортов озимой ржи, обладающих долговременной расоспецифической устойчивостью к бурой, стеблевой ржавчинам и мучнистой росе при условии использования «древних», эволюционно непреодоленных генов. В наших экспериментах растения устойчивые к болезням, выявленные в популяциях сортов, легли в основу создания источников и доноров устойчивости: Саним (*Lr4*, *Er*), Иммунная 1 (*Lr5*, *Er*), Малыш 72-2 (*Lr5*, *Er*), Иммунная 4 (*Lr6*, *Er*), Чулпан 3 (*Lr6*), Новозыбковская 4 –2 (*Lr7*, *Sr2*), Ловашпатонае 2 (*Lr8*), Абрузи 2, Авангард 2, Казанская (5+6)-2 и Волжанка 2.

Подтверждением возможности существования долговременной устойчивости к стеблевой ржавчине у ржи служит не только длительность периода, в течение которого гены не утратили своей эффективности, но и особенности биологии развития патогенов. Широко специализированный возбудитель стеблевой ржавчины (*Puccinia graminis* Pers.) паразитирует на 280 видах культурных и дикорастущих злаков [3]. Многообразие специализированных форм образуется после первого поколения общей популяции эциоспор, сформированной на листьях барбариса (*Berberis vulgaris* L.), которая поражает большое число видов растений. Вследствие этого каждый вид злаков отбирает свои формы патогена. Нередко, разные виды растений поражаются одной и той же формой гриба. Возбудитель стеблевой ржавчины ржи паразитирует на ячмене, овсе, пшенице, всех видах пырея и других злаковых травах. В литературе описано 44 основных вида растений, которые с равным успехом поражает *P. graminis* f. *secalis* [16, 23, 24]. Согласно теории Ван дер Планка [2], чем больше инокулюма, поражающего основное растение-хозяина, продуцируется на других зерновых культурах, тем надежнее гены устойчивости основного растения-хозяина (ржи). В результате стабилизирующего отбора, биотипы патогена, развиваясь на не основном растении-хозяине, уравниваются в своей вирулентности. Поэтому возможность возникновения биотипов возбудителя, преодолевающих устойчивость *Sr* генов ржи невелика. В связи с этим возрастает вероятность сохранения длительной устойчивости растений ржи к этому патогену.

Отсутствие гомозиготности популяций ржи по генам устойчивости приводит к выщеплению восприимчивых генотипов, что создает возможность для нормального развития патогенов. При развитии патогенов на восприимчивых растениях сорта, патотипы, способ-

ные преодолеть гены устойчивости сорта, уравниваются в своей вирулентности, так как исключается угроза их исчезновения. В связи с этим нет необходимости включения эволюционных механизмов грибов (повышенный мутагенез, перекомбинация генов и др.) для преодоления устойчивости растений, создаваемых сортов.

Развитие селекции болезнеустойчивых сортов ржи возможно в разных направлениях, одно из которых -- создание популяций ржи с моногенной устойчивостью к одной или нескольким болезням путем размножения высокопродуктивного донора гена устойчивости до уровня сортовой популяции, либо путем интрогрессии гена устойчивости в улучшаемый сорт методом беккроссов.

Второй путь – создание «полирезистентной» популяции ржи устойчивой к одной или нескольким болезням предполагает интеграцию продуктивных доноров с различными эффективными генами устойчивости к одной или нескольким болезням в сложную популяцию, либо интрогрессию нескольких генов устойчивости к одной или нескольким болезням в улучшаемый сорт методом параллельных беккроссов с последующей интеграцией.

Третий путь селекции подразумевает создание популяции, сочетающей распецифическую устойчивость, контролируемую одним или несколькими высокоэффективными генами, с нераспецифической устойчивостью к болезни.

Заключительный этап селекции – стабилизация микропопуляций в течение 5 поколений и увеличение до 90 % и более частоты устойчивых генотипов. Все этапы селекции следует проводить в условиях жестких инфекционных фонов, сопровождая отбором форм с максимальными показателями положительных признаков.

Некоторые из созданных нами «полирезистентных» популяций ржи, а также доноры эффективных генов устойчивости к ржавчинам и мучнистой росе нашли применение при создании устойчивых к болезням сортов ржи. С использованием первого направления селекции с нашим авторским участием созданы сорта озимой ржи Кировская 89, Ника и Ольга.

**Сорт Кировская 89** создан в НИИСХ Северо-Востока им. Н.В. Рудницкого совместно с ВНИИ растениеводства им. Н.И. Вавилова. Сорт внесен в Государственный реестр селекционных достижений Российской Федерации с 1993 г. В основу сорта положена популяция донора Россул. Сорт короткостебельный, устойчивый к бурой ржавчине и мучнистой росе, толерантен к поражению снежной плесенью. Устойчивость к бурой ржавчине контролирует доминантный ген *Lr4*, устойчивость к мучнистой росе – доминантный ген *Er*, короткостебельность – доминантный ген *Hl*.

**Сорт Ника** создан в НИИСХ Украины совместно с ВНИИ растениеводства им Н.И. Вавилова. Внесен в Государственный реестр селекционных достижений Украины с 1993 г. и Белоруссии с 1995 г. Сорт создан методом массового отбора растений из сложного гибрида, который составляет основу донора Гетера 2. Популяция Гетеры 2 состоит из растений, полученных в результате переопыления простых гибридов и беккроссных потомств донора доминантной короткостебельности ЕМ-1 с 20 сортами озимой ржи представителями разных экологических групп.

Сорт короткостебельный (признак контролирует ген *Hl*), устойчивый к бурой ржавчине (ген *Lr 4*) и мучнистой росе (ген *Er*), толерантен к поражению снежной плесенью.

**Сорт Ольга** создан совместно ГНУ Самарский НИИСХ им. Н.М. Тулайкова и ГНУ ГНЦ РФ ВНИИ растениеводства им. Н.И. Вавилова. Зарегистрирован в государственном реестре охраняемых селекционных достижений 07.04.2009 г. Создан методом сложных конвергентных скрещиваний. Основу сорта составляет донор устойчивости к мучнистой росе Сарумрос 5. Сорт полигенно короткостебельный, устойчивый к мучнистой росе (ген *Rm<sub>2</sub>*).

С использованием второго направления селекции, а именно при создании полирезистентных популяций ржи, с нашим авторским участием выведены сорта озимой ржи Эстафета Татарстана и Эра.

**Сорт Эстафета Татарстана** создан Государственным унитарным предприятием НПО «Нива Татарстана» и внесен в Государственный реестр селекционных достижений Российской Федерации с 1998 г. Сорт создан методом отбора продуктивных потомств из сложной гибридной популяции, полученной методом политопкросса. В качестве исходных форм использовали 17 короткостебельных доноров и беккроссных потомств с ними, характеризующихся устойчивостью к болезням: Комбайниния 3, Черниговская 2, Куспан 145/24, Компус, И-125/79, Гетера 2, Харьковская 55-2, Оргиб, Россул, Волхова 2, Заречанская 3, (Крупнозерная 2 × Россиянка<sup>2</sup>), (Волжанка<sup>3</sup> × Полтавка) × Казанская, (Волжанка<sup>3</sup> × Полтавка), (Россул<sup>6</sup> × SCW-5999), (*S. montanum* × Заречанская-2) × Гетера 2, (Куспан 145/24 × Гетера<sup>2</sup>). Эстафета Татарстана обладает короткостебельностью, устойчивостью к бурой, стеблевой ржавчине и мучнистой росе, толерантен к поражению снежной плесенью. Устойчивость к бурой ржавчине контролируют доминантные гены *Lr4*, *Lr5*, *Lr6*, а также *Lr* гены от доноров Крупнозерная 2 и Заречанская 3. Устойчивость к стеблевой ржавчине детерминируют доминантные гены *Sr1* и *Sr2*, устойчивость к мучнистой росе – доминантные гены *Er* и *Rm2*, короткостебельность – доминантный ген *H1*.

**Сорт озимой ржи Эра** создан в НИИСХ Северо Запада совместно с ВНИИ растениеводства им. Н.И. Вавилова и внесен в Государственный реестр селекционных достижений Российской Федерации с 2001г. Сорт создан методом отбора продуктивных устойчивых к снежной плесени потомств из сложной гибридной полирезистентной популяции Волхова 3, при создании которой использованы беккроссные потомства от скрещивания лучших генотипов короткостебельного сорта озимой ржи Волхова с лучшими генотипами доноров устойчивости к болезням Волхова 2, Россул, Гетера 2, Гетера 3, Чулпан 2, Малыш 72-2, ИЛ 23/94 и Заречанская 2. Сорт обладает короткостебельностью, устойчивостью к бурой, стеблевой ржавчине и мучнистой росе. Устойчивость к бурой ржавчине контролируют доминантные гены *Lr4*, *Lr5*, *Lr6* и *Lr* гены от доноров Заречанская 2 и ИЛ 23/94, устойчивость к стеблевой ржавчине – доминантные гены *Sr1*, *Sr2*, устойчивость к мучнистой росе – доминантные гены *Er*, *Rm2*, короткостебельность – доминантный ген *H1*.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Рассмотрены возможности и результаты создания доноров иммунитета и их использования в селекции. Разработана стратегия селекции сортов озимой ржи устойчивых к болезням. В свете развития исследований по созданию ржи, обладающей долговременной устойчивостью, слабо преодолимой возбудителями ржавчины и мучнистой росы, приведены доказательства возможности положительного теоретического и практического решения этой проблемы. Созданы сорта озимой ржи на основе доноров иммунитета и использования положений стратегии.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Вавилов Н. И. Материалы к вопросу об устойчивости хлебных злаков против паразитических грибов // Труды сел. ст. при Моск. СХИ. , 1913. Вып. 1. С. 1-118.
2. Ван дер Планк Я. Устойчивость растений к болезням. М, 1972. 254 с.
3. Доброзракова Т.Л. Сельскохозяйственная фитопатология. Л., 1974. 328 с.
4. Иванюк Л.И., Горбунова Ю.В., Жукова Н.Н. Оценка районированных сортов озимой ржи на устойчивость к поражению стеблевой ржавчиной // Труды V Всесоюз. совещ. по иммунитету растений. Киев, 1969. Вып.4. С.80-82.
5. Кобылянский В.Д. Рожь (Генетика, систематика, проблемы селекции): Автореф. дисс...доктора биол. наук. Л., 1975. 57с.
6. Кобылянский В.Д., Солодухина О.В. Стратегия селекции озимой ржи на устойчивость к основным грибным болезням // Бюлл. ВИР. Л., 1987.В.171.С.3-6.

7. *Методическое пособие*. Изучение генетических ресурсов зерновых культур по устойчивости к вредным организмам. М., 2008. 429 с.
8. *Паспорта* доноров, созданных сотрудниками ВИР и опытной сети в 1989 г. Зерновые культуры (пшеница, рожь, ячмень, овес, сорго, кукуруза). Под редакцией Е.И. Гаевской. СПб., 1990. 31 с.
9. *Паспорта* доноров хозяйственно ценных признаков зерновых культур, созданных сотрудниками ВИР и опытной сети в 1991г. (Пшеница, тритикале, рожь, овес, кукуруза, сорго, просо). Под редакцией Е.И. Гаевской. СПб., 1992. 25 с.
10. *Паспорта* доноров хозяйственно ценных признаков с.-х. культур, созданных в 1995 году (пшеница, рожь, овес, кукуруза, горох, подсолнечник, томат, укроп, арбуз, дыня, тыква, картофель, алыча). Под редакцией Е.И. Гаевской. СПб., 1996. 34 с.
11. *Паспорта* доноров хозяйственно ценных признаков с.-х. культур, созданных в 1996 г. (пшеница, рожь, овес, сорго, вика, горох, подсолнечник, томат, картофель, дыня, тыква, арбуз, гибрид терна с персиком). Под редакцией Е.И. Гаевской. СПб., 1997. 31 с.
12. *Паспорта* доноров селекционно ценных признаков сельскохозяйственных культур (пшеница, рожь, овес, кукуруза, сорго, горох, лен, подсолнечник, картофель, томат, арбуз, дыня). Под редакцией Е.И. Гаевской. СПб., 1999. Вып. 15. 24 с.
13. *Паспорта* доноров селекционно ценных признаков сельскохозяйственных культур (пшеница, рожь, овес, кукуруза, лен, подсолнечник, картофель, томат, свекла, груша). Под редакцией Е.И. Гаевской. СПб., 2001. Вып. 16. 24 с.
14. *Паспорта* доноров селекционно ценных признаков сельскохозяйственных культур (созданных в 2001 г.). Пшеница, рожь, тритикале, ячмень, овес, кукуруза, сорго, гречиха, горох, лен-долгунец, подсолнечник, картофель, томат, капуста листовая, арбуз, дыня, груша. Под редакцией Е.И. Гаевской. СПб., 2002. Вып. 17. 43 с.
15. *Паспорта* доноров селекционно ценных признаков сельскохозяйственных культур (созданных в 2006-2009 гг.). Выпуск 20. Тритикале, овес, рожь, ячмень, лен, подсолнечник, картофель. СПб., 2010. 27 с.
16. *Пересыпкин В.Ф.* Атлас болезней полевых культур. Киев, 1981. 248 с.
17. *Солодухина О.В.* Создание доноров устойчивости к бурой ржавчине и мучнистой росе для селекции диплоидной ржи: Автореф. дисс. ... канд. с.-х. наук. Л., 1986. 20 с.
18. *Солодухина О.В.* Потенциал наследственной изменчивости ржи по устойчивости к бурой ржавчине и мучнистой росе // Генетика. 1994. Т.30. № 10. С. 1352-1362.
19. *Солодухина О.В.* Генетическая характеристика образцов ржи по устойчивости к бурой ржавчине // Генетика. 2002. Т. 38. № 3. С. 1-10.
20. *Солодухина О.В.* Генетические основы селекции озимой ржи на устойчивость к ржавчине и мучнистой росе // Автореф. дисс. ... доктора биол. наук. СПб, 2003. 36 с.
21. *Солодухина О.В.* Гены ржи, контролирующие устойчивость к бурой и стеблевой ржавчинам // В кн.: Идентифицированный генофонд растений и селекция. СПб., 2005. С. 544-559.
22. *Солодухина О.В., Кобылянский В.Д.* Генетическая детерминация устойчивости ржи к стеблевой ржавчине // Генетика. 2000. Т. 36. № 5. С. 678-681.
23. *Стажницкий С.* Болезни, вредители и физиология ржи. // В кн.: Рожь: производство, химия и технология. М., 1980. С. 37-39
24. *Green G.J.* Stem rust of wheat barley and rye in Canada in 1975 // Can. Plant Disease Surv. 1976. V. 56. N. 1. P.15-18.
25. *Johnson R.* Durable resistance definition of genetic control and attainment in plant breeding. // Phytopathology. 1981. V. 71. № 6. P. 567-568.
26. *Kast W.K., Geiger H.H.* Studies on the inheritance of mildew resistance in rye. I. Results from inbred lines and F<sub>1</sub> crosses // Tag. Ber. Acad. Landwirtschaft. Wiss. DDR, 1982. Bd.198. H. 2. S. 497-5083.

27. Knott D.R. Can losses from wheat stem rust be eliminated in North America? // Crop. Sci. 1971.-V. 11. №. 1. P. 97-99.
28. Mains E.B. Leighty C.E. Resistance in rye to leaf rust, *Puccinia dispersa* Erikss. // J. Agric. Res. 1923. V. 25. № 5. P. 243-252.
29. Mains E.B. Rye resistant to leaf rust, stem rust and powdery mildew// J. Agricul. Res. 1926. V. 32. № 3. P. 201-221.
30. Roux S. R., Ruge B., Linz A., Wehling P. Leaf rust resistance in rye: evaluation, genetic analysis and molecular mapping // Acta Phytopath. et Entomol. Hungarica. 2000. V. 35. № 1-4. P. 65-73.
31. Ruge B., Roux S. R., Hackauf B., Wehling P. Leaf rust resistance in rye: genetic analysis and mapping with molecular markers // In: Programme, Abstracts and List of Participants. EUCARPIA Rye Meeting. (Radzikow, July 4-7). Poland, 2001. P. 30.

УДК 633.11:581.573.4

## ФИТОПАТОЛОГИЧЕСКИЙ И ГЕНЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ УСТОЙЧИВОСТИ К МУЧНИСТОЙ РОСЕ ОБРАЗЦОВ *TRITICUM AESTIVUM* L. И *TRITICUM PERSICUM* VAV. ИЗ КОЛЛЕКЦИИ ВИР

**Т. В. Лебедева**

Всероссийский научно-исследовательский институт растениеводства им. Н. И. Вавилова РАСХН,  
Санкт-Петербург, Россия, e-mail: [riginbv@mail.ru](mailto:riginbv@mail.ru)

### РЕЗЮМЕ

Исследована устойчивость 132 образцов *T. persicum* и 308 образцов яровой мягкой пшеницы *T. aestivum* к популяции гриба *B. graminis* f. sp. *tritici*. Непоражаемыми мучнистой росой в фазе проростков оказалось 35 (26,5%) образцов *T. persicum*. Среди исследованных образцов мягкой пшеницы устойчивым в фазе колошения оказался 21 (6,6%) образец. Выделено 6 (1,6%) образцов *T. aestivum*, устойчивых в проростках и во время колошения: к-64649, к-64433, к-64434, к-64436, к-64656, к-64657. Фитопатологический тест и генетический анализ выявил идентичность генов сортов SW Vales и SW Milljet, определяющих устойчивость к популяции *B. graminis* f. sp. *tritici* в фазе проростков. Гены этих сортов отличаются от генов *Pm12* и *PmKu* *T. spelta*, интрогрессированных в генотип мягкой пшеницы. Устойчивость к мучнистой росе сорта SW Milljet в фазе колошения контролируется одним доминантным геном. Сорта SW Vals и SW Milljet сохраняют высокую устойчивость к популяции гриба *B. graminis* f. sp. *tritici* в течение ряда лет.

**Ключевые слова:** пшеница, мучнистая роса, *Blumeria graminis* f. sp. *tritici* Golovin, устойчивость, восприимчивость, наследование, гены.

## PHYTOPATHOLOGICAL AND GENETICAL ANALYSES OF POWDERY MILDEW RESISTANCE IN ACCESSIONS OF *TRITICUM AESTIVUM* L. AND *TRITICUM PERSICUM* VAV. FROM VIR COLLECTION

**T. V. Lebedeva**

N. I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Industry of RAAS, St. Petersburg, Russia, e-mail:  
[riginbv@mail.ru](mailto:riginbv@mail.ru)

### SUMMARY

132 accessions of *Triticum persicum* Vav. ex Zhuk. and 308 spring bread cultivars of *T. aestivum* L. were analyzed for resistance to powdery mildew (*Blumeria graminis* f. sp. *tritici* Golovin.). Thirty five (26,5%) accessions of *T. persicum* showed resistance for this disease in the plantlet phase. Among 308 spring bread cultivars, 21 (6,6%) were resistant to powdery mildew at the phase of heading. Six (1,6%) accessions of *T.*

*aestivum* proved to be resistant during all phases of their development: k-64649, k-64433, k-64434, k-64436, k-64656, k-64657. Resistance of SW Vals and SW Milljet in the plantlet phase was governed by the same dominant gene. This gene was different from *Pm12* and *PmKu* introgressed into the wheat genotype from *T. spelta*. Powdery mildew resistance of SW Milljet at the heading stage was controlled by one dominant gene as well. Varieties SW Vals and SW Milljet retain high level of resistance against the powdery mildew population of *B. graminis* f. sp. *tritici* for a number of years.

**Keywords:** wheat, powdery mildew, *Blumeria graminis* f. sp. *tritici* Golovin, resistance, susceptibility, inheritance, genes.

Мягкая пшеница (*Triticum aestivum* L.) – одна из самых важных зерновых культур, однако производство зерна лимитировано влиянием неблагоприятных биотических и абиотических факторов среды. Ежегодно от различных болезней погибает примерно 20% мирового урожая пшеницы. Одна из таких болезней – мучнистая роса – наибольший вред наносит культуре во влажном климате и при внесении высоких доз азотных удобрений. Заболевание вызывает узкоспециализированный грибок *Blumeria graminis* f. sp. *tritici* Golovin. Вредоносность мучнисторосяного гриба выражается в том, что, заселяя поверхность листьев, снижает их фотосинтетическую активность. У сильно пораженных растений изменяется ход физиологических процессов, возрастает потеря воды, резко увеличивается дыхание, в связи с чем существенно уменьшается количество поступающих углеводов в точки роста зерновки. У растений снижается интенсивность роста стеблей, ослабевает способность к кущению, снижается абсолютный вес зерновок и качество зерна.

Важным средством борьбы с заболеванием мучнистой росой является выведение устойчивых сортов. Ограниченное количество используемых в производстве устойчивых сортов является предпосылкой появления новых вирулентных биотипов гриба. Поэтому постоянный поиск эффективных генов устойчивости и внедрение их в перспективные сорта являются необходимыми этапами селекции пшеницы.

По литературным данным у мягкой пшеницы *T. aestivum* описано 55 аллелей, контролирующих устойчивость к мучнистой росе, и локализованных в 43 локусах. Некоторые локусы являются сложными – *Pm1* (*Pm1a–Pm1e*), *Pm3* (*Pm3a–Pm3j*), *Pm4* (*Pm4a–Pm4c*), *Pm5* (*Pm5a–Pm5e*), *Pm8* (*Pm8a–Pm8b*). Все изученные гены, определяющие устойчивость к заболеванию, доминантные, за исключением рецессивных генов *pm5*, *pm9*, *pm26* и *pm42*. Гены устойчивости *Pm1a*, *Pm3a*, *Pm3b*, *Pm3c*, *Pm3d*, *Pm3f*, *Pm3g*, *Pm5b*, *Pm5c*, *Pm5d*, *Pm9*, *Pm24*, *Pm28* принадлежат собственно геному мягкой пшеницы. Более половины генов устойчивости к мучнистой росе привнесены в геном мягкой пшеницы от родственных ей видов и родов. Источником генов *Pm1b*, *Pm1c* и *Pm4d* является диплоидный вид *T. monococcum* L., *Pm25* привнесен от *T. boeoticum* Boiss., *PmU* от *T. urartu* Thum. От тетраплоидных видов перенесены гены *Pm3d* (*T. durum* Desf.), *Pm16*, *Pm26*, *Pm30*, *Pm31*, *Pm36*, *Pm41*, *Pm42* (*T. dicoccoides* Körn.), *Pm4a*, *Pm5a* (*T. dicoccum* Schübl.), *Pm6*, *Pm27*, *Pm37* (*T. timopheevii* Zhuk.), *Pm4b*, *Pm33* (*T. carthlicum* Nevski). Ген *Pm1d* получен от *T. spelta* L. Перспективным источником эффективных генов устойчивости к мучнистой росе являются эгилопсы. Вид *Aegilops speltoides* Tausch. является донором гена *Pm12*, *Ae. tauschii* Coss. – *Pm19*, *Pm33*, *Pm34*, *Pm35*, *Ae. longissima* Schweinf. et Musehl. – *Pm13*, *Ae. ovata* L. – *Pm29*. Вид *Dasyphyrum villosum* (L.) P. Candargy явился донором гена *Pm21*. От *Elytrigia intermedium* (Host) Nevski. передан *Pm40* в линию мягкой пшеницы GRY19. От *Haynaldia villosa* (L.) Schur. передан ген *Pm21*, от *Secale cereale* L. – *Pm7*, *Pm8*, *Pm17*, *Pm20*. Доминантный ген *Pm43* перенесен в геном мягкой пшеницы от *Thinopyrum intermedium* (Host) Barktsworth and Dewey [8, 10, 14, 7, 11].

Гомеологические группы 1 и 5 хромосом мягкой пшеницы играют ключевую роль в контроле устойчивости к мучнистой росе. Так, в хромосомах 1 гомеологической группы локализованы гены *Pm3* (аллели *Pm3a–Pm3j*); *Pm25* (1AS); *Pm17* (1A); *Pm10*, *Pm28*, *Pm39* (1B); *Pm22*, *Pm24* (1D). В хромосомах 5 гомеологической группы локализованы гены *Pm23* (5A), *Pm30* (5BS), *Pm36* (5BL), *Pm2* (5DS), *Pm34* и *Pm35* – оба в 5DL. Длинное плечо 7AL

содержит гены *Pm1*, *Pm9*, *Pm37* и *PmU*. Из них *Pm1* – сложный локус с аллелями *Pm1a–Pm1e*, причем *Pm1a*, *Pm1b* и *Pm1e* принадлежат геному *T. aestivum*, *Pm1c* передан от *T. monococcum*, *Pm1d* – от *T. spelta*. В хромосоме 6В определены 5 генов устойчивости: *Pm12* (*Ae. speltoides*), *Pm13* (*Ae. longissima*), *Pm20* (*S. cereale*), *Pm21* (*H. villosa*) и *Pm27* (*T. timopheevii*) [6, 12]. Некоторые гены устойчивости к мучнистой росе широко не используют в селекции мягкой пшеницы, так как они находятся в составе большого фрагмента чужеродного хроматина, который отрицательно влияет на продуктивность растений пшеницы. К ним относятся такие высокоэффективные гены, как *Pm12* (от *Ae.speltoides*), *Pm13* (от *Ae. longissima*), *Pm16* (от *T. dicoccoides*) [13].

Результатом широкого использования ограниченного числа генов устойчивости явилось преобладание в популяциях мучнисторосяного гриба клонов с соответствующей вирулентностью. Способность патогена приспосабливаться к новым условиям и образовывать новые расы с новой вирулентностью является главным лимитирующим фактором в создании сортов мягкой пшеницы с длительной устойчивостью. Целью настоящей работы явился анализ реакций образцов пшеницы коллекции ВИР на заражение популяцией гриба *B. graminis* f. sp. *tritici* – возбудителя мучнистой росы, а также изучение наследования устойчивости к этой популяции. Данные исследования явились продолжением работы по поиску образцов пшеницы с эффективными генами устойчивости [3, 5, 4].

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В опытах участвовали 308 образцов мягкой пшеницы *T. aestivum* и 132 образца *T. persicum* коллекции ВИР. Коллекция *T. persicum* включала образцы из Грузии (60 штук), Армении (55), Германии (2). Сортимент России был представлен 12 образцами из Дагестана и по одному из Северной Осетии и Ленинградской обл. Сортимент мягкой пшеницы включал образцы из России (182), Украины (10), Казахстана (14), Канады (16), Китая (21) и Австралии (33). Другие страны представлены единичными образцами. Реакцию растений мягкой пшеницы на заражение грибом *B. graminis* f. sp. *tritici* анализировали в фазе проростков и колошения, растений *T. persicum* – только в проростках. Инокулом представлял собой популяцию гриба, собранного с восприимчивых растений мягкой пшеницы. Оценку заболевания растений в фазе проростков проводили при искусственном заражении популяцией гриба согласно методическим указаниям [3]. Семидневные проростки заражали путем стряхивания конидий с сильно пораженных мучнистой росой растений пшеницы. Через 7 дней после инокуляции определили степень поражения первого листа, используя качественную шкалу Майнса и Дитца. Растения с поражением 0 и 1 балл относили к классу и цветения по шкале Смилякович и др. [2]: 0 – отсутствие поражения; 1 – очень слабое поражение в виде мелких подушечек или слабого налета на листьях или междоузлиях нижнего яруса; 2 – умеренное количество подушечек на нижнем ярусе; 3 – среднее поражение: массовое развитие подушечек главным образом на нижнем ярусе, на верхнем ярусе отдельные рассеянные пятна; 4 – сильное поражение: подушечки по всему стеблестоя, иногда поражается колос. Инокуломом явилась популяция гриба, собранная с восприимчивых растений пшеницы, выращенных в поле (г. Пушкин Ленинградской обл.). Популяцию гриба-возбудителя мучнистой росы анализировали с использованием изогенных и тест-линий мягкой пшеницы.

Анализ наследования устойчивости пшеницы к мучнистой росе в  $F_2$  проводили в контролируемых условиях освещенности и влажности. Результаты расщепления в  $F_2$  по степени устойчивости к мучнистой росе потомств индивидуальных растений  $F_1$  объединяли после статистической обработки на однородность. Достоверность отличия фактических данных расщепления от теоретически предполагаемых оценивали методом  $\chi^2$ .

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Проанализирована реакция проростков 132 образцов *T. persicum* на заражение двумя популяциями мучнисторосяного гриба. Первая и вторая популяции имели гены вирулентности, комплементарные генам устойчивости *Pm1*, *Pm2*, *Pm3* (а-с), *Pm4a*, *Pm4b*, *Pm5*, *Pm6*, *Pm7*, *Pm8*, *Pm9*, *Pm10*, *Pm15*, *Pm17*, *Pm18*, *Pm19*. Первая популяция не поражала тест-линии с генами *Pm3d*, *Pm12* и *Pm16*. Вторая имела ген авирулентности к *Pm12*.

Высокоустойчивые к первой популяции образцы к-12971 (Грузия), к-36021, к-36032, к-36061, к-39584, к-39799 (Армения) показали умеренную или высокую восприимчивость при инокуляции второй популяцией гриба, авирулентной к *Pm12*. Эти результаты предполагают наличие у вышеперечисленных образцов генов устойчивости *Pm3d* и/или *Pm16*.

Высокую устойчивость (балл 0, 1) к первой и второй популяциями показали образцы к-7877, к-7886, к-7887, к-7890, к-10508, к-19747 (Грузия), к-34577, к-36198 (Армения).

Перечисленные выше образцы могут быть использованы в скрещиваниях с мягкой пшеницей для передачи в ее генотип генов устойчивости к патогену.

Проведен анализ реакции растений 308 образцов яровой мягкой пшеницы на заражение мучнисторосяным грибом. Реакцию растений в фазе колошения учитывали на фоне естественного заражения природной популяцией гриба. Эта популяция поражала тестеры с генами устойчивости *Pm1*, *Pm2*, *Pm4*, *Pm6*, *Pm8*, *Pm10+15*, *Pm11*. Умеренно восприимчивыми оказались тест-линии с *Pm1+2+9* и *Pm19*. Линии с *Pm3a*, *Pm3b*, *Pm3c*, *Pm3d*, *Pm5*, *Pm7*, *Pm18* были с сильным хлорозом на листьях. Иммуниет к мучнистой росе был зафиксирован у линий с генами *Pm12* и *Pm16*. Среди 308 проанализированных сортов мягкой пшеницы 21 (6,6%) сорт оказался высокоустойчивым в фазе колошения. К ним относятся: к-64101 Воронежская 10, к-64544 Эстер, к-64555 Саратовская 72, к-64649 Лютесценс 13, к-64656 линия 485ae5, к-64657 Лютесценс 393 ae 9-1, к-64870 Воевода, к-64998 Фаворит (Россия); к-65016 Мироновская струна и к-65022 Этюд (Украина); к-64480 Torka (Польша); к-64277 Aranka (Чехия); к-64433 SW Vals, к-64434 SW Milljet, к-64435 SW Estrad, к-64436 SW Vinjett (Швеция); к-64211 Exalibur, к-64212 Angas, к-64214 Cascades (Австралия); к-64141 Cham 6 (Сирия); к-64138 SST-23 (ЮАР). Некоторые образцы из России, Швеции и Чехии были устойчивые и в проростках и во время колошения (1,6%). К ним относятся сорта Самарского НИИСХ им. Н. М. Тулайкова к-64649 Лютесценс 13, к-64656 линия 485ae5, к-64657 линия 393ae9-1, сорта шведской селекции к-64433 SW Vals; к-64434 SW Milljet; к-64436 Vinjett. Устойчивость сорта Лютесценс 13 определяет ген *PmKu*, переданный в генотип яровой мягкой пшеницы от *T. spelta* ssp. *kuckuchkianum*. По литературным данным *T. spelta* var. *duhamelianum* несет ген *Pm1d* [8]. Линия 485 ae5 имеет в родословной сорт Wembley 14.31, высокую устойчивость которого определяет доминантный ген *Pm12* от *Ae. speltoides*. Линия 485 ae5 более скороспелая, чем Wembley 14.31 и ее удобнее использовать в генетическом анализе в качестве тестера *Pm12*. Невосприимчивость к мучнистой росе Лютесценс 393ae 9-1 контролирует рецессивный ген *PmSp* [1]. Родословная шведского сорта Vinjett – Tjalve M14/ Tjalve M15//Conon. По литературным данным устойчивость этого сорта к грибу *B. graminis* f. sp. *tritici* контролируют гены *Pm4+Pm6+u* (u – не идентифицирован) [9].

У шведских сортов к-64433 SW Vals и к-64434 SW Milljet нами определен характер наследования устойчивости к мучнистой росе в фазе проростков. Характеристика популяции гриба дана в табл.1. Анализировали реакцию к мучнистой росе проростков F<sub>2</sub> от скрещивания этих образцов друг с другом, с восприимчивым сортом Сибирка Ярцевская к-38587, тестерной линией Wembley14.31 (ген *Pm12*) и линией Лютесценс 13 (ген *PmKu*). Согласно полученным данным (табл. 2), яровые сорта SW Vals и SW Milljet имеют моногенный контроль устойчивости к испытываемой популяции возбудителя мучнистой росы ( $\chi^2_{3:1} = 0,27$  и  $0,51$  соответственно). Факторы, контролирующие устойчивость этих сортов, не тождественны высокоэффективному гену *Pm12* сорта Wembley 14.31 ( $\chi^2_{15:1} = 0,02$  и  $2,95$  соответственно). Гены устойчивости SW Vals и SW Milljet отличны и от гена *PmKu* линии Лютесценс 13 ( $\chi^2_{15:1} =$

0,93 и 0,01 соответственно). Анализ устойчивости проростков F<sub>2</sub> SW Vals × SW Milljet показал наличие у сортов сходных генетических систем, контролирующих устойчивость к популяции *B. graminis* f. sp. *tritici*.

Таблица 1. Реакция тест-сортов и линий пшеницы на заражение популяцией *B. graminis* f. sp. *tritici*

Table 1. Reaction of test lines and wheat cultivars to *B. graminis* f. sp. *tritici*

Сорт, линия (проростки)	<i>Pm</i> гены	Балл	Сорт, линия (проростки)	<i>Pm</i> гены	Балл
Axminster / 8Cc	<i>Pm1a</i>	4	Norin 26	<i>Pm10+</i> 15	4
Ulka / 8Cc	<i>Pm2</i>	4	Wembley 14.31	<i>Pm12</i>	0
Asosan / 8Cc	<i>Pm3a</i>	4	BRG 3N	<i>Pm16</i>	4
Chul / 8Cc	<i>Pm3b</i>	3	Amigo	<i>Pm17</i>	3
Sonora / 8Cc	<i>Pm3c</i>	4	XX186	<i>Pm19</i>	4
Khapli / 8Cc	<i>Pm4a</i>	4	к-62165, BR-34	<i>x</i>	3
Armada	<i>Pm4b</i>	4	к-64656, 485ae5	<i>Pm12</i>	0
Hope	<i>Pm5</i>	4	к-64649, Лютесценс 13	<i>PmKu</i>	0
Trp114 / 2 Starke	<i>Pm6</i>	4	к-64433, SW Vals	<i>x</i>	0
Transec	<i>Pm7</i>	4	к-64434, SW Milljet	<i>x</i>	0
Disponent	<i>Pm8</i>	4	к-64435, SW Estrad	<i>x</i>	0
Normandie	<i>Pm1+2+9</i>	3	к-64436, SW Variett	<i>x</i>	1
Penjamo 62	<i>Pm10</i>	4	к-64657, 393 ae9-1	<i>PmSp</i>	1

Таблица 2. Расщепление F<sub>2</sub> по устойчивости к мучнистой росе в фазе проростков  
Table 2. Segregation F<sub>2</sub> for powdery mildew resistance at seedling phase

Комбинация скрещивания	Устойчивость к мучнистой росе		Соотношение устойчивых и восприимчивых растений	$\chi^2$	
	P <sub>1</sub>	P <sub>2</sub>		3 : 1	15 : 1
SW Vals × Сибирка Ярцев.	0	4	87 : 34	0,27	
SW Milljet × Сибирка Ярцев.	0	4	108 : 41	0,51	
SW Vals × SW Milljet	0	0	256 : 0		
Wembley 14.31 × SW Vals	0	0	157 : 10		0,02
Wembley 14.31 × SW Milljet	0	0	177 : 18		2,95
SW Vals × Лютесценс 13	0	0	334 : 27		0,93
SW Milljet × Лютесценс 13	0	0	243 : 17		0,01

Как упоминалось выше, сорта SW Vals и SW Milljet устойчивы к болезни на протяжении всего онтогенеза растений. В полевых условиях в период наибольшего проявления болезни проведен анализ устойчивости к популяции гриба F<sub>2</sub> прямых и обратных скрещиваний SW Milljet × Сибирка Ярцевская и Сибирка Ярцевская × SW Milljet. Сорт Сибирка Ярцевская отличается сильным поражением болезнью с обильным спороношением гриба. Среди F<sub>2</sub> SW Milljet × Сибирка Ярцевская наблюдали соотношение 98 устойчивых растений к 25 восприимчивым, что соответствует теоретическому 3 : 1 ( $\chi^2_{3:1} = 1,43$ ). В обратной комбинации – 75 устойчивых к 49 восприимчивым ( $\chi^2_{3:1} = 1,16$ ). В сумме: 273 устойчивых к 74 восприимчивым растениям ( $\chi^2_{3:1} = 2,49$ ), т. е. у сорта SW Milljet контроль устойчивости к мучнисторосяному грибу в фазе колошения осуществляется одним доминантным геном.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследована устойчивость 132 образцов *T. persicum* и 308 образцов яровой мягкой пшеницы *T. aestivum* к популяции гриба *B. graminis* f. sp. *tritici*. Не поражались мучнистой росой в фазе проростков 35 (26,5%) образцов *T. persicum*. Среди исследованных образцов мягкой пшеницы устойчивым в фазе колошения оказался 21 (6,6%) образец: к-64101, к-64544, к-64555, к-64649, к-64656, к-64657, к-64870, к-64998, к-65016, к-65022, к-64480, к-64277, к-64433, к-64434, к-64435, к-64436, к-64211, к-64212, к-64214, к-64141, к-64138. Выделено 6 (1,6%) образцов *T. aestivum*, устойчивых в проростках и во время колошения: к-64649, к-64656, к-64657, к-64433, к-64434, к-64436.

Фитопатологический тест и генетический анализ выявил идентичность генов сортов SW Vals и SW Milljet, определяющих устойчивость к популяции *B. graminis* f. sp. *tritici* в фазе проростков. Гены этих сортов отличаются от генов *Pm12* и *PmKu* *T. spelta*, интрогрессированных в генотип мягкой пшеницы. Устойчивость к мучнистой росе сорта SW Milljet в фазе колошения контролируется одним доминантным геном. Сорта SW Vals и SW Milljet сохраняют высокую устойчивость к популяции гриба *B. graminis* f. sp. *tritici* в течение ряда лет.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Вьюшков А.А., Мальчиков П.Н., Сюков В.В., Шевченко С.Н. Селекционно-генетическое улучшение яровой пшеницы // Известия Самарского научного центра РАН. Самара. 2008. 536 с.
2. Кривченко В.И., Лебедева Т.В., Пеуша Х.О. Мучнистая роса злаков // Изучение генетических ресурсов зерновых культур по устойчивости к вредным организмам // Методическое пособие. Под ред. Е.Е. Радченко. М.: Россельхозакадемия, 2008. С. 86-105.
3. Лебедева Т.В. Генетика устойчивости пшеницы к мучнистой росе // Идентифицированный генофонд растений и селекция / Под ред. Б.В. Ригина и Е.И. Гаевской. СПб: ВИР. 2005. 527-543.
4. Лебедева Т.В. Генетическое разнообразие мягкой пшеницы *Triticum aestivum* L. по устойчивости к *Blumeria graminis* DC. f. sp. *tritici* Golovin // Информ. Вестник. ВОГиС. 2008. Т. 12. № 4. С. 686-690.
5. Лебедева Т.В., Пеуша Х.О. Генетический контроль устойчивости пшеницы *Triticum monocoocum* L. к мучнистой росе // Генетика. 2006. Т. 42. № 1. С. 1-7.
6. Hao J.F., Liu A.F., Wang J.H., Feng D.S., Gao J.R., Li X.F., Liu S.B., Wang H.G. *Pm23*: a new allele of *Pm4* located on chromosome 2AL in wheat // Theor. Appl. Genet. 2008. V. 117. P. 1205-1212.
7. He R., Chang Z., Jang Z., Juan Z., Zhan H., Zhang., Liu J. Inheritance and mapping of powdery mildew resistance gene *Pm43* introgressed from *Thinopyrum intermedium* into wheat // Theor. Appl. Genet. 2009. V. 118. P. 1173-1180.
8. Hsam S.L.K., Zeller F.J. Breeding for powdery mildew resistance in common wheat (*Triticum aestivum* L.) // The Powdery mildews. A comprehensive treatise. Ed. by Richard R. Bélanger, William R. Bushnell, Aleid J. Dik and Timothy L. W. Carver. APSpress. Minnesota, 2002. P. 219-238.
9. Li G., Fang T., Zhang H., Xie C., Jang T., Sun Q., Liu Z. Molecular identification of a new powdery mildew resistance gene *Pm41* on chromosome 3BL derived from wild emmer (*Triticum turgidum* var. *dicoccoides*) // Theor. Appl. Genet. 2009. V. 119. P. 531-539.
10. Hysing S.-C., Merker A., Ziljerth E., Koebner R.M.D., Zeller F.J., Hsam S.L.K. Powdery mildew resistance in 155 Nordic bread wheat cultivars and landraces // Hereditas. 2007. V. 144. P. 102-119.

11. Luo P.G., Luo H.J., Chang Z.J., Zhang H.J., Zhang M., Ren Z.L. Characterization and chromosomal location of *Pm40* in common wheat: a new gene for resistance to powdery mildew derived from *Elytrigia intermedium* // Theor. Appl. Genet. 2009. V. 118. P. 1059-1064.
12. Nematollahi G., Mohler V., Wenzel G., Zeller F. J., Hsam S.L.K. Microsatellite mapping of powdery mildew resistance allele *Pm5d* from common wheat line IGV1-455 // Euphytica. 2008. V. 159. P. 307-313.
13. Song W., Xie H., Liu Q., Xie C. J., Ni Z.F., Jang T.M., Sun Q.X., Liu Z.Y. Molecular identification of *Pm12* – carrying introgression lines in wheat using genomic and EST-SSR markers // Euphytica. 2007. V. 158. P. 95-102.
14. Song W., Xie C., Du J., Xie H., Liu Q., Ni Z., Jang T., Sun Q., Liu Z. A “one-marker-for-two-genes” approach for efficient molecular discrimination of *Pm12* and *Pm21* conferring resistance to powdery mildew in wheat // Mol. Breeding. 2009. V. 23. P. 357-363.

УДК 577.21:633.11:632.937.14

## УСТОЙЧИВОСТЬ К ВОЗБУДИТЕЛЮ БУРОЙ РЖАВЧИНЫ СОРТОВ ПШЕНИЦЫ, ИСПЫТЫВАЕМЫХ НА ГОССОРТОУЧАСТКАХ СЕВЕРО-ЗАПАДА РФ

**Е. И. Гульяева<sup>1</sup>, Н. В. Алпатьева<sup>2</sup>**

<sup>1</sup>ВНИИ защиты растений, РАСХН, Санкт-Петербург-Пушкин, e-mail: [gullena@rambler.ru](mailto:gullena@rambler.ru)

<sup>2</sup>ВНИИ растениеводства имени Н. И. Вавилова РАСХН, Санкт-Петербург, Россия, e-mail: [alpatievanatalia@mail.ru](mailto:alpatievanatalia@mail.ru)

### РЕЗЮМЕ

Проведена оценка устойчивости к бурой ржавчине в фазе проростков и взрослых растений сортов пшеницы, изучаемых на Северо-Западных ГСУ в 2003–2010 гг. С использованием фитопатологических и молекулярных методов выполнена идентификация у них *Lr*-генов. В результате исследований выявлено 5 сортов с высоким уровнем ювенильной устойчивости и два – с возрастной. Молекулярный скрининг показал наличие у сортов генов *Lr1*, *Lr9*, *Lr10*, *Lr20*, *Lr26*, *Lr34* и *Lr37*.

**Ключевые слова:** пшеница, бурая ржавчина, *Lr*-гены, молекулярные маркеры.

## LEAF RUST RESISTANCE OF WHEAT CULTIVARS UNDER TEST IN THE NORTHWESTERN STATE NURSERIES

**E. I. Gulyaeva<sup>1</sup>, N. V. Alpatieva<sup>2</sup>**

<sup>1</sup>All Russian Institute of Plant Protection, St. Petersburg-Pushkin, e-mail: [gullena@rambler.ru](mailto:gullena@rambler.ru)

<sup>2</sup>N. I. Vavilov All-Russian Research Institute of Plant Industry of RAAS, St. Petersburg, Russia, e-mail: [alpatievanatalia@mail.ru](mailto:alpatievanatalia@mail.ru)

### SUMMARY

Leaf rust resistance of wheat cultivars was evaluated at the plantlet and adult plant phases in the Northwestern state testing nurseries in 2003–2010. Using phytopathological test and molecular markers the identification of *Lr*-genes was conducted. As a result, 5 varieties with high juvenile resistance and two with adult plant resistance were selected. Molecular screening of *Lr* genes in the cultivars revealed the presence of genes *Lr1*, *Lr9*, *Lr10*, *Lr20*, *Lr26*, *Lr34* and *Lr37*.

**Key words:** wheat, leaf rust, *Lr*-genes, molecular markers.

Северо-Западный регион, в том числе Ленинградская область, хотя и не относится к группе основных зернопроизводящих регионов РФ, имеет достаточный потенциал для развития данного направления. Внедрение в сельскохозяйственное производство области современных индустриальных технологий подразумевает научно, экономически и социально обоснованное ведение производства, обеспечивающего сохранение и повышение почвенного плодородия и экологическую безопасность окружающей природной среды. Неотъемлемой частью данной технологии являются возделываемые сорта, которые должны иметь высокую пластичность, отвечать необходимым для зоны морфологическим и технологическим параметрам и обладать устойчивостью к основному патогенному комплексу.

Бурая ржавчина одно из распространенных заболеваний пшеницы во всех регионах ее выращивания, в том числе и Северо-Западном. Для борьбы с болезнью в эпифитотийных ситуациях используется химический метод защиты, т. е. производится обработка посевов фунгицидами, которая наносит определенный вред окружающей среде. Использование устойчивых сортов является альтернативным экологически безопасным методом защиты. В связи с этим, оценка устойчивости к бурой ржавчине является обязательной при испытании новых сортов на Государственных сортоучастках РФ (ГСУ). На Ленинградских и Псковских ГСУ также проводятся такие исследования, устойчивость сортов оценивается на естественном инфекционном фоне. В последние несколько лет в связи с неблагоприятными для развития гриба погодными условиями проведение этой оценки было лимитировано отсутствием болезни или ее слабым развитием. В связи с этим, для адекватной характеристики новых сортов пшеницы требовались дополнительные исследования с использованием искусственного инфекционного фона.

Для грамотного районирования сортов кроме характеристики уровня устойчивости сортов существенное значение имеют сведения об их *Lr*-генах, поскольку зачастую новые сорта, созданные на основе идентичных генов устойчивости, рекомендуются для массового возделывания в нескольких регионах. Классическим примером недооценки этого фактора в России является ситуация с геном *Lr26*, с использованием которого в конце 60-х гг. прошлого века были созданы сорта Аврора и Кавказ. Сорт Кавказ в короткое время стал высеваться на больших площадях в СССР и странах Восточной Европы, что привело к формированию мощного селективного фона для накопления вирулентных клонов, а сложившиеся погодные условия оказались благоприятными для сильнейшего поражения сорта в 1973 году. В настоящее время массовое возделывание сортов с *Lr19* в Поволжье [8], а с 2008 г. - сортов с *Lr9* в Западной Сибири [6] ведет к нарастанию в популяциях клонов гриба, вирулентных к таким сортам.

По состоянию на 2009 г. во всем мире идентифицировано 79 генов устойчивости к бурой ржавчине (*Lr*-гены), 67 из них локализованы и картированы в хромосомах, им присвоен соответствующий *Lr*-символ [27]. Традиционными методами идентификации этих генов служит гибридологический анализ, фитопатологический тест (использование изолятов, маркированных вирулентностью к определенному гену) и анализ родословных, который позволяет выявить используемый источник устойчивости. Принципиально новые возможности появились с начала 1990-х годов с развитием ДНК-технологий, что позволило значительно ускорить процесс выявления *Lr*-генов и перейти на массовый генетический скрининг изучаемого материала. Особую значимость молекулярные маркеры приобрели при идентификации генов устойчивости взрослых растений; высоко эффективных ювенильных генов, идентификация которых затруднена из-за отсутствия в популяции патогена вирулентных изолятов, и малоэффективных генов, получивших широкое использование в стратегиях пирамидирования при создании сортов с неспецифической устойчивостью.

Комплексное использование фитопатологических и молекулярных методов позволяет охарактеризовать тип устойчивости перспективных для районирования сортов и оценить их разнообразие по *Lr*-генам. Полученная информация позволяет провести научно-

обоснованное размещение новых сортов в регионах России и спрогнозировать изменение фитосанитарной ситуации в результате их выращивания. Целью настоящих исследований являлась характеристика сортов пшеницы, испытываемых на Северо-Западных ГСУ, в фазе проростков и взрослых растений и идентификация у них *Lr*-генов с использованием фитопатологического теста и ДНК-маркеров.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

74 сорта пшеницы (42 озимых и 32 яровых), испытываемые на полях Ленинградских и Псковских ГСУ в период 2003–2010 гг., использовали в настоящей работе. Список сортов представлен в табл.1. Контрольные *Lr*-линии (*Lr1-Lr52*) были дополнительно включены для сравнительной оценки при фитопатологическом скрининге сортов и молекулярном тестировании.

Изучаемые сорта и *Lr*-линии оценивали по устойчивости к бурой ржавчине в фазе проростков и взрослых растений. Устойчивость в ювенильной стадии (фаза первого листа) изучали с использованием лабораторного метода инокуляции отрезков листьев [7]. Устойчивость в фазе проростков оценивали с использованием популяций бурой ржавчины различного географического происхождения (европейской, северо-кавказской и азиатской), преимущественно различающихся по вирулентности к генам *Lr1*, *Lr2a*, *Lr15*, *Lr20*, *Lr23*, *Lr26*. Для проведения фитопатологического теста использовали клоны, маркированные вирулентностью к генам *Lr19*, *Lr20* и *Lr26*. Учет типа реакции на заражение проводили на 8-й день после инокуляции по шкале Майнса и Джексона (1926) [25].

Устойчивость взрослых растений изучали на опытном поле ВИР в 2007-2011 гг. (Санкт-Петербург-Пушкин) на искусственном инфекционном фоне, с момента первых симптомов появления болезни. Для создания инфекционного фона проводили опрыскивание делянок суспензий спор, представленных наиболее репрезентативными для данной зоны изолятами. Степень поражения бурой ржавчиной оценивали по шкале Петерсона [5]. Тип реакции устанавливали с помощью модифицированной шкалы, предложенной для изучения устойчивости к ржавчинам в странах СЭВ (1988). В течение вегетационного сезона проводили не менее трех учетов интенсивности поражения: первый – при появлении первых симптомов заболевания, последующие – через каждые семь дней. За основной показатель устойчивости принимали данные последнего учета, когда наблюдалось максимальное проявление болезни. Восемнадцать ПЦР-маркеров использовали для анализа сортов и идентификации у них 13 *Lr*-генов (табл. 2). Наличие гена *Lr1* определяли с использованием SNP-маркера у ограниченного набора сортов, в связи с необходимостью включения в анализ этапа секвенирования, значимо удорожающего процесс идентификации [38]. ДНК выделяли из двух-трех 5-7 дневных проростков пшеницы по методике Дорохова и Клоке [3]. Амплификацию ДНК проводили в реакционной смеси по предложенным авторами протоколам (табл. 2) и при необходимости модифицировали. Объем реакционной смеси для проведения ПЦР составлял 20 мкл и содержал геномную ДНК (50–100 нг), 10х реакционный буфер без MgCl<sub>2</sub> (2 мкл), 50 mM хлористый магний (0,9-1,1 мкл), 2,5 mM смесь дезоксирибонуклеотидфосфатов - dNTP's (1,6 мкл), прямой и обратный праймеры концентрацией 10 пкМ/мкл каждый (по 0,5–1 мкл), фермент Taq-полимеразу (5 ед/мкл) (0,2 мкл). Полимеразную цепную реакцию проводили в амплификаторе MyCycler Thermal Cycler (BioRad, США). Амплифицированные фрагменты разделяли с помощью электрофореза в 1,5% агарозном геле в 1xTBE буфере. Гели окрашивали бромистым этидием и фотографировали в ультрафиолетовом свете. Для оценки размера маркерных фрагментов использовали маркеры 50 п.о., 100 п.о. и 1кб Gene Ruler («Fermentas» и «Axigen»).

Таблица 1. Устойчивость к бурой ржавчине сортов пшеницы в фазе проростков и взрослых растений (опытное поле Пушкинских лабораторий ВИР, 2003-2010 гг.)  
Table 1. Leaf rust resistance of wheat cultivars at the plantlet and adult plant stages (experimental field of Pushkin laboratories of VIR, 2003-2010)

Сорт	Устойчивость в фазе проростков*	Максимальная интенсивность поражения в поле, %	Идентифицированные Lr-гены	Сорт	Устойчивость в фазе проростков*	Максимальная интенсивность поражения в поле, %	Идентифицированные Lr-гены
<b>Озимая пшеница</b>				<b>Яровая пшеница</b>			
Акратос	S	70		ТАУ	S	30-50	Lr1
Актер	S	50		Торрилд	S	20-30	
Аркис	S	30	Lr37	Фантазия	S	20-30	Lr26Lr34
Алпос	S			Цобель	S	30-50	Lr37
Ангелина	S	15-20					
Аристос	S						
Бокрис	S	70		Амир	S	30-50	
Бриллиант	R,MR	70	Lr26	Анюта	S	20	Lr34
Волжанка	S	50		Воронежская 16	S	50-70	Lr10
Волжская 15	S	50-70		Горноуральская	S	80-100	Lr10
Волжская 22	S,MR	50-70		Дарница	S	70-100	
Волжская светлая	S	40		Дарья	S,MR	80-100	Lr20
Галина	S	80-100		Ершовская 33	R,S	0	Lr10Lr26
Дромос	S	30		Злата	S	80-100	Lr10
Завет	S		Lr34	Иргина	S	70-100	
Инна	S	80-100		Ирень	S	70-100	
Комплимент	R,S			Карабалыкская 98	S	80	
Корунд	R,S	70		Кокса	S,MR	15-50	Lr1
Лавина	R	0		Красноуфимская 100	S	30-50	Lr34
Льговская 4	S	80-100		Красноуфимская 95	S	80-100	Lr34
Матрикс	S	80-100		Крепыш	S	30-70	
Мера	S	50-70		Ленинградская 6	S	80-100	
Московская 39	S	70	Lr1	Ленинградская 97	S	80-100	
Немчиновская 57	S	70		Мальцевская 110	S,R	70-90	Lr10
Немчиновская 24	R,S***	0	Lr9	Медведский	S,R	50-700	Lr10
Норд 128	S	50/15**		Мильтрум 63	S	30-50	Lr10
Плутос	S	80	Lr10	Свеча	S	50	
Поэма	R	0		Святая кадриль	S	30-50	
Риги	S	5	Lr37	СН-Рубли	S	80-100	
Русское поле	S	30-50		Триво	S,MR	15-70	Lr20
Самурай	S	30	Lr37	Фаворит	R,MR	0	
Скипетр	S,MR	70-100		Цыбра	S,MR	20	Lr1
Солнечный	S	80-100		Челябинец 2	S	30	Lr10
Спектр	S,MR	50		Энгелина	S	30	
Сплав	R,S***	0	Lr9Lr26Lr34	Эскада 45	S	50	Lr10
Суздальская 2	S	50-70		Эскада 70	R,S	20	Lr10
Сукцес	S	30-50		Эстер	S	30-50	Lr10
Таня	S,R	5-10	Lr26	Этос	S	20-30	

\*R – устойчивость, тип реакции 0; MR – умеренная устойчивость, тип реакции 1-2; S – восприимчивость, тип реакции 3-4.

\*\*Пораженность нижнего/верхнего ярусов.

\*\*\*Восприимчивость только к клонам, вирулентным на линии TcLr9.

Таблица 2. Маркеры *Lr*-генов  
Table 2. Markers of *Lr*-genes

Ген	Праймеры	Последовательность	Литературный источник
<i>Lr9</i>	J 13/1 J 13/2	TCCTTTTATTCCGCACGCCGG CCACACTACCCCAAAGAGACG	[37]
<i>Lr9</i>	SCS5F SCS5R	TGCGCCCTTCAAAGGAAG TGCGCCCTTCTGAACTGTAT	[16]
<i>Lr10</i>	FI2245 Lr10-6/r2	GTGTAATGCATGCAGGTTCC AGGTGTGAGTGAGTTATGTT	[13]
<i>Lr19</i>	GbF GbR	CATCCTGGGGACCTC CCAGCTCGCATACATCCA	[29]
<i>Lr20</i>	STS638-L STS638-R	ACAGCGATGAAGCAATGAAA GTCCAGTTGGTTGATGGAAT	[28]
<i>Lr21</i>	Lr21L Lr21R	CGCTTTTACCGAGATTGGTC TCTGGTATCTCACGAAGCCTT	[19, 15]
<i>Lr24</i>	J09/1 J09/2	TCTAGTCTGTACATGGGGGC TGGCACATGAACTCCATACG	[36]
<i>Lr24</i>	Sr24/12F Sr24/12R	CACCCGTGACATGCTCGTA AACAGGAAATGAGCAACGATGT	[23]
<i>Lr24</i>	Sr24#50F Sr24#50R	CCCAGCATCGGTGAAAGAA ATGCGGAGCCTTCACATTTT	[25]
<i>Lr24</i>	SC-H5/1 SC-H5/2	AGTCGTCCCCGAAGACCCGCTGGA TCGTCCCCTGATGCCATGTAATGT	[14]
<i>Lr25</i>	Lr25F20 Lr25R19	CCACCCAGAGTATAACCAGAG CCACCCAGAGCTCATAGAA	[31]
<i>Lr29</i>	Lr29F24 Lr29R24	GTGACCTCAGGCAATGCACACAGT GTGACCTCAGAACCGATGTCCATC	
<i>Lr26</i>	iag95 F iag95 R	CTCTGTGGATAGTTACTTGAT CGA CCTAGAACATGCATGGCTGTT ACA	[24]
<i>Lr34</i>	csLV34/1 csLV34/2	GTTGGTTAAGACTGGTGATGG TGCTTGCTATTGCTGAATAGT	[35]
<i>Lr35</i>	Sr39F Sr39R	AGAGAGAGTAGAAGAGCTGC AGAGAGAGAGCATCCACC	[34, 30]
<i>Lr37</i>	VENTRIUP LN2	GGCTACTGACCAAGGCT TGCAGCTACAGCAGTATGTACACAAAA	[18]
<i>Lr39/41</i>	GDM35-L GDM35-R	CCTGCTCTGCCCTAGATACG ATGTGAATGTGATGCATGCA	[12]
1AL.1RS & 1BL.1RS	SCM9	TGACAACCC CCTTCCCTCGT TCATCGACGCTAAGGAGGACCC	[40]

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

### Фитопатологический скрининг

В результате лабораторной оценки в фазе проростков среди изученных 74 сортов пшеницы выявлено два высоко устойчивых: Поэма и Лавина (табл. 1). Эти сорта имели тип реакции 0 при заражении всеми популяциями и клонами возбудителя. Сорта Сплав и Немчиновская 24 показали устойчивость к популяциям и клонам, авирулентным к гену *Lr9*, но были восприимчивы к вирулентным тест-клонам. Это предполагает наличие у них гена *Lr9*. Яровые сорта Ершовская 33 и Фаворит преимущественно имели устойчивый тип реакции, однако при заражении отдельными популяциями у них наблюдали единичные пустулы патогена. Анализ изолятов, выделенных из данных пустул, не позволил постулировать *Lr*-гены данных сортов, поскольку их спектр вирулентности не отличался от

используемых в анализе популяций. С помощью тест-клонов, вирулентных и авирулентных к гену *Lr20*, выявлено, что сорта Тризо и Дарья защищены этим геном. Характерным фенотипическим проявлением гена *Lr20* является наличие «пергаментного» хлороза, который может встречаться как при отсутствии пустул возбудителя, так и при их наличии. Наличие (или отсутствие) данного признака у двух выделенных сортов всегда коррелировало с реакцией контрольной линии *TcLr20*. Сорта Бриллиант и Фантазия показали восприимчивость к популяциям и клонам, вирулентным на линии *TcLr26*, но были устойчивы к авирулентным. Данный факт предполагает у них наличие гена *Lr26*.

При оценке устойчивости в фазе взрослых растений в полевых условиях на фоне искусственной инокуляции сборной популяцией патогена высокую степень устойчивости (пораженность 0%) во все года исследований имели сорта Сплав, Немчиновская 24, Лавина, Ершовская 33, Фаворит, Поэма. Аналогичный высокий уровень устойчивости до 2010 г. имели контрольные линии Тэтчер и сорта с генами *TcLr9*, *TcLr19*, *TcLr24*, *TcLr28*, *TcLr29*, *Lr41* (KS90WGRC10), *Lr42* (KS91WGRC11), *Lr43* (KS91WGRC16), *Lr45* (RL6144), *Lr47* (Pavon) и *Lr49* (VL 404). Сорт Риги поражен до 5% и относился к группе среднеустойчивых. Аналогичную степень устойчивости имели линии с генами *TcLr23*, *TcLr37* и *Lr50* (KS96WGRC36). Поражение сортов Ангелина, Дромос, Самурай, Торрилд, Фантазия, Анюта, Мильтрум 63, Цитра, Челябинец, Энгелина, Этос достигало 30% , что позволяет отнести их к группе умеренно восприимчивых. У сорта Норд 128 выявлены значимые различия в пораженности между ярусами: нижний ярус был поражен значительно сильнее (50%) по сравнению с верхним (15%). Аналогичную степень поражения чаще всего имели линии *TcLr13* и *TcLr22*. Все остальные изучаемые сорта характеризовались более высокой интенсивностью поражения по сравнению с данной группой сортов. В табл. 1 показаны максимальные значения интенсивности поражения этих сортов за изучаемый период.

Таким образом, по результатам лабораторной и полевой фитопатологических оценок, относительно высокая степень устойчивости на протяжении всего онтогенеза выявлена у сортов Поэма, Сплав, Лавина, Немчиновская 24, Фаворит. Сорт Ершовская 33 имел высокий уровень возрастной устойчивости. У сорта Риги выявлен умеренный уровень возрастной устойчивости, а у сортов Ангелина, Дромос, Самурай, Торрилд, Фантазия, Анюта, Мильтрум 63, Цитра, Челябинец, Энгелина, Этос – умеренно восприимчивый. С использованием тест-клонов у сортов Немчиновская 24 и Сплав идентифицирован ген *Lr9*, Тризо и Дарья – ген *Lr20*, Бриллиант, Фантазия – ген *Lr26*. Для дополнения результатов фитопатологического теста и идентификации других генов были использованы молекулярные маркеры.

### Молекулярный скрининг

С использованием 18 молекулярных маркеров у изучаемых сортов пшеницы была проведена идентификация 13 генов: *Lr9*, *Lr10*, *Lr19*, *Lr20*, *Lr21*, *Lr24*, *Lr25*, *Lr26*, *Lr29*, *Lr34*, *Lr35*, *Lr37*, *Lr41*. При использовании маркеров генов *Lr19*, *Lr21*, *Lr25*, *Lr29*, *Lr35*, *Lr41*, характерные фрагменты амплификации имелись только у контрольных линий Thatcher – носителей этих генов, что указывает на отсутствие данных генов у изучаемых сортов. Полученные данные согласуются с анализом родословных, согласно которому доноры с этими генами не использовались при создании изучаемых сортов. Результаты согласуются с проведенным нами ранее молекулярным скринингом российских сортов пшеницы, рекомендуемых к возделыванию в РФ, у которых также не выявлены гены *Lr21*, *Lr25*, *Lr29*, *Lr35* и *Lr41* [2]. Эти гены переданы пшенице от близкородственных видов и многие из них сцеплены с признаками, обеспечивающими агрономически негативный эффект, в связи с чем их использование в селекции ограничено [26, 22]. Среди вышеперечисленных генов наибольшее распространение в российских сортах имеет ген *Lr19*, который массово используется при создании сортов в Поволжье.

С помощью STS-праймеров J13, разработанных для идентификации гена *Lr9* [37] и SCAR-праймеров SCS5 [16] продукты амплификации размером 1100 bp обнаружены у

сортов Сплав и Немчиновская 24. Таким образом, результаты молекулярного скрининга согласуются с фитопатологическим тестом. STS-маркер J13 является одним из первых, созданных для идентификации *Lr*-генов у сортов мягкой пшеницы [37]. Высокая специфичность этого маркера при идентификации гена *Lr9* у широкого набора сортов показана многими исследователями [37, 11, 9, 10]. Ген *Lr9* до недавнего времени был одним из эффективных в РФ, однако из-за высокой концентрации сортов – его носителей в регионах Западной Сибири и Урала он утратил там свою эффективность [6]. Таким образом, расширение площадей генетически однородных по данному гену сортов будет способствовать быстрому распространению вирулентных к *Lr9* изолятов и в европейской части РФ.

С использованием маркера J09 гена *Lr24* специфический продукт амплификации с молекулярным весом 310 бп обнаружен только у контрольной линии с геном *Lr24*. У сортов Лавина, Фаворит и Поэма также стабильно амплифицировался фрагмент, но его размер был чуть меньше (рис. 1). Дополнительное использование трех других маркеров (Sr24#12, Sr24#50 и SC-H5) не выявило характерных компонентов у этих и других изучаемых сортов, что показывает отсутствие у них гена *Lr24*. Проведенный нами ранее анализ 250 российских районированных сортов пшеницы также не выявил у них ген *Lr24* [2]. Однако аналогичный фрагмент меньшего размера с маркером J09 был обнаружен у устойчивых сортов Воевода и Белянка (рис. 1). Наличие общего фрагмента с маркером J09 у этих пяти сортов позволяет предположить общую генетическую детерминацию их устойчивости. В большинстве регионов России ген *Lr24* относится к группе эффективных, хотя в близлежащих странах Европы уже имеются сведения о появлении вирулентных к нему изолятов [17].

При идентификации гена *Lr10* с использованием праймеров F12245 и Lr10-6/r2 ампликон с молекулярным весом 310 бп выявлен у озимого сорта Плутос и яровых Воронежская 16, Горноуральская, Ершовская 33, Злата, Мальцевская 110, Мильтрум 63, Медведский, Челябинец 2, Эскада 45, Эскада 70, Эстер. Ген *Lr10* в настоящее время относится к группе генов с преодоленной эффективностью, что, скорее всего, обусловлено его массовым использованием в селекции, как в России, так и за рубежом. В связи с отсутствием в наших исследованиях клонов авирулентных к гену *Lr10*, не удалось провести сравнение результатов фитопатологического теста и молекулярного. Однако большинство названных выше сортов имели высокую степень восприимчивости в полевых условиях и в фазе проростков, что не отрицает наличие у них данного гена. Несмотря на то, что ген *Lr10* в настоящее время относится к группе неэффективных, показано, что его комбинирование с другими *Lr*-генами может способствовать повышению уровня устойчивости [26].

С использованием праймеров STS638-L и STS638-R гена *Lr20* маркерный компонент размером 540 бп выявлялся у сортов Тризо и Дарья. Полученные результаты молекулярного скрининга согласуются с фитопатологическими. Анализ родословной сорта Тризо, также подтверждает наличие гена *Lr20* в генотипе данного сорта. При создании этого сорта использовались сорта Ring и Pompe, у которых имелся *Pm1*, тесно сцепленный с геном *Lr20* (<http://www.vurv.cz>). Ген *Lr20* локализован в длинном плече хромосомы 7A и тесно сцеплен с генами устойчивости к стеблевой ржавчине *Sr15* и мучнистой росе *Pm1* [39, 32]. В настоящее время ген *Lr20* утратил свою эффективность практически повсеместно [26, 20]. В результате оценки линии Tc*Lr20* на опытном поле в 2002–2011 гг. выявлена ее высокая степень пораженности (50–100%) во все годы исследований [1].

Для идентификации гена *Lr26* использовали два маркера. Первый маркер SCM9 [24] являлся универсальным для отбора сортов с 1AL.1RS & 1BL.1RS транслокацией. SCAR-маркер iag95 [40] позволял провести идентификацию генов *Lr26*, *Sr31*, *Yr9*, *Pm8*, которая была передана сорту Кавказ от сорта ржи Петкус. Оба маркера давали четкие характерные фрагменты у контрольных линий Тэтчер с геном *Lr26*. В наших экспериментах характерные компоненты размером 207 п.о. при использовании SCM9 маркера и приблизительно 1000 п.о.

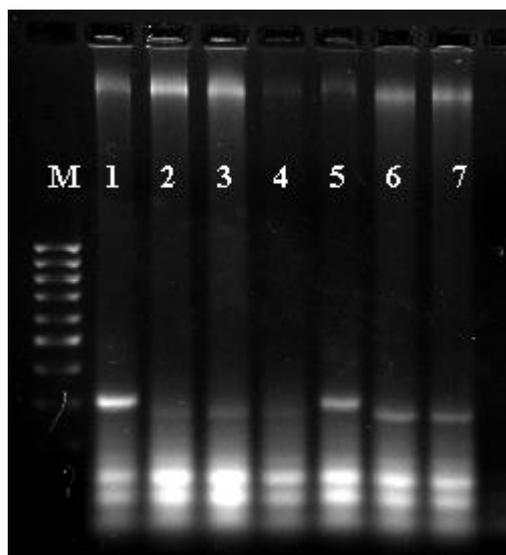


Рис. 1. Идентификация гена *Lr24* с использованием маркера J09

М - маркер молекулярного веса 100bp (Fermentas), 1 и 5 – линия Тэтчер с *Lr24*, 2 – Лавина, 3 – Фаворит, 4 – Поэма, 6 – Воевода, 7 – Белянка.

Fig. 1. Identification of the *Lr24* gene using the marker J09

М – 100bp ladder (Fermentas), 1 and 5 – line Thatcher (*Lr24*), 2 – Lavina, 3 – Favorit, 4 – Poema, 6 – Voevoda, 7 – Beljanka

при использовании *iag95* маркера идентифицированы у сортов Бриллиант, Сплав, Таня, Фантазия, Ершовская 33. Для сортов Бриллиант и Фантазия эти результаты согласуются с фитопатологическим тестом. Массовое использование гена *Lr26* в селекции в конце 60-х гг. прошлого века и последующее возделывание однородных по этому гену сортов на больших площадях привело к формированию мощного селективного фона для накопления вирулентных клонов и сильнейшего поражения сорта Кавказ в 1973 г. В настоящее время вирулентные к гену *Lr26* клоны гриба широко распространены во всех регионах России, а линия *TcLr26* в условиях Северо-Западного региона ежегодно поражается на уровне контрольного восприимчивого сорта Thatcher [1]. В то же время известно, что комбинирование данного гена, например, с *Lr19*, значительно повышает уровень устойчивости [4].

Гены *Lr34* и *Lr37* относятся к группе генов возрастной устойчивости, которые проявляют эффективность на более поздних этапах онтогенеза пшеницы, однако механизм их действия различен. Ген *Lr37* относится к группе генов, обеспечивающих распецифическую устойчивость сортов, а *Lr34* – к группе генов, обеспечивающих частичную (partial) устойчивость, которая характеризуется показателями горизонтальной устойчивости: увеличение латентного периода, снижение числа пустул и их размера [26].

Молекулярный скрининг гена *Lr34* с использованием STS-маркера *csLV34* выявил наличие этого гена у сортов Красноуфимская 95, Корунд, Волжанка, Торрилд, Завет, Сплав, Фантазия, Анюта, Красноуфимская 100 и у положительного контроля линии *TcLr34*. В российских сортах ген *Lr34* получил широкое распространение от сорта Безостая 1, широко используемого в гибридизации пшеницы. Несмотря на то, что устойчивость гена *Lr34* в России утрачена, показано, что комбинация его с другими распецифическими генами, например *Lr13*, значительно повышает уровень полевой устойчивости [21].

С использованием праймеров VENTRIUP и LN2, предложенных для идентификации гена *Lr37*, маркерный компонент размером 262 bp выявлен у сортов Арктис, Риги, Самурай, Цобель и у контрольной линии *TcLr37* (рис. 2). Источником гена *Lr37* является *Aegilops ventricosa* Tausch. Фрагмент хромосомы 2NS *Ae. ventricosa* (25-38 cM), несущий три гена устойчивости *Lr37*, *Yr17* и *Sr38*, был перенесен в хромосому 2AS сорта пшеницы VPM1. Ген

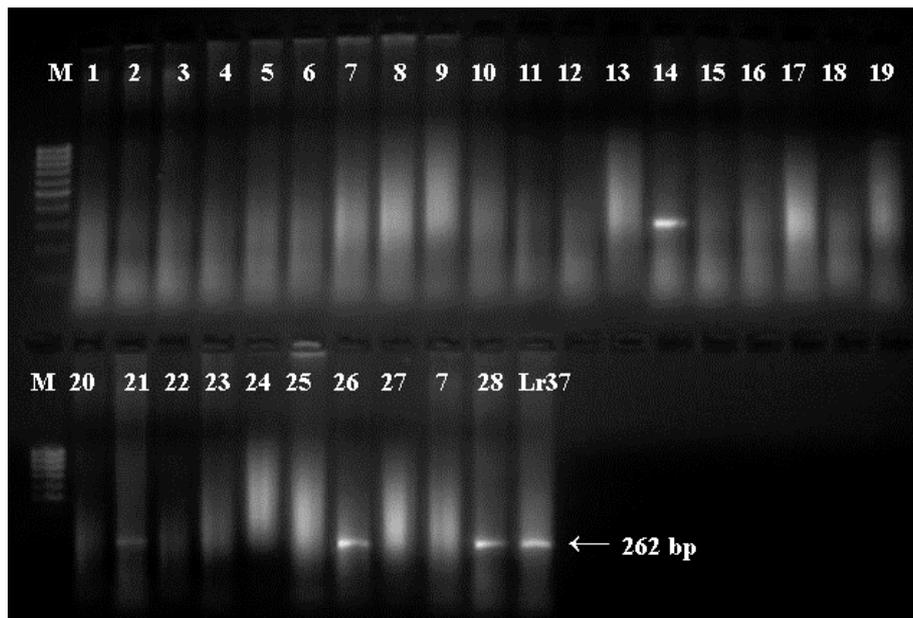


Рис. 2. Идентификация гена *Lr37*

М – маркер молекулярного веса 100bp (Fermentas), 1 – Тризо, 2 – Красноуфимская 95, 3 – Ленинградская 97, 4 – Ленинградская 6, 5 – Дарья, 6 – Этос, 7 – СН-Рубли, 8 – Горноуральская, 9 – Злата, 10 – Инна, 11 – Галина, 12 – Скипетр, 13 – Корунд, 14 – Цобель, 15 – Поэма, 16 – Бриллиант, 17 – Немчиновская 57, 18 – Торрилд, 19 – Норд 128, 20 – Акратос, 21 – Арктис, 22 – Бокрис, 23 – Дромос, 24 – Матрикс, 25 – Плутос, 26 – Риги, 27 – Волжанка, 28 – Самурай, *Lr37* – линия Тэтчер с *Lr37*.

Fig. 2. Identification of the *Lr37* gene.

М – 100bp ladder (Fermentas), 1 – Triso, 2 – Krasnoufimskaja-95, 3 – Leningradskaja 97, 4 – Leningradskaja 6, 5 – Darja, 6 – Etos, 7 – CH-Rubli, 8 – Gornouralskaja, 9 – Zlata, 10 – Inna, 11 – Galina, 12 – Skipetr, 13 – Korund, 14 – Tsobel, 15 – Poema, 16 – Brilliant, 17 – Nemchinovskaja 57, 18 – Torrild, 19 – Nord 128, 20 – Akratos, 21 – Arktis, 22 – Bokris, 23 – Dromos, 24 – Matriks, 25 – Plutos, 26 – Rigi, 27 – Volzhanka, 28 – Samurai, *Lr37* - line Thatcher (*Lr37*).

*Lr37* до недавнего времени относился к группе высокоэффективных во многих странах [26]. Широкое использование сорта VPM1 в селекции ржавчиноустойчивых сортов в Европе привело к массовому распространению данной транслокации в европейских сортах мягкой пшеницы. Возделывание сортов, несущих ген *Lr37*, в Европе привело к утрате его эффективности в конце 2000-х годов [33]. Тем не менее, оценка устойчивости линии Tc*Lr37* в условиях Северо-Запада России в период 2002-2010 гг. продемонстрировала высокую эффективность данного гена. Интенсивность поражения контрольной линии в полевых условиях на искусственном инфекционном фоне колебалась от 0 до 5% [1]. Молекулярный скрининг российских сортов, рекомендуемых к районированию в РФ до 2009 г., выполненный Гультяевой и соавторами [2], не выявил среди них носителей гена *Lr37*. Сорта с ГСУ, выделенные в настоящих исследованиях как носители гена, имеют европейское происхождение и, соответственно, наличие у них данного гена не вызывает сомнения. Аналогичные результаты для сортов Арктис и Цобель были получены Serfling и соавторами [33] при молекулярном скрининге *Lr*-генов у немецких сортов. Проведенная нами оценка полевой устойчивости сортов-носителей гена *Lr37* выявила различия по степени устойчивости между ними и контрольной линией Tc*Lr37*. Показано, что только сорт Риги поражался на уровне линии Tc*Lr37* (до 5%). Остальные сорта-носители гена *Lr37* (Арктис, Самурай, Цобель) имели более высокое поражение

(<30%). Согласно Helguera и соавторов [18] в генотипах некоторых сортов эффективность гена *Lr37* может быть лимитирована наличием гена – супрессора (например, *Anza-Lr37*).

Идентификацию гена *Lr1* проводили у 18 изучаемых сортов с использованием SNP-маркера (Turka et al., 2004). Первоначально на основе RFLP – проб был подобран STS-маркер, однако он не являлся строго специфичным, что потребовало его доработки [13]. М. Турка и соавторы [38], выявив точечную мутацию в нуклеотидной последовательности, тесно связанную с геном *Lr1*, создали SNP-маркер. Секвенирование продуктов амплификации с праймером *Lr1\_98F* позволило определить четыре генотипа (Т, С+Т, С и “0”). Авторами было показано, что встречаемость аллеля Т тесно связана с присутствием гена *Lr1*. В результате проведенного SNP-анализа наличие гена *Lr1* выявлено у сортов Московская 35, ТАУ, Кокса, Цитра.

С использованием комплексного подхода, включающего фитопатологические методы оценки полевой и лабораторной устойчивости, тест-клоны гриба и молекулярные маркеры, охарактеризована устойчивость сортов пшеницы, изучаемых на Ленинградских и Псковских ГСУ в 2003–2010 гг., и проведена идентификация у них *Lr*-генов. Показано, что сорта Поэма, Сплав, Лавина, Немчиновская 24, Фаворит имели высокую степень ювенильной устойчивости. В полевых условиях на фоне искусственного заражения у сорта Ершовская 33 выявлен высокий уровень возрастной устойчивости, у сорта Риги – умеренный. Сорта Ангелина, Дромос, Самурай, Торрилд, Фантазия, Анюта, Мильтрум 63, Цитра, Челябинец, Ангелина, Этос относились к группе умеренно поражаемых сортов. С использованием фитопатологического теста и молекулярных маркеров показано, что устойчивость сортов Немчиновская 24 и Сплав обусловлена *Lr9*. С помощью маркера J09 показан возможный сходный генетический контроль устойчивости к бурой ржавчине у сортов Поэма, Фаворит и Лавина. У сортов с возрастной устойчивостью Арктис, Риги и Самурай выявлен ген устойчивости *Lr37* и определена зависимость проявления его от генотипа. Среди генов с ограниченной эффективностью у изучаемых сортов выявлены гены *Lr1*, *Lr10*, *Lr20*, *Lr26* и *Lr34*. В проведенных исследованиях наблюдалась корреляция результатов фитопатологического теста и молекулярного анализа. Использование ДНК-маркеров позволило дополнительно идентифицировать *Lr*-гены, не определяемые традиционными методами. В целом, комплексный подход позволил более полно охарактеризовать устойчивость к возбудителю бурой ржавчины перспективных для Северо-Запада сортов пшеницы.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Гультяева Е.И., Баранова О.А. Тенденции изменчивости популяций *Puccinia triticina* под влиянием выращиваемых сортов пшеницы и эффективность *Lr*-генов в основных зернопроизводящих регионах РФ // Технология создания и использования сортов и гибридов с групповой и комплексной устойчивостью к вредным организмам в защите растений: СПб:РАСХН, Отделение защиты растений, ГНУ ВНИИЗР. 2010. С.26-48.
2. Гультяева Е.И., Канюка И.А., Алпатьева Н.В. и др. Молекулярные подходы в идентификации генов устойчивости к бурой ржавчине у российских сортов пшеницы // Доклады РАСХН. 2009. №5. С.23-26.
3. Дорохов Д.Б., Клоке Э. Быстрая и экономичная технология RAPD анализа растительных геномов // Молекулярная генетика. 1997. Т 33. №4. С. 443-450.
4. Зубов Д.Е. Селекционная ценность доноров устойчивости яровой мягкой пшеницы к листовой ржавчине в Среднем Поволжье / / Автореф. дис. на соиск. уч. степени канд. с-х наук. Кинель. 2011.
5. Методы селекции и оценки устойчивости пшеницы и ячменя к основным болезням в странах-членах СЭВ. Прага. 1988. 321 с.

6. Мешкова Л.В. и др. Вирулентность патотипов возбудителя бурой ржавчины пшеницы к Thr9 в регионах Сибири и Урала // Вторая Всероссийская конференция «Современные проблемы иммунитета растений к вредным организмам. Санкт-Петербург, 29 сентября-2 октября 2008 г. СПб. 2008.
7. Михайлова Л.А., Квитко К.В. Лабораторные методы культивирования бурой ржавчины. // Микол. и фитопатол. 1970. Т.4. №3. С. 269-273.
8. Сибикеев С.Н., Крупнов В.А. Эволюция листовой ржавчины и защита от нее в Поволжье // Вестник Саратовского госуниверситета им. Н.И. Вавилова. Спецвыпуск. 2007. С. 92-94.
9. Тырышкин Л.Г., Гульяева Е.И., Алпатьева Н.В., Крамер И. Идентификация эффективных генов устойчивости пшеницы *Triticum aestivum* к бурой ржавчине с помощью STS маркеров // Генетика. 2006. Т. 42. № 6. С. 812-817.
10. Урбанович О.Ю., Малышев С.В., Долматович Т.В., Кармель Н.А. Определение генов устойчивости к бурой ржавчине в сортах пшеницы (*Triticum aestivum* L.) с использованием молекулярных маркеров // Генетика. 2006. Т. 42. № 5. С. 675-683.
11. Blaszczyk L., Chelkowski J., Korzun V., et al. Verification of STS markers for leaf rust resistance genes of wheat by seven European laboratories // Cellular and Molecular Biology Letters. 2004. V. 9. P. 805-817.
12. Brown-Guedira G., Singh S. Disease resistance. Leaf rust. *Lr39* <http://maswheat.ucdavis.edu/protoMols/Lr39/index.htm>
13. Chelkowski J., Golka L., Stepien. L. Application of STS markers for leaf rust resistance genes in near-isogenic lines of spring wheat cv. Thatcher // J. Appl. Genet. 2003. V. 44. P. 323-338.
14. Dedryver F., Jubier M.F., Thouverin J., Goyeau H. Molecular markers linked to leaf rust resistance gene *Lr24* // Genome. 1996. V. 39. P. 830-835.
15. Fritz A. Disease resistance. Leaf rust. *Lr21* <http://maswheat.ucdavis.edu/protocols/Lr21/index.htm>
16. Gupta S.K., Charpe A., Koul S., et al. Development and validation of molecular markers linked to an *Aegilops umbellulata*-derived leaf rust- resistance gene, *Lr9*, for marker-assisted selection in bread wheat // Genome. 2005. V. 48. № 5. P. 823-830.
17. Hanzalová A., Huszár J., Herzová E., Bartoš, P. Physiologic specialization of wheat leaf rust (*Puccinia triticina* Eriks.) in the Slovak Republic in 2005, 2006 and 2008 // Czech J. Genet. Plant Breed. 2010. № 46. P. 114-121.
18. Helguera M, Khan I.A, Kolmer J. et al. PCR assays for the *Lr37-Yr17-Sr38* cluster of rust resistance genes and their use to develop isogenic hard red spring wheat lines // Crop Science. 2003. № 43. P. 1839-1847
19. Huang L., Gill B.S. An RGA-like marker detects all known *Lr21* leaf rust resistance gene family members in *Aegilops tauschii* and wheat. // Theor. Appl. Genet. 2001. V 103. № 6-7. P. 1007-1013.
20. Khan R.R., Bariana H.S., Dholakia B.B. et al. Molecular mapping of stem and leaf rust resistance in wheat // Theor. Appl. Genet. 2005. V. 111. № 5. P.846-850
21. Kolmer J.A. Virulence phenotypes of *Puccinia triticina* in South Atlantic States in 1999 // Plant Diseases. 2002. V. 86. P. 288-291
22. Mago R, Zhang P, Bariana H.S. et al. Development of wheat lines carrying stem rust resistance gene *Sr39* with reduced *Aegilops speltoides* chromatin and simple PCR markers for marker-assisted selection // Theoretical and Applied Genetics. 2009. V. 124. P. 65-70
23. Mago R., Bariana H. S., Dundas I. S. et al. Development of PCR markers for the selection of wheat stem rust resistance genes *Sr24* and *Sr26* in diverse wheat germplasm // Theor. Appl. Genet. 2005. V. 111. № 3. P. 496-504.

24. Mago R., Spielmeyer W., Lawrence G.J. et al. Identification and mapping of molecular markers linked to rust resistance genes located on chromosome 1RS of rye using wheat-rye translocation lines. // Theor. Appl. Genet. 2002. V.104. P. 1317–1324.
25. Mains E.B., Jackson H.S. Physiological specialization in leaf rust of wheat, *Puccinia triticina* Erikss. // Phytopath. 1926. № 16. P. 89-120.
26. McIntosh R.A. et al. Wheat rusts: an atlas of resistance genes. CSIRO, Australia, and Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, 1995.
27. McIntosh R.A., Dubcovsky J., Rogers W.J., Morris C., Appels R., Xia X.C. Catalogue of gene symbols for wheat: 2009 Supplement, [www.shigen.nig.ac.jp/wheat/komugi/genes/macgene/supplement2009.pdf](http://www.shigen.nig.ac.jp/wheat/komugi/genes/macgene/supplement2009.pdf)
28. Neu C.H., Stein N., Keller B. Genetic mapping of the *Lr20-Pm1* resistance locus reveals suppressed recombination on chromosome arm 7AL in hexaploid wheat // Genome. 2002. V. 45. P. 737-744.
29. Prins R., Groenewald J., Marais G. et al. AFLP and STS tagging of *Lr19*, a gene conferring resistance to leaf rust in wheat //Theor. Appl. Genet. 2001. V. 103. № 6. P. 618-624.
30. Procunier J. D. Disease resistance. Stem and leaf rust resistance. *Sr39-Lr35* // <http://maswheat.ucdavis.edu/protocols/Lr35/index.htm>
31. Procunier J. D. Disease resistance. Leaf rust resistance. *Lr29-Lr25* // <http://maswheat.ucdavis.edu/protocols/Lr29/index.htm>
32. Sears E.R., Briggie L.W. Mapping the gene *Pm1* for resistance to *Erysiphe graminis* f.sp. *tritici* on chromosome 7A of wheat // Crop Sci. 1969. V. 9. P. 96–97.
33. Serfling A., Krämer I., Lind V. et al. Diagnostic value of molecular markers for *Lr* genes and characterization of leaf rust resistance of German winter wheat cultivars with regard to the stability of vertical resistance // European Journal of Plant Pathology. 2011. V. 130. № 4. P. 559-575
34. Seyfarth R., Feuillet M., Schachermayr G., Winzeler M., Keller B. Development of a molecular marker for the adult plant leaf rust resistance gene *Lr35* in wheat // Theor. Appl. Genet. 1999. V. 99 P. 554-560.
35. Soria M.A., Zhang W., Dubcovsky J. Disease resistance. Leaf Rust Resistance *Lr34 - Yr18* // <http://maswheat.ucdavis.edu/protocols/lr34/index.htm>
36. Schachermayr G., Messemer M., Feuillet M. et al. Identification of molecular markers linked to the *Agropyron elongatum*-derived leaf rust resistance gene *Lr24* in wheat // Theor. Appl. Genet. 1995. V. 90. P. 982-990.
37. Schachermayr G., Siedler H., Gale M.D. et al. Identification and localization of molecular markers linked to the *Lr9* leaf rust resistance gene of wheat // Theor. Appl. Genet. 1994. V. 88. P. 110-115.
38. Tyrka M., Blaszczyk L., Chelkowski J. et al. Development of the single nucleotide polymorphism marker of the wheat *Lr1* leaf rust resistance gene // Cellular&Molecular biology letters. 2004. V. 9. P. 879-889.
39. Watson I.A., Luig N.H. *Sr15* – a new gene for use in the classification of *Puccinia graminis* var. *tritici* // Euphytica. 1966. V. 15. P. 239–250.
40. Weng Y., Azhaguvel P., Devkota R. N., Rudd J. C. PCR-based markers for detection of different sources 1AL.1RS and 1BL.1RS wheat-rye translocations in wheat background // Plant Breeding. 2007. V. 126. P. 482 - 486.

## КОНКУРЕНТОСПОСОБНОСТЬ РАЗЛИЧАЮЩИХСЯ ПО ВИРУЛЕНТНОСТИ ШТАММОВ ВОЗБУДИТЕЛЯ СЕТЧАТОЙ ПЯТНИСТОСТИ ЯЧМЕНЯ

Г. С. Коновалова

Всероссийский научно-исследовательский институт растениеводства имени Н. И. Вавилова РАН, Санкт-Петербург, e-mail: [Konovalova@vir.nw.ru](mailto:Konovalova@vir.nw.ru)

### РЕЗЮМЕ

Изучили конкурентоспособность различающихся по вирулентности и морфоло-культуральным признакам модельных штаммов узкоспециализированного гембиотрофного гриба *Drechslera teres* на питательных средах и восприимчивых сортах ячменя Пиркка и Зазерский 85. Для этого проанализировали пораженность 32 известных по литературе источников устойчивости шестью географически отдаленными популяциями *D.teres*. Выявили 6 форм (к-15811, к-21849, к-25275, Tifang, CI 6388, CI 9820), которые были устойчивы ко всем популяциям. Выделили 10 клонов гриба, различающиеся по морфолого-культуральным свойствам (цвет колоний, спороношение) и по форме поражения листьев ячменя («net», «spot»). Сравнение вирулентности этих штаммов к 6 отобраным образцам ячменя показало, что для исследования представляет интерес линия CI 6388, устойчивая ко всем штаммам кроме А70 и А74. Различающиеся по морфолого-культуральным свойствам вирулентные и авирулентные штаммы (1а-2 и 4b-2) использовали для создания модельных популяций. Смесь споровых суспензий двух штаммов в соотношении 1:1 высевали на питательную среду (после 1, 3 и 5 пассажей по морфологическим признакам определяли принадлежность изолятов к тому или другому штамму) и на растения восприимчивых сортов. По оригинальной методике провели 5 циклов реинокуляции на растениях. После каждого цикла реинокуляции на среде ЧЛМ изолировали грибок, которым заражали опытные сорта. Через 10 дней подсчитывали число различающихся по форме поражения инфекционных пятен. Во всех модельных популяциях после 3 и 5 цикла реинокуляции доминировали авирулентные штаммы, что полностью согласуется с данными, полученными на питательной среде.

**Ключевые слова:** ячмень, *Drechslera teres*, конкурентоспособность, устойчивость, вирулентность.

## COMPARATIVE FITNESS OF BARLEY NET BLOTCH PATHOGEN STRAINS DIFFERING IN VIRULENCE

G. S. Konovalova

N. I. Vavilov All-Russian Research Institute of Plant Industry of RAAS, St.Petersburg, Russia e-mail: [Konovalova@vir.nw.ru](mailto:Konovalova@vir.nw.ru)

### SUMMARY

Comparative fitness of model strains of hemibiotrophic fungus *Drechslera teres* with narrow specialization was studied in nutrient media and susceptible barley varieties Pirkka and Zazerskii 85; the strains differed in virulence, morphological and cultural traits. For this purpose thirty two sources of resistance (according to literature) were screened for net blotch rating after inoculation with 6 geographically distinct populations of *D. teres*. Six forms (k-15811, k-21849, k-25275, Tifang, CI 6388 and CI 9820) were found to be resistant to all populations. Ten fungus clones manifested differences in morphological and cultural traits (colony color, spore production) and in patterns of barley leaf affection («net», «spot»). Comparison of these strains' virulence to selected barley samples showed that the line CI 6388 resistant to all strains except A70 and A74 was promising for the research. Virulent and avirulent strains (1a-2 and 4b-2) differing in morphological and cultural traits were used to make up model populations. A mixture of two strains' spore suspensions (ratio 1 : 1) was plated on a nutrient medium (attribution of the isolates to this or that strain was determined after 1, 3 and 5 reinoculations according to morphological traits). Five cycles of plant reinoculation were carried out by original techniques. After each cycle of reinoculation the fungus used to infest the experimental varieties was isolated. After 10 days the number of infection spots differing in affection patterns was counted. In all model

populations avirulent strains dominated after 3 and 5 cycles of reinoculation, which completely complied with the data obtained on the nutrient medium.

**Keywords:** barley, *Drechslera teres*, comparative fitness, resistance, virulence.

## ВВЕДЕНИЕ

Сетчатая пятнистость, вызываемая грибом *Drechslera teres* Shoem. (Succ.), является одним из наиболее распространенных и вредоносных заболеваний ячменя. В ряде регионов РФ потери урожая восприимчивых сортов ячменя достигали 60% [5, 10].

Симптомы сетчатой пятнистости часто варьируют в зависимости от сорта. Существуют две формы болезни: «net» (темно-коричневые полосы, формирующие сетчатость на листьях инфицированных растений) и «spot» (мелкие, округлые или эллипсоидные темно-коричневые пятна на листьях и стеблях ячменя). Гибридизация 2-х различных форм гриба (f.net x f.spot) успешно проведена в 1977 Смедегардом-Петерсеном (*Smedegard-Petersen V.*) [15]. Анализ гибридного потомства показал, что способность *D.teres* продуцировать «net» и «spot» повреждения контролируются 2-мя парами генов: Ss и Nn, которые наследуются независимо друг от друга.

Выведение устойчивых сортов – самый эффективный и экологически безопасный способ защиты растений от этой болезни. Однако устойчивость сортов обычно оказывается временной из-за возникновения и распространения в природе вирулентных рас патогена. Тем не менее некоторые сорта сохраняют устойчивость к *D.teres* неопределенно долго [2, 16].

Согласно широко распространенным представлениям Я. Ван дер Планка (1972) устойчивость делится на вертикальную (расоспецифическую), контролируруемую олигогенами, и горизонтальную (неспецифическую), которая контролируется полигенно. По мнению Ван дер Планка, главной особенностью горизонтальной устойчивости является отсутствие специфического взаимодействия с различными штаммами возбудителя, в результате чего паразит не может адаптироваться к сорту с горизонтальной устойчивостью [17].

Критерии неспецифической устойчивости к гембиотрофным патогенам, таким как возбудители пятнистостей листьев ячменя, имеют свою специфику. Провести четкую грань между качественной и количественной устойчивостью очень трудно, так как оценка типов реакции (качественный признак) проростков и взрослых растений основана на размере и количестве пятен (количественный показатель) [3].

Имеются многочисленные данные, связывающие агрессивность с вирулентностью. Они привели к противоречивым результатам: «лишняя» (не обязательная для подавления генов устойчивости возделываемых сортов) вирулентность либо снижает агрессивность, либо нейтральна, либо ее повышает [7]. Например, исследования, проведенные с грибом *Helminthosporium turcicum* (возбудитель гельминтоспориоза кукурузы), показали, что конкурентоспособность рас в популяции патогена зависит не от числа «лишних» генов, а от степени агрессивности клонов [14]. В работе О. С. Афанасенко с соавторами (1983) показано, что показатель числа спор на единицу повреждения (критерий агрессивности) сильно варьировал на восприимчивых сортах ячменя в зависимости от используемой расы *D. teres*, но на слабо поражаемом сорте Истринский 3 этот показатель был одинаковый, значительно ниже, чем на восприимчивых сортах и не зависел от расы гриба [4].

Причину длительной устойчивости растений, возможно, следует искать в генетических свойствах патогенов [11]. Для этого нужно сравнить конкурентоспособность штаммов, несущих редко встречающиеся в природных популяциях гены вирулентности к генотипам хозяина с длительной устойчивостью.

К сожалению, в мировой литературе отсутствуют сведения о влиянии на жизнеспособность патогенов природных мутаций генов вирулентности, соответствующих высокоэффективным генам устойчивости растений-хозяев. Неизвестны также исследования, которые бы связывали агрессивность с разной степенью адаптации мутации вирулентности в геноме паразита.

Долго сохраняющаяся устойчивость ячменя может быть объяснена либо отсутствием вирулентных штаммов гриба, либо замедленным развитием этих штаммов, если мутация генов вирулентности, соответствующих высокоэффективным генам устойчивости, связана с понижением жизнеспособности патогена. В системе взаимодействия сорго – обыкновенная злаковая тля (*Schizaphis graminum*) была показана связь редкой вирулентности насекомого с низкой жизнеспособностью [9].

Цель работы – проверить гипотезу о влиянии редко встречающейся вирулентности на жизнеспособность *D. teres* как причину длительной устойчивости ячменя.

Для изучения этого вопроса необходимо было:

- выделить штаммы с редко встречающейся вирулентностью из природных популяций *D. teres*.
- выделить штаммы, генетически маркированные морфологическими признаками и формой инфекционных пятен («net», «spot»).
- сравнить выделенные вирулентные штаммы с авирулентными по скорости роста и интенсивности спороношения на питательных средах.
- разработать лабораторный метод для изучения конкурентоспособности разных по вирулентности штаммов на восприимчивых сортах ячменя.
- сравнить вирулентные клоны с авирулентными по конкурентоспособности на восприимчивых генотипах ячменя в модельных популяциях.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материалом исследования служили 32 источника устойчивости *D. teres*, любезно предоставленных О. С. Афанасенко (ВНИИ защиты растений). Из них 24 образца (к-25275, CI 5401, к-8695, к-25274, к-4306, к-29192, к-20019, к-25078, к-20921, CI 7584, к-19736 Psaknon, к-8721, CI 739 Manchurian, CI 4407-1 Tifang, CI 5809, CI 4922, к-25282 Canadian Lake Shoe, к-21914, к-21840, CI 6388, к-8755, CI 9820, CI 9825, к-21272) выделены О. С. Афанасенко [2] в результате многолетних исследований, 8 образцов (к-2814, к-6904, к-8727, к-11993, к-15811, к-15812, к-18353, к-19979) выявлены нами в 2001 г. (неопубликованные данные).

Для оценки устойчивости использовали 6 популяций гриба *D.teres*, в том числе 4 из России (Пермская, Калужская, Кировская, Ленинградская обл.) и по одной популяции из Финляндии (окрестности Хельсинки) и Казахстана (окрестности г. Алма-Ата). Сборы популяций гриба проведены на экспериментальных полях научных учреждений и производственных посевах.

В нашем распоряжении были также полученные из Австралии листья ячменя с симптомами поражения *D.teres* f. spot и 35 штаммов, представляющих собой аскоспоровое потомство от скрещивания штаммов из России и Канады (H22× 92-179/8), любезно предоставленные Н.В. Мироненко (ВНИИ защиты растений).

Изоляцию гриба из пораженных листьев и получение моноспоровых культур проводили по общепринятым методикам. В качестве питательных сред для культивирования гриба использовали модифицированную среду Чапека с лактозой (ЧЛМ) и синтетическую среду с пептоном (ПП) [6].

Устойчивость образцов ячменя оценивали при искусственном заражении в лабораторных условиях. Отрезки листьев анализируемых образцов помещали на фильтровальную бумагу, смоченную водным раствором бензимидазола (40 мг/л). На поверхность листовых отрезков наносили капли (100 мкл) водной суспензии конидий гриба (5000-7000 спор/мл). Типы реакций растений учитывали на пятый день после инокуляции по шкале: 0 – отсутствие симптомов; 1 – точечные некрозы без хлороза (высокая устойчивость); 2 – некроз ограничен диаметром инфекционной капли без хлороза или с небольшим хлоротическим окаймлением (устойчивость); 2-3 – промежуточный тип реакции (относительная устойчивость); 3 – рас-

пространяющийся по пластинке листа некроз, окруженный хлорозом (восприимчивость); 4 – некроз занимает весь отрезок листа (высокая восприимчивость) [1].

Для изучения конкурентоспособности разных по вирулентности штаммов на растениях разработали лабораторный метод. Отрезки листьев (6-7 см) восприимчивых сортов Пиррка и Зазерский 85 помещали в стерильные чашки Петри на 2 слоя фильтровальной бумаги, смоченной раствором бензимидазола (40мкг/л). Кончики листьев с двух концов прижимали смоченной в бензимидазоле стерильной ватой. На поверхность каждого отрезка наносили на расстоянии друг от друга 2 капли (40мкл) споровой суспензии вирулентных и авирулентных штаммов, смешанных в соотношении 1:1. Работу проводили в ламинарном боксе. Чашки с зараженными листьями помещали в светоустановку. Через 4-5 дней часть листьев с выраженными симптомами сетчатой пятнистости вынимали, подсушивали и оставляли на хранение для дальнейшего анализа. На оставшиеся отрезки листьев с инфекционными пятнами, предварительно опрыснутые стерильной водой, плотно прижимали свежие листья сорта Пиррка и Зазерский 85. Для увеличения контакта между листьями сверху на них накладывали стерильные предметные стекла. Чашки закрывали и оставляли в темноте на сутки. Через сутки верхние отрезки листьев переносили в новые чашки Петри на поверхность фильтровальной бумаги. Нижние листья подсушивали и оставляли на хранение (первый цикл реинокуляции). После первого цикла реинокуляции следует второй, третий, четвертый и пятый.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Первым этапом исследований было выявление сортов с эффективными генами устойчивости к возбудителю сетчатой пятнистости ячменя и выделение генетически маркированных клонов гриба, различающихся по вирулентности, морфолого-культуральным свойствам (цвет, форма и консистенция колоний; цвет конидий; интенсивность спороношения; скорость роста) и по принадлежности к одной из 2-х форм гриба, различающихся по форме инфекционных пятен.

Среди 32 сортов выявили 6 образцов (к-25275, к-21840, к-15811, Tifang, CI 9820, CI 6388), которые были устойчивы практически ко всем популяциям гриба (за исключением восприимчивого к популяции гриба из Алма-Аты образца к-15811 и сорта Tifang, который характеризовался умеренной устойчивостью к популяции патогена из Калужской обл.). Из калужской и алма-атинской популяций гриба выделили моноспоровые культуры гриба (по 10 клонов из каждой популяции), которыми инокулировали 6 выделенных источников устойчивости ячменя. Среди проанализированных клонов обнаружены три клона («Алма-Ата 5», «Алма-Ата 8», «Калуга 7»), которые различались по вирулентности на образцах к-25275, CI 9820, к-15811, а клон «Калуга 7» отличался от остальных и по морфолого-культуральным свойствам (колонии с желтой сердцевинкой и серыми краями, споры желтовато-бурого цвета, спороношение обильное).

Выделили 5 изолятов гриба формы «spot» (P1, P2-1, P2-2, Oz-3, Oz-4) из пораженных округлой пятнистостью листьев ячменя, собранных в Ленинградской области в 2002 г. Однако при повторном заражении восприимчивого сорта Зазерский 85 изолятами P1, Oz-3 и Oz-4 была обнаружена типичная сетчатая пятнистость («net»), а изоляты P2-1 и P2-2 сохранили характеристику «spot». По всей видимости, проявление сетчатой пятнистости в виде округлых пятен зависит от генотипа растения-хозяина и является характеристикой не только изолята гриба, но и растения-хозяина. Из листьев ячменя с симптомами поражения *D. teres* f. spot, полученных из Австралии, выделили 3 изолята (1a-2, 1a-3, 4b-2), которые сохраняли этот признак при повторном заражении восприимчивого сорта Зазерский 85.

Проанализировали также морфолого-культуральные признаки 35 аскоспоровых штаммов. Среди них выделили 2 штамма (A70 и A74). Штамм A70 характеризовался черным цветом колоний и обильным спороношением. Штамм A74 имел колонии светло-серого цвета, войлочный мицелий и хорошее спороношение.

Сравнили вирулентность всех 10 выделенных штаммов гриба (3 штамма из калужской и алма-атинской популяций, 5 штаммов формы «spot», штаммы А70 и А74) к 6 отобраным источникам устойчивости ячменя.

В таблице 1 представлена характеристика штаммов, которые отобрали в качестве модельных штаммов для изучения конкурентных взаимоотношений разных по вирулентности клонов гриба.

Таблица 1. Характеристика штаммов *D. teres* по симптомам поражения растений и морфолого-культуральным признакам  
Table 1. Characteristics of *D. teres* strains according to plant affection symptoms, morphological and cultural traits

Штамм	Форма поражения	Цвет колоний	Спороношение
Алма-Ата 5	Net	Серый	Скудное
Алма-Ата 8	“	“	“
Калуга 7	“	черный, центр желтый	Обильное
А 70	“	Черный	“
А 74	“	серый, центр темно-серый	Хорошее
1a-2	spot	Серый	“
1a-3	“	“	“
4b-2	“	темно-серый	“
P2-1	“	“	“
P2-2	“	“	“

Сравнение вирулентности штаммов гриба к шести отобраным источникам устойчивости ячменя показало, что для нашего исследования представляет интерес линия СИ 6388, устойчивая ко всем штаммам, кроме А70 (табл. 2.). Линия ячменя СИ 6388 характеризуется высокой устойчивостью к разным популяциям *D. teres* в течение многих лет изучения в лабораторных и полевых условиях. Ее можно отнести к образцам ячменя с высокой эффективностью устойчивости, к которым трудно найти вирулентные штаммы. В модельных популяциях на питательных средах со штаммами А70 могут сравниваться авирулентные к СИ 6388 клоны, различающиеся по морфологии колоний, а на листьях ячменя – клоны, обуславливающие поражение «spot».

Из 10 штаммов, изученных по вирулентности и морфолого-культуральным свойствам, отобрали 6: А70, А74, 1a-2, 4b-2, P2-2 и К7-1 (субклон штамма «Калуга-7»). Эти штаммы были вновь проанализировали по вирулентности к устойчивому образцу СИ 6388.

В пяти независимых экспериментах с использованием разных концентраций споровой суспензии (5000, 7000 и 10000 спор/мл) анализировали вирулентность изучаемых штаммов к образцу СИ 6388 по шкале от 0 до 4. Повышенной совместимостью с длительно устойчивой формой обладали штаммы А70 (балл 3) и А74 (балл 2.3). При заражении остальными штаммами наблюдали баллы поражения 1 и 2. Из всех штаммов, изученных по вирулентности, только А70 и А74 можно отнести к штаммам с редкой вирулентностью.

Следующим этапом работы был анализ конкурентоспособности различающихся по вирулентности к образцу ячменя СИ 6388 и морфолого-культуральным признакам 6-ти отобранных модельных штаммов *D. teres* на питательных средах и восприимчивых сортах ячменя, который позволит изучить связь редко встречающейся вирулентности и жизнеспособности патогена при развитии в сапрофитной стадии и на растении.

Таблица 2. Устойчивость образцов ячменя к штаммам *D. teres*  
 Table 2. Resistance of barley accessions to *D. teres* strains

Штамм	Тип реакции на образцах ячменя					
	к- 25275	СІ 9820	к-15811	Tifang	к-21849	СІ 6388
Алма-Ата 5	R*	R	S	R	I	R
Алма-Ата 8	S	R	S	R	R	R
Калуга 7	S	S	R	R	S	R
А 70	S	S	R	S	S	S
А 74	S	S	S	S	I	I
1а-2	R	I	S	I	R	R
1а-3	I	S	R	S	S	R
4b-2	R	I	S	R	I	R
P2-1	I	S	R	S	R	I
P2-2	I	S	R	S	S	R

Примечание: R – устойчивость образца, S – восприимчивость, I – промежуточная реакция

На питательных средах и восприимчивых сортах Пиркка и Зазерский 85 изучали конкурентоспособность штаммов *D. teres*, различающихся по вирулентности к устойчивому образцу СІ 6388, морфолого-культуральным признакам и форме поражения растений.

Конкурентоспособность может зависеть от ряда показателей, например, от интенсивности спороношения штамма, числа спор на единицу площади, скорости роста, величины некроза и т. д. Исследовали скорость роста и интенсивность спороношения модельных штаммов на среде ЧЛМ и ПП. Наиболее жизнеспособными оказались штаммы А70, А74 и P2-2 (табл.3).

Таблица 3. Характеристика штаммов *D. teres* на питательных средах  
 Table 3. Characteristics of *D. teres* strains on nutrient medium

Штамм	ЧЛМ		ПП	
	Размер колоний, мм	Число спор на 1 кв. см	Размер колоний, мм	Число спор на 1 кв. см
А70	65	2650	90	3650
А74	55	550	80	3000
1а-2	55	50	55	250
4b-2	45	300	50	250
P2-2	55	900	80	19100
К7-1	70	50	85	50

Вирулентные и авирулентные штаммы использовали для создания модельных популяций. Смесь споровых суспензий двух штаммов (вирулентного и авирулентного) в соотношении 1:1 высевали на среду ПП и через 10-12 дней культуру гриба полностью соскабливали, получали споровую суспензию и пересевали на новую среду. После 1, 3 и 5 пассажей изоляты высевали на ПП с добавлением Triton-X100 (ограничитель роста колонной), подсчитывали колонии и по морфологическим признакам определяли принадлежность к тому или другому штамму. В опыте также доминировали штаммы А70, А74, P2-2 (табл. 4.). Появление клонов неродительского типа (сегрегантов) связано с нестабильностью признаков либо соматической рекомбинацией в результате гетерокариоза и парасексуального цикла, которая наряду с мутационным процессом являются основными механизмами изменчивости *D. teres* [8].

Таблица 4. Конкуренентоспособность штаммов *D. teres* на питательной среде  
Table 4. Comparative fitness of *D. teres* strains on nutrient medium

Модельная популяция	Соотношение штаммов после пассажей		
	1	3	5
A70 + 1a-2	85 : 117 : 13S	76 : 8 : 13S	74 : 3 : 11S
A70 + 4b-2	66 : 56 : 12S	33 : 9 : 4S	30 : 5 : 3S
A70 + P2-2	21 : 19	86 : 346 : 12S	19 : 36
A70 + K7-1	45 : 14	114 : 29	7 : 0 : 1S
A74 + 1a-2	12 : 29 : 3S	117 : 118 : 29S	29 : 7 : 3S
A74 + 4b-2	14 : 37	95 : 113	13 : 6
A74 + P2-2	14 : 3 : 2S	5 : 106 : 38S	0 : 16 : 3S
A74 + K7-1	42 : 35	20 : 41	19 : 3

Примечание: S – сегрегант

Имеются многочисленные исследования, что у фитопатогенных грибов с сексуальным и парасексуальным циклами в развитии генетическая рекомбинация может приводить к удалению из генотипа гриба вредных мутаций, пересортировке генов, созданию новых генотипов и их функциональному разнообразию [11].

Для изучения конкурентоспособности штаммов на растениях использовали модельные популяции из смеси вирулентных (A70 либо A74, форма поражения «net») и авирулентных штаммов (4b-2 или 1a-2, форма поражения «spot»), смешанных в соотношении 1 : 1. Провели 5 циклов реинокуляции восприимчивых сортов Пиркка и Зазерский 85 патогеном в лабораторных условиях.

После каждого цикла реинокуляции на среде ЧЛМ изолировали гриб, споровой суспензией (10 тыс/мл) которого опрыскивали газоны сортов Пиркка и Зазерский 85 (0,15мл на газон). Через 10 дней подчитывали число различающихся по форме поражения инфекционных пятен.

Данные по двум повторностям показали, что во всех модельных популяциях к концу опыта накапливаются авирулентные штаммы (Табл. 5). Это согласуется с гипотезой Ван дер Планка, что в популяциях фитопатогенных грибов на восприимчивых растениях-хозяевах наибольшую конкурентоспособность имеют авирулентные штаммы [17].

Таблица 5. Конкуренентоспособность штаммов *D. teres* в модельных популяциях на сортах Пиркка и Зазерский 85

Table 5. Comparative fitness of *D. teres* strains in model populations of varieties Pirkka and Zazerskii 85

Популяция	Пиркка			Зазерский 85		
	Соотношение net : spot после реинокуляции растений			Соотношение net : spot после реинокуляции растений		
	1 цикл	3 цикл	5 цикл	1 цикл	3 цикл	5 цикл
A70 (net) + 1a-2 (spot)	26 : 24	111 : 126	104 : 276	93 : 126	46 : 128	93 : 322
A70 (net) + 4b-2 (spot)	103 : 64	75 : 130	83 : 209	74 : 82	111 : 185	56 : 15
A74 (net) + 1a-2 (spot)	145 : 155	90 : 102	117 : 206	50 : 168	109 : 189	65 : 212
A74 (net) + 4b-2 (spot)	95 : 157	50 : 202	21 : 128	75 : 159	14 : 182	18 : 142

Для контроля после 1, 3 и 5 циклов реинокуляции изолировали гриб на ЧЛМ среде и споровую суспензию высевали на ПП среду с добавлением Triton-X100. Подсчитывали выросшие колонии и по морфологическим признакам определяли принадлежность к тому или иному штамму (табл. 6). Во всех модельных популяциях после 3 и 5 цикла реинокуляции доминировали авирулентные штаммы, что полностью согласуется с данными, полученными

на растениях. Не исключена возможность, что доминирование авирулентных штаммов связано с их формой поражения ячменя, поскольку имеются данные о большей агрессивности *D. teres* f. spot по сравнению с формой «net» (устное сообщение О.С. Афанасенко).

Таблица 6. Соотношение штаммов *D. teres* на питательной среде после реинокуляции растений

Table 6. Ratio of *D. teres* strains on nutrient medium after plant reinoculation

Популяция	Соотношение штаммов после реинокуляции растений		
	1 цикл	3 цикл	5 цикл
A70 + 1a-2	45 : 56 : 13S	6 : 26 : 7S	18 : 48 : 10S
A70 + 4b-4	43 : 51 : 9S	23 : 62 : 14S	44 : 105 : 15S
A74 + 1a-2	20 : 30 : 5S	11 : 46 : 7S	11 : 52 : 14S
A74 + 4b- 4	31 : 87 : 27S	13 : 56 : 9S	11 : 26 : 4S

Примечание: S – сегрегант

Полученные данные по изучению конкурентоспособности вирулентных и авирулентных штаммов на питательной среде и на восприимчивых сортах ячменя позволяют сделать вывод, что гены вирулентности *Drechslera teres*, комплементарные эффективным генам устойчивости ячменя, снижают жизнеспособность патогена на восприимчивых растениях. Наши результаты полностью согласуются с данными, полученными К. Леонардом (Leonard, 1980, 1997) и другими авторами при изучении связи генов вирулентности с низкой жизнеспособностью патогенов на восприимчивых растениях-хозяевах [11, 12, 13].

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изучение конкурентоспособности модельных штаммов *Drechslera teres*, различающихся по вирулентности, морфоло-культуральным признакам (цвет колоний, спороношение) и по форме поражения листьев ячменя («net», «spot»), на питательных средах и восприимчивых сортах ячменя Пиркка и Зазерский 85 показало, что во всех модельных популяциях после пяти циклов реинокуляции на растениях доминировали авирулентные штаммы. Полученные данные позволяют сделать вывод, что гены вирулентности узкоспециализированного гемибиотрофного гриба *D. teres*, комплементарные эффективным генам устойчивости ячменя, снижают жизнеспособность патогена на восприимчивых растениях.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Афанасенко О.С. Изучение устойчивости ячменя к возбудителю сетчатого гельминтоспориоза в контролируемых условиях // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 1977. Т. 58. Вып. 3. С. 120-123.
2. Афанасенко О.С. Изменчивость популяций возбудителей гельминтоспориозных пятнистостей ячменя и генетический контроль устойчивости к *Pyrenophora teres* Drechs. // Автореф. дис. ... доктора биол. наук. СПб.: ВИЗР, 1996. 41 с.
3. Афанасенко О.С. Селекционная ценность специфической и неспецифической устойчивости зерновых культур к гемибиотрофным патогенам // Типы устойчивости растений к болезням (Материалы научного семинара). СПб.: ВИЗР, 2003. С. 25-32.
4. Афанасенко О.С., Левитин М.М., Мироненко Н.В. Конкурентоспособность рас в популяциях *Drechslera teres* Ito // Изменчивость фитопатогенных микроорганизмов. 1983. М.: Колос. С. 135-144.

5. *Кашемирова Л.А.* Фитосанитарные диагностические системы защиты от темнобурового и сетчатого «гельминтоспориозов» // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. 1995. 23 с.
6. *Коновалова Г.С., Тырышкин Л.Г.* Методы работы с чистыми культурами грибов // Устойчивость генетических ресурсов зерновых культур к вредным организмам. Методическое пособие. М.: РАСХН, 2008. С. 106-111.
7. *Левитин М.М.* Генетические основы изменчивости фитопатогенных грибов. Л.: Агропромиздат. 1986. 208 с.
8. *Левитин М.М., Коновалова Г.С.* Соматическая гибридизация и изменчивость грибов // Успехи современной генетики. 1994. Вып. 19. С. 49-66.
9. *Радченко Е.Е., Зубов А.А., Берим М.Н.* Влияние генов вирулентности, комплементарных эффективным генам устойчивости сорго, на жизнеспособность обыкновенной злаковой тли *Schizaphis graminum* Rondani (Homoptera, Aphididae) // Энтомологическое обозрение. 2007. Т. 86. Вып. 4. С. 773-780.
10. *Тюлина Л.П.* Вредоносность грибных болезней ячменя на северо-востоке европейской части СССР и меры борьбы с ними // Интенсификация с.-х. производства Кировской области. Пермь, 1980. Т. 68. С. 49-50.
11. *Leach J.E., Cruz C.M.V., Bai J., Leung H.* Pathogen fitness penalty as predictor of durability of disease resistance genes // Annu. Rev. Phytopathol. 2001. V. 39. P. 187-224.
12. *Leonard K.J.* Modelling gene frequency dynamics // In the gene-for-gene relationship in plant-parasite interactions. 1997. Ed. I.R. Crute, E.B. Holub, J.J. Bardon. London: CAB Int. P. 211-230.
13. *Leonard K.J., Czochoz R.J.* Theory of genetic investigations among populations of plants and their pathogens // Annu. Rev. Phytopathol. 1980. V.18. P. 237-258.
14. *Scheifele G.L., Nelson R.R.* Factors affecting the survival of *Trichometasphaeria turcica* (Helminthosporium turcicum) on *Zea mays* // Canad. J. Bot. 1970. V. 48. № 9. P. 1603-1608.
15. *Smedegard-Petersen V.* Isolation of two toxins produced by *Pyrenophora teres* and their significance in disease development of net-spot blotch of barley // Phys. Plant Pathol. 1977. V. 10. P. 209-214.
16. *Steffenson B.J.* Investigation on *Pyrenophora teres* f. *teres*, the cause of net blotch of burley: pathotypes, host resistance, yield loss and comparative epidemiology to *Rhynchosporium secalis* by time series analysis // Ph. D. Thesis. Univ. of California, Davis. 1988. 211 p.
17. *Vanderplank J.E.* Host-pathogen interactions in plant disease. Acad. Press, 1972. 201 p.

УДК 633.11:581.573.4

## ХАРАКТЕРИСТИКА ОБРАЗЦОВ ЯРОВОЙ МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ ИЗ НОВЕЙШИХ ПОСТУПЛЕНИЙ В КОЛЛЕКЦИЮ ВИР ПО УСТОЙЧИВОСТИ К ФУЗАРИОЗУ КОЛОСА

**М. М. Ковалева, Е. В. Зуев, А. Н. Брыкова**

Всероссийский научно-исследовательский институт растениеводства имени Н. И. Вавилова РАСХН, Санкт-Петербург, Россия, e-mail: mmkovaleva62@rambler.ru

### РЕЗЮМЕ

Изложены результаты оценки устойчивости 268 образцов яровой мягкой пшеницы из новых поступлений в коллекцию ВИР к фузариозу колоса на искусственно созданном инфекционном фоне. Сорта с высокой устойчивостью не выявлены, 3,4% образцов отнесены к группе устойчивых, 20,5% изученных форм обладают средней устойчивостью к *Fusarium graminearum*.

**Ключевые слова:** яровая пшеница, фузариоз колоса, устойчивость.

# CHARACTERIZATION OF NEW SPRING BREAD WHEAT ACCESSIONS FROM THE VIR COLLECTION FOR FUSARIUM HEAD BLIGHT RESISTANCE

M. M. Kovaleva, E. V. Zuev, A. N. Brykova

N. I. Vavilov All-Russian Research Institute of Plant Industry of RAAS, St. Petersburg, Russia, e-mail: mmkovaleva62@rambler.ru

## SUMMARY

Two hundred and sixty eight new spring wheat accessions from the VIR collection were evaluated for resistance to Fusarium head blight using artificial infestation. Highly resistant varieties were absent, 3.4% varieties were attributed to the resistant group, and 20.5% of investigated genotypes possessed medium resistance to *Fusarium graminearum*.

**Keywords:** spring wheat, Fusarium head blight, resistance.

## ВВЕДЕНИЕ

Фузариоз колоса (ФК) – особо вредоносное заболевание пшеницы, которое может унести свыше 50% урожая. Помимо уменьшения валового сбора зерна, снижения посевных и хлебопекарных качеств, в зараженном зерне накапливаются опасные для человека и животных фузариотоксины. Заболевание наблюдается во всех регионах возделывания пшеницы. Поражение могут вызвать более 20 грибов из рода *Fusarium* Link., однако в разных зонах возделывания пшеницы обычно доминируют 1–3 вида [3]. Наиболее широко распространены *F. graminearum* Schwabe, *F. avenaceum* (Fr.) Sacc., *F. sporotrichioides* Sherb., *F. poae* (Peck) Wollenw. и ряд других. Результативным и экологически безопасным способом борьбы с заболеванием является выращивание устойчивых к ФК сортов пшеницы.

В настоящее время известно пять типов устойчивости зерновых культур к фузариозу колоса: 1) устойчивость к проникновению, 2) устойчивость к распространению, 3) устойчивость зерен к заражению, 4) толерантность (выносливость) и 5) способность к аккумуляции и деградации токсинов [5]. Ряд авторов объединяет некоторые из этих типов устойчивости [4].

Наиболее часто в селекции используют сорта из Китая (Su-mai 3 и его производные Ning 7840, Ning 8026), Японии (Nobeoka-bozu komugi), Бразилии (Frontana, Encruzilhada), Швейцарии (Agina) и Чехословакии до 1992 г. (Praag 8). Интенсивная селекционная работа проводится в Краснодарском НИИСХ, где созданы устойчивые к ФК сорта и линии: Краснодарская 6, Бианка, 650h648, Дельта, Колос, 4594h370-41 [1]. Однако круг используемых в селекции доноров невелик, поиск новых источников устойчивости остается актуальной задачей. Цель настоящей работы – изучение устойчивости к ФК образцов пшеницы, поступивших в коллекцию ВИР за последние годы.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

На искусственном инфекционном фоне, ежегодно создаваемом на полях Пушкинского филиала ВИР (С.-Петербург), оценили 268 образцов яровой мягкой пшеницы из 28 стран (табл. 1). В качестве инфекционного материала использовали суспензию конидий и гиф патогенных штаммов *F. graminearum*, выделенных из краснодарской популяции гриба. Для оценки устойчивости сортов к проникновению патогена (I тип устойчивости) 10–20 колосьев каждого образца во время цветения опрыскивали суспензией и накрывали зараженные колосья полиэтиленовыми пакетами для создания влажной камеры. Инфекционная нагрузка составляла  $10^5$  КОЕ/мл (колониеобразующие единицы, т. е. мицелий, макроконидии, аскоспоры). Интенсивность инфекционного фона определяли по степени поражения контрольных сортов. В качестве восприимчивых контролей высевали сорта Rena (к-57043, Чехословакия до 1992 г.) и Мильтрум 63 (к-64566, Россия, Московская обл.), в качестве устойчивых – Su-

mai 3 (к-62871, Китай) и Nobeoka-bozu komugi (к-60348, Япония), а также районированный сорт Ленинградская 97 (к-62935, Россия, Ленинградская обл.) со средней степенью устойчивости. На 18–21 день после инокуляции учитывали число пораженных колосков в колосе и поражение контрольных сортов. Для каждого образца рассчитывали средний процент поражения по всем инокулированным колосьям. Образцы относили к той или иной группе в соответствии со шкалой [2]:

- 1 – высокая устойчивость, средняя пораженность колоса до 10%;
- 2 – устойчивость, средняя пораженность колоса 11–25%;
- 3 – средняя устойчивость, средняя пораженность колоса 26–50%;
- 4 – умеренная восприимчивость, средняя пораженность колоса 51–75%;
- 5 – восприимчивость, средняя пораженность колоса свыше 75%.

Развитие заболевания у пшеницы зависит от температуры и влажности воздуха в период от выхода в трубку и до полного созревания зерна, поэтому результаты оценки устойчивости образцов по годам могут сильно различаться. Поскольку экспрессия устойчивости модифицируется условиями опыта, данные представляли в форме отношения результатов, полученных по повторностям для опытного образца, в долях от средней пораженности контрольного сорта. Образцы, поражение которых соответствовало баллам 4 и 5, исключали из дальнейших экспериментов. Выделившиеся по устойчивости образцы изучали в течение 3–5 лет.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты экспериментов свидетельствуют о достаточно высоком полиморфизме 268 образцов по устойчивости к ФК (табл. 1). Сорта с высокой устойчивостью к патогену не выявлены, 3,4% образцов отнесены к группе устойчивых, 20,5% изученных форм обладают средней устойчивостью к *F. graminearum*. Большинство сортов (76,1%) проявили умеренную восприимчивость и восприимчивость к патогену. Устойчивые сорта поступили в коллекцию ВИР из пяти стран мира, а также из Московской, Самарской, Новосибирской, Омской и Тюменской областей России, а так же из Алтайского края. Изученный материал представлен в основном современными селекционными сортами.

Таблица 1. Устойчивость образцов яровой мягкой пшеницы к ФК в зависимости от их происхождения (Пушкин, 2004–2010)

Table 1. Resistance of spring bread wheat accessions to Fusarium head blight in connection to their origin (Pushkin, 2004–2010)

Происхождение	Изучено образцов	Распределение образцов по устойчивости				
		1	2	3	4	5
Россия	118	-	4	19	78	17
Украина	10	-	-	3	4	3
Беларусь	4	-	-	-	3	1
Швеция	5	-	-	1	4	-
Нидерланды	1	-	-	-	-	1
Германия	2	-	-	-	-	2
Чехия	3	-	-	-	3	-
Польша	4	-	-	2	2	-
Сербия	1	-	-	-	-	1
Армения	2	-	-	-	2	-
Сирия	3	-	-	-	-	3
Казахстан	10	-	-	4	6	-
Индия	2	-	-	-	1	1

Окончание табл.1

Происхождение	Изучено образцов	Распределение образцов по устойчивости				
		1	2	3	4	5
Непал	1	-	-	-	1	-
Монголия	2	-	-	-	2	-
Китай	14	-	1	8	3	2
Япония	2	-	2	-	-	-
Вьетнам	1	-	1	-	-	-
Марокко	1	-	-	-	1	-
Тунис	1	-	-	1	-	-
Египет	1	-	-	-	1	-
Канада	16	-	-	6	9	1
США	2	-	-	-	2	-
Мексика	10	-	-	2	6	2
Бразилия	5	-	-	2	2	1
Чили	4	-	-	-	2	2
Аргентина	14	-	-	4	5	5
Австралия	29	-	1	3	10	15
ВСЕГО (шт./%)	268	0	9/3,4	55/20,5	147/54,8	57/21,3

Наиболее популярный донор устойчивости Sumai 3 был отобран из потомства средне-восприимчивых сортов Taiwanmai и Funo [6]. В нашей работе высокоустойчивые формы также не были выявлены, однако образцы, проявившие устойчивость на жестком инфекционном фоне в течение ряда лет, могут быть ценным материалом для селекции. В результате многолетнего изучения выделили 6 образцов, поражение которых не превышало трех баллов (табл. 2).

Таблица 2. Устойчивые к ФК образцы яровой мягкой пшеницы по многолетним данным

Table 2. Spring bread wheat accessions with Fusarium head blight resistance

Номер по каталогу ВИР	Образец	Происхождение	Устойчивость, балл						
			2004	2005	2006	2007	2008	2009	2010
64236	Local	Вьетнам	2	2	1	2	-	2	-
64441	Saikai 165	Япония	-	-	2-3	2	-	2	-
64442	Toikai 63	Япония	-	-	1	1	-	1	2
64453	Алтайская 98	Алтайский край	-	-	2-3	2	-	2	3
64456	Алтайская 99	Алтайский край	-	-	2	2	-	2	-
64599	Тулун 15	Иркутская обл.	-	-	-	2	2	1	2

В последнее время особый интерес вызывают образцы со II типом устойчивости (устойчивость к распространению), при котором заболевание не распространяется на соседние неинфицированные колосья. Для нахождения таких сортов необходим иной метод заражения – инокуляция центрального колоска в колосе. В дальнейшем следует оценить II тип устойчивости у выделенных нами сортов.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Аблова И.Б., Тархов А.С.* Генетика устойчивости пшеницы к фузариозу колоса // Вторая Всероссийская конференция «Современные проблемы иммунитета растений к вредным организмам». СПб, 29 сентября-20 октября 2008. С. 102-104.

2. Ковалева М.М., Гагкаева Т.Ю. Фузариоз колоса // Устойчивость генетических ресурсов зерновых культур к вредным организмам. Методическое пособие. М.:РАСХН, 2008. С. 151-184.
3. Левитин М.М., Иващенко В.Г., Шупилова Н.П., Гагкаева Т.Ю. О видовом и внутривидовом разнообразии грибов рода *Fusarium* на зерновых культурах // Современные проблемы микологии, альгологии и фитопатологии. 1998. С. 64-66.
4. Chen J., Griffiez C.A., Pridgen T., Chappell M., Snaw J. Assessment and rational utilization of scab resistance sources in the Virginia wheat breeding program // Proc. Intern. Symp. on Wheat Improvement for Scab Resistance, 5-11 May, 2000, Suzhou and Nanjing, China. 2000. P. 25-27.
5. Mesterhazy A. Types and components of resistance to *Fusarium* head blight of wheat // Plant Breeding. 1995. V. 114. № 5. P. 377-386.
6. Zheng D. Use of Italian wheat varieties in China // Genet. Resour. Crop Evol. 1993. V. 40. № 3. P. 137-142.

УДК 633.16:632.732:581.573.4

## АНТИБИОЗ СОРТОВ ЯЧМЕНЯ К ОБЫКНОВЕННОЙ ЧЕРЕМУХОВОЙ ТЛЕ

**Е. Е. Радченко**

Всероссийский научно-исследовательский институт растениеводства имени Н. И. Вавилова РАСХН, Санкт-Петербург, Россия, e-mail: [Eugene\\_Radchenko@rambler.ru](mailto:Eugene_Radchenko@rambler.ru)

### РЕЗЮМЕ

В лабораторных экспериментах изучали антибиоз десяти сортов ячменя к обыкновенной черемуховой тле (*Rhopalosiphum padi* L.). Определяли продолжительность личиночного развития, плодовитость самок за 5 дней репродукции и число тлей на 10-й день после изоляции пяти личинок на растениях в сосудах с почвой либо выращенных на вате. Наиболее высоким антибиозом к фитофагу обладали сорта Ludo и Norma. На этих образцах по сравнению с другими сортами во всех вариантах опыта тля развивалась медленнее, а плодовитость насекомого была существенно снижена. Выявлена тесная корреляция между результатами экспериментов с использованием растений на вате и в почве ( $r = 0,68 - 0,88$ ). При оценке антибиоза растений на вате снижается варьирование признаков и, следовательно, повышается точность результатов.

**Ключевые слова:** ячмень, *Rhopalosiphum padi*, антибиоз.

## ANTIBIOSIS OF BARLEY VARIETIES TO BIRD CHERRY-OAT APHID

**E. E. Radchenko**

N. I. Vavilov All-Russian Research Institute of Plant Industry of RAAS, St. Petersburg, Russia, e-mail: [Eugene\\_Radchenko@rambler.ru](mailto:Eugene_Radchenko@rambler.ru)

### SUMMARY

Antibiosis of 10 barley varieties to bird cherry-oat aphid (*Rhopalosiphum padi* L.) was studied in the laboratory experiments. The aphid's pre-reproductive period duration, number of progeny per a female in 5 days, the aphid number at the 10<sup>th</sup> day after 5 larvae isolation on seedlings growing on cotton wool and soil were assessed. Varieties Norma and Ludo had the highest level of antibiosis to the aphid. In all variants of the test the aphid developmental growth moved slowly and fecundity of the insect was essentially lower in these varieties than the others. High positive correlation between indexes of resistance after use of different sub-

strates for plant growth was revealed ( $r = 0.68 - 0.88$ ). When cotton wool was used as substrate, the empirical variance of the indexes was lower than that on the soil substrate.

**Keywords:** barley, *Rhopalosiphum padi*, antibiosis.

Согласно общепринятой классификации типов (категорий, механизмов) устойчивости растений к членистоногим Р. Пайнтера [1] выделяют антибиоз (неблагоприятное воздействие на жизнеспособность насекомого при питании), непередпочитаемость (отвергание растения при возможности выбора) и толерантность = выносливость. В настоящее время вместо определения «непередпочитаемость», которое обозначает реакцию насекомого, чаще используют термин «антиксеноз», предложенный М. Kogan, E.F. Ortman [6].

Антибиоз – основной тип устойчивости. Большинство экспериментов по изучению антибиоза предусматривает индивидуальную изоляцию тлей. Испытываемые растения данного образца выращивают по одному в сосудах до фазы двух листьев. Всходы заселяют 1–5 бескрылыми самками и изолируют. Через сутки имаго и молодых личинок (кроме одной) удаляют. За развитием оставшейся личинки производят ежедневные наблюдения. После начала репродуктивного периода ежедневно или один раз в два дня подсчитывают и удаляют отрождающихся личинок. В результате экспериментов можно определить: продолжительность преимагинального периода (в том числе и продолжительность развития каждого возраста личинок), репродуктивный и пострепродуктивный периоды в днях, плодовитость самок, смертность насекомых, массу и размеры их тела, особенности поведения вредителей на различных сортах и т.п. Большинство исследователей рекомендует подобные опыты проводить в 10 – 20 повторностях [9, 11–13]. Известно, что тли наиболее плодовиты в начальной фазе репродуктивного периода [3], поэтому многие исследователи определяют не общую плодовитость самок, а число отрожденных нимф за определенный промежуток времени (обычно 5–7 дней). В данных экспериментах также должно быть не менее десяти повторностей [5].

Известно, что на устойчивость зерновых культур к тлям воздействует целый ряд факторов: температурный режим, влажность воздуха, уровень минерального питания растений, почвенная инфекция и пр. [4, 8, 10]. В связи с этим лабораторные эксперименты следует проводить в контролируемых условиях, тщательно готовить и довольно часто заменять почву либо использовать искусственный субстрат. Так, J. Morgan с соавторами [7] для того, чтобы элиминировать влияние на устойчивость растений возможной неоднородности почвы, получали проростки на вермикулите, затем переносили их в контейнеры с питательным раствором и изолировали на растениях тлей.

Ранее нами был предложен метод оценки антибиоза, который практически полностью исключает воздействие варьирующих условий на растения и вредителей [2]. В этих опытах изучали антибиоз к обыкновенной черемуховой тле (*Rhopalosiphum padi* L.) всходов различных видов пшеницы, выращенных на смоченной водой вате. В ходе настоящих экспериментов оценивали возможность применения аналогичного подхода для оценки устойчивости ячменя к этому насекомому.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В двух вариантах опыта на смоченную водой вату, помещенную в половинки чашек Петри, раскладывали по одному проросшему здоровому зерну оцениваемого образца. Примерно через 3–5 дней всходы заселяли двумя бескрылыми самками тли и изолировали стеклами от фонарей «летучая мышь». На следующий день имаго удаляли и в одном варианте оставляли одну личинку на растении, в другом – 5. В первом варианте для установления начала репродуктивного периода садки просматривали два раза в день, а затем определяли плодовитость индивидуально изолированной тли за период, равный минимальной продолжительности преимагинального развития личинок (5 дней). Во втором варианте определяли лишь число тлей на 10-й день после изоляции пяти личинок. При необходимости в чашки

подливали воду. В 3-м и 4-м вариантах опыта осуществляли аналогичные операции, однако в качестве субстрата использовали нестерильную смесь почвы, песка и торфа в соотношении 3:1:1. Садки размещали в световом зале с автоматически поддерживаемыми температурным и световым режимами на светоустановке, оборудованной лампами дневного света ЛДС-80. Поддерживалась температура 22–24°C, освещенность составляла 10–12 тыс. лк при 16-часовом фотопериоде. В каждом варианте было 20 повторностей.

Материалом для исследований служили 10 сортов ярового и озимого ячменя, любезно предоставленных доктором Э. Шлепаке (Институт Ю. Кюна, г. Кведлинбург, Германия). Насекомых разводили на проростках сорта пшеницы Ленинградка, изолированных с помощью фонарных стекол в кювете, выстланной влажной ватой. Перед началом эксперимента тлей предварительно размножали в течение двух поколений на растениях испытываемых образцов, а затем переносили самок на соответствующий сорт для получения одновозрастных личинок. Использовали клон *R. padi*, выделенный из популяции, собранной на полях Пушкинского филиала ВИР (С.-Петербург).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Наиболее высокой устойчивостью во всех экспериментах характеризовался сорт Норма (табл. 1). Плодовитость насекомого на образце Ludo несколько выше, однако развитие тли было существенно замедлено (преимагинальный период составлял 7,8 – 8 дней), что и обусловило высокий уровень антибиотической устойчивости этого сорта в опытах с изоляцией пяти личинок. На сорте Cornelia тля развивалась также довольно долго (преимагинальный период 7,2 – 7,5 дней), однако плодовитость оказалась высокой (19,4 – 21,7 личинок). По критерию «число тлей на 10-й день после изоляции пяти личинок», который интегрирует как преимагинальное развитие, так и плодовитость насекомых, данный сорт был близок к наиболее устойчивым формам. Не исключено, что в ряде случаев продолжительность преимагинального развития и плодовитость насекомых контролируется различными генетическими

Таблица 1. Показатели антибиотической устойчивости сортов ячменя к клону обыкновенной черёмуховой тли.

Table 1. Parameters of antibiotic resistance to bird cherry-oat aphid clones in barley varieties

Сорт	Продолжительность преимагинального периода, дней		Плодовитость самок за пять дней репродукции		Число тлей на 10-й день после изоляции пяти личинок	
	растения на вате	растения в почве	растения на вате	растения в почве	растения на вате	растения в почве
Barke	6,6 бвг*	7,2 в	24,0 г	22,8 г	75,6 г	67,1 бвг
Bonita	6,1 а	6,3 аб	19,1 б	22,9 вг	68,6 бвг	74,4 вг
Cecilia	6,5 абв	6,5 аб	19,7 бв	18,9 бв	75,8 г	76,9 г
Cornelia	7,2 д	7,5 вг	21,7 бвг	19,4 бвг	64,7 абв	64,9 бв
Horma	7,0 гд	7,2 в	15,8 а	14,2 а	57,5 а	53,2 а
Intro	7,2 д	7,4 вг	22,6 вг	21,9 вг	72,7 вг	73,3 вг
Kinnan	6,4 аб	6,0 а	22,1 бвг	22,2 вг	70,8 бвг	74,1 вг
Ludo	8,0 е	7,8 г	19,2 б	18,0 аб	56,6 а	59,1 аб
Selecta	7,0 вгд	7,2 в	19,2 б	16,4 аб	62,4 аб	61,2 аб
Tunica	6,5 аб	6,5 б	13,8 а	18,1 аб	69,0 бвг	67,3 бвг

\*Различия между сортами, обозначенными одинаковыми буквами по вертикали, несущественны по многогранговому критерию Дункана ( $P < 0,01$ ).

системами. Пожалуй, наименее устойчивым оказался сорт Kinnan, на котором тля развивалась быстро и обладала высокой плодовитостью

Выявлена высокая положительная корреляция ( $r = 0,68 - 0,89$ ) между показателями антибиотической устойчивости при использовании различных субстратов для растений (вата, почва). В большинстве случаев наблюдали также довольно тесную отрицательную корреляцию продолжительности развития насекомых с остальными показателями антибиоза (табл. 2).

Таблица 2. Коэффициенты корреляции показателей антибиоза ячменя к обыкновенной черёмуховой тле при использовании различных методов оценки устойчивости.  
Table 2. Correlation coefficients between the parameters of barley antibiosis to bird cherry-oat aphid assessed by different methods of resistance evaluation

Вариант опыта	Плодовитость самок за 5 дней репродукции (вата)	Плодовитость самок за 5 дней репродукции (почва)	Число тлей на 10-й день после изоляции пяти личинок (вата)	Число тлей на 10-й день после изоляции пяти личинок (почва)	Продолжительность преимагинального периода (вата)
Плодовитость самок за 5 дней репродукции (почва)	0,68	---			
Число тлей на 10-й день после изоляции пяти личинок (вата)	0,46	0,72	---		
Число тлей на 10-й день после изоляции пяти личинок (почва)	0,39	0,77	0,85	---	
Продолжительность преимагинального периода (вата)	0,05	-0,43	-0,63	-0,61	---
Продолжительность преимагинального периода (почва)	0,18	-0,33	-0,49	-0,63	0,89

При использовании ваты в качестве субстрата для выращивания растений наблюдалось снижение варьирования изучаемых показателей (табл. 3). Наиболее высокая дисперсия характерна для критерия «число тлей на десятый день после изоляции пяти личинок». Коэффициент вариации зависит от абсолютной величины изучаемых признаков, поэтому его величина в данном случае меньше, чем для плодовитости насекомых. Считается, что варьирование значительное в случаях, когда коэффициент вариации превышает 20%. Низкое и среднее варьирование наблюдали в вариантах опыта с использованием растений, выращенных на вате. Очевидно, что повышенное варьирование было связано, прежде всего, с влиянием почвы на результаты опыта.

Высокое варьирование может быть вызвано не только влиянием среды, но и гетерогенностью исследуемых сортов по признаку устойчивости. Число тлей на десятый день после изоляции пяти личинок – наиболее информативный критерий антибиоза, средовые колебания в меньшей степени влияют на его величину. Высокая дисперсия была характерна для сорта Intro как в опыте с растениями на вате, так и в эксперименте с растениями в почве. Корреляционный анализ выявил сильную связь между дисперсиями в двух вариантах опыта с изоляцией пяти личинок ( $r = 0,52 \pm 0,3$ ). Очевидно, изучаемые формы гетерогенны по устойчивости к вредителю.

Таблица 3. Характеристика варьирования показателей антибиотической устойчивости ячменя к обыкновенной черёмуховой тле

Table 3. Variation in parameters of antibiotic resistance to bird cherry-oat aphid in barley varieties

Вариант опыта	Продолжительность преимагинального периода, дней		Плодовитость самок за 5 дней репродукции		Число тлей на 10-й день после изоляции пяти личинок	
	S <sup>2</sup>	V	S <sup>2</sup>	V	S <sup>2</sup>	V
Растения на вате	2,69	7,14	11,97	17,10	103,10	14,96
Растения в почве	3,03	7,74	15,02	20,19	149,00	18,23

Условные обозначения: V – коэффициент вариации; S<sup>2</sup> – дисперсия.

Таким образом, способ оценки антибиоза всходов, выращенных на вате, является более корректным методом по сравнению с общепринятой оценкой ювенильной устойчивости. Одновременно с повышением точности результатов значительно снижается трудоемкость проведения опытов. Устойчивый к обыкновенной черемуховой тле сорт Ludo может быть рекомендован для селекции на устойчивость к вредителю.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Пайнтер Р.* Устойчивость растений к насекомым. М.: Изд-во иностранной литературы, 1953. 442 с.
2. *Радченко Е.Е.* Лабораторный метод оценки антибиотической устойчивости зерновых культур к тлям // Сб. науч. тр. по прикл. бот., ген и сел. Л. 1987. Т. 110. С. 109-110.
3. *Chaudhary J.P., Ramzan M., Atwal A.S.* Preliminary studies on the biology of wheat aphids // Indian J. Agr. Soi. 1969. V. 39. № 7. P. 672-675.
4. *Haseman L.* Influence of soil mineral on insects // J. Econ. Entomol. 1946. V. 39. № 1. P. 8-11.
5. *Hsu S.-J., Robinson A.G.* Resistance of barley varieties to the aphid *Rhopalosiphum padi* (L.) // Can. J. Plant Sci. 1962. V. 42. № 2. P. 247-251.
6. *Kogan M., Ortman E.F.* Antixenosis – a new term proposed to define Painter's "non-preference" modality of resistance // Bull. Entomol. Soc. Amer. 1978. V. 24. P. 175-176.
7. *Morgan J., Wilde G., Johnson D.* Greenbug resistance in commercial sorghum hybrids in the seedling stage // J. Econ. Entomol. 1980. V. 73. № 4. P. 510-514.
8. *Painter R.H.* Some ecological aspects of the resistance of crop plants to insects // J. Econ. Entomol. 1954. V. 47. № 6. P. 1036-1040.
9. *Schuster D.J., Starks K.J.* Greenbugs: components of host-plant resistance in sorghum // J. Econ. Entomol. 1973. V. 66. № 5. P. 1131-1134.
10. *Singh S.R., Painter R.H.* Effect of temperature and host plants on progeny production of four biotypes of corn leaf aphid, *Rhopalosiphum maidis* // J. Econ. Entomol. 1964. V. 57. № 3. P. 348-350.
11. *Teetes G.L., Schaefer C.A., Johnson J.W.* Resistance in sorghums to the greenbug; laboratory determination of mechanisms of resistance // J. Econ. Entomol. 1974. V. 67. № 3. P. 393-396.
12. *Webster J.A., Starks K.J., Burton R.L.* Plant resistance studies with *Diuraphis noxia* (Homoptera: Aphididae), a new United States wheat pest // J. Econ. Entomol. 1987. V. 80. № 4. P. 944-949.
13. *Wilson R.L., Starks K.J., Pass H., Wood E.A.* Resistance in four oat lines to two biotypes of the greenbug // J. Econ. Entomol. 1978. V. 71. № 6. P. 886-887.

## МОЛЕКУЛЯРНЫЙ СКРИНИНГ КОЛЛЕКЦИИ САЛАТА (*LACTUCA*) НА ПРИСУТСТВИЕ ГЕНОВ *Dm3* И *Dm4*, КОНТРОЛИРУЮЩИХ УСТОЙЧИВОСТЬ К *BREMIA LACTUCAE*

**И. Н. Анисимова, Л. И. Шашилова, Н. А. Авалкина**

Всероссийский научно-исследовательский институт растениеводства имени Н. И. Вавилова РАСХН, Санкт-Петербург, Россия, e-mail: [irina\\_anisimova@inbox.ru](mailto:irina_anisimova@inbox.ru)

### РЕЗЮМЕ

С помощью SCAR-маркеров, сцепленных с локусами *Dm3* и *Dm4*, контролирующими устойчивость к возбудителю ложной мучнистой росы *Bremia lactucae*, проведен скрининг выборки из 47 образцов коллекции салата (*Lactuca*) ВИР, включавшей представителей 38 сортов и 4 диких видов. Образцы выборки объединены в 11 групп, различающиеся профилями маркерных фрагментов и 8 групп в зависимости от предполагаемого аллельного состояния анализируемых локусов.

**Ключевые слова:** салат, *Lactuca*, виды, сорта, ложная мучнистая роса, *Bremia lactucae*, гены устойчивости, *Dm3*, *Dm4*, SCAR-маркеры.

## MOLECULAR SCREENING OF LETTUCE (*LACTUCA*) COLLECTION FOR THE PRESENCE OF THE *DM3 DM4* GENE CONFERRING RESISTANCE TO *BREMIA LACTUCAE*

**I. N. Anisimova, L. I. Shashilova, N. A. Avalkina**

N. I. Vavilov All-Russian Research Institute of Plant Industry of RAAS, St. Petersburg, Russia, e-mail: [irina\\_anisimova@inbox.ru](mailto:irina_anisimova@inbox.ru)

### SUMMARY

A sample of 47 accessions from the VIR lettuce (*Lactuca*) collection including representatives of 38 varieties and 4 wild species was screened using SCAR-markers linked to *Dm3* and *Dm4* gene loci conferring resistance to downy mildew caused by pathogenic fungi *Bremia lactucae*. The accessions were united into 11 groups differing by the marker fragment profiles and into 8 groups depending on the supposed state of the loci analyzed.

**Key words:** lettuce, *Lactuca*, species, varieties, downy mildew, *Bremia lactucae*, resistance genes, *Dm3*, *Dm4*, SCAR-markers.

### ВВЕДЕНИЕ

Салат – популярная овощная культура семейства астровые или сложноцветные (*Asteraceae* Dumort). Наряду с ценным биохимическим составом, это листовое растение отличается скороспелостью и высокой продуктивностью. В нашей стране производство салата в небольшом объеме сосредоточено вокруг крупных городов, его выращивают в открытом грунте, в теплицах. В то же время в странах Западной Европы и Америке салат является промышленной культурой и занимает одно из ведущих мест среди овощных растений по объему производства.

Одним из основных направлений современной селекции салата является создание высокопродуктивных сортов, устойчивых к болезням и вредителям. Однако, возделываемый в культуре вид *Lactuca sativa* L, многолетняя селекция которого была основана преимущественно на внутривидовой рекомбинации хозяйственно-ценных признаков, характеризуется отсутствием доноров комплексной устойчивости к болезням и вредителям. В этой связи к числу приоритетных задач современной селекции салата относится привлечение диких ви-

дов, обладающих генами устойчивости и широким генофондом разнообразия признаков [3-5].

Одно из наиболее распространенных и вредоносных заболеваний салата - ложная мучнистая роса, вызываемое паразитическим грибом *Bremia lactucae* Regel. Заболевание может поражать растение на всех стадиях развития, преобладает в прохладных, влажных условиях. Характерными признаками ложной мучнистой росы являются некротические пятна на листьях взрослых растений. Во влажную погоду с нижней, а иногда и с обеих сторон пятна образуются рыхлый, белый спорообразующий налет патогена. При сильных вспышках ложная мучнистая роса вызывает усыхание листьев. Подобные симптомы патоген вызывает на стеблях, прилистниках, цветоножках и соцветиях, которые деформируются или некротизируются. Распространяется патоген спорами - от растения к растению по воздуху. На заболевших тканях часто поселяются вторичные патогены - полусапротрофы, вызывающие гниль и разложение тканей, в результате чего первичные признаки болезни маскируются. Паразит поражает большое количество видов семейства астровые и имеет множество специализированных рас. Традиционно, *B. lactucae* считается наиболее опасным патогеном, вызывающим болезнь у культурного салата. Источники длительной устойчивости к *B. lactucae* в генофонде *L. sativa* сравнительно редки, что обусловило интерес селекционеров к поиску новых источников среди диких видов [13]. Многие современные устойчивые сорта были получены благодаря скрещиваниям с однолетним диким видом *L. virosa* L., который является источником устойчивости к черносмородиновой тле, а также к ряду других заболеваний [14]. Источниками эффективных генов устойчивости являются и легко скрещивающиеся с культурным видом дикие виды *L. saligna* L. и *L. serriola* Torner [6, 17]. Устойчивость к ложной мучнистой росе наследуется доминантно и определяется 20 различными генами *Dm* или R-факторами [8].

Для идентификации генов устойчивости салата к *B. lactucae* традиционно применяют методы иммунологического (фитопатологические тесты) и классического гибридологического анализа с привлечением дифференцирующих рас. Однако в селекционных учреждениях России такие исследования в последние годы не проводятся. Не высеваются наборы сортодифференциаторов, рекомендованные Международным советом по оценке патогена (International Bremia Evaluation Board, ИВЭБ), контролирующим распространение и расовый состав патогена. Нет сведений и о расовом составе возбудителя на территории России, в то время как тестирование новых сортов с привлечением дифференцирующих рас является обязательным условием их регистрации во многих странах. Между тем в условиях Пушкинского филиала ВИР ежегодно наблюдается поражение образцов коллекции как в теплицах, так и в открытом грунте. Отсутствие надлежащей оценки селекционного материала и фитосанитарного контроля сдерживает развитие работ по созданию новых сортов, отвечающих требованиям современного растениеводства. Это также может иметь нежелательные последствия, связанные с распространением новых агрессивных рас возбудителя, особенно в условиях все расширяющегося ввоза в страну семян и сельскохозяйственной продукции из других стран. Поскольку отбор устойчивого к болезням и вредителям материала является одним из основных и первоначальных шагов в селекции салата, скрининг коллекции на резистентность к одному из наиболее вредоносных заболеваний даст селекционерам возможность сократить объем работ по созданию новых сортов.

Мировая коллекция салата ВИР насчитывает около 1500 образцов, в том числе множество уникальных форм. Большая ее часть представлена представителями культурного вида *L. sativa*. Кроме того, в состав коллекции входят образцы диких видов, представляющие особый интерес в качестве источников ценных генов, в том числе устойчивости к болезням. Генетическое разнообразие коллекции салата по хозяйственно ценным признакам до сих пор не изучено, что ограничивает возможности его эффективного использования в селекции. На современном этапе развития селекции для надежной идентификации устойчивых генотипов у различных сельскохозяйственных растений наряду с иммунологическими методами широ-

ко используют методы ДНК-маркеров, позволяющие судить о присутствии в генотипе определенного гена устойчивости по наличию фрагмента ДНК, являющегося участком этого гена либо тесно с ним сцепленного. Первые молекулярные маркеры генов устойчивости к *Bremia lactucae* разработали И. Паран и Р. Мишельмор [16]. С развитием молекулярно-генетических технологий были предложены различные молекулярные маркеры, но большинство из них защищено патентами, а доступные в мировой литературе маркеры до сих пор для изучения генофонда салата не использованы. Гены *Dm*, определяющие устойчивость салата к ложной мучнистой росе, прежде всего *Dm3*, стали предметом ряда модельных исследований по выяснению молекулярной структуры генов устойчивости к вредным организмам. Тем не менее, сведения о полиморфизме этих генов и сцепленных с ними последовательностей в литературе отсутствуют. Оценка генетического разнообразия коллекции рода *Lactuca* L. по локусам, представляющим интерес для селекции (в первую очередь, это гены устойчивости к болезням), позволит значительно повысить эффективность работ по созданию новых сортов, особенно в связи с необходимостью привлечения в селекцию малоизученных в генетическом плане диких видов.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материал исследования включал 47 образцов мировой коллекции ВИР различного происхождения. Среди них – представители 38 сортов, принадлежащих к различным разновидностям, 6 образцов диких видов *L. serriola*, *L. scariola*, *L. altaica* Fisch & Mey а также 3 образца неидентифицированного дикого вида, которые поступили в коллекцию из Северокавказского и Дальневосточного регионов (табл. 1). Изученные образцы являлись частью экспериментального материала, высевавшегося в теплице и на полях Пушкинского филиала ВИР для проверки репродукции и поддержания всхожести.

Таблица 1. **Материал исследования**  
Table 1. **Material used in the study**

Разновидность	Группа сортотипов	Число образцов
<i>var. capitata</i> L.	Butterhead	19
	Batavia	2
	Crisphead = Iceberg	2
<i>var. longifolia</i> Lam.	Romaine = Cos	2
<i>var. crispa</i> L.	Leaf =Cutting	8
<i>var. angustana</i>	Stem	3
Примитивные <i>L. sativa</i> или культивируемые <i>L. serriola</i>	Примитивные <i>L. sativa</i> или культивируемые <i>L. serriola</i>	2
	Дикие виды	9

Для выделения геномной ДНК из листьев 4-5-недельных растений использовали модифицированный метод экстракции СТАБ-буфером [2]. Для выявления SCAR-маркеров генов устойчивости к возбудителю ложной мучнистой росы были выбраны 6 пар праймеров, сцепленных с локусами *Dm3*, *Dm4* и *Dm13* [16]. Реакционная смесь (25 мкл) для амплификации фрагментов известных геномных последовательностей содержала 50 нг геномной ДНК, 1,5 mM MgCl<sub>2</sub>, по 0,1 mM каждого из dNTP, по 0,5 mM праймера и 1 е.а. Taq-полимеразы. Условия ПЦР были следующими: 94°C (45 сек.), отжиг при 59°C в течение 60 сек., элонгация при 72°C (60 сек), количество циклов 35. Электрофорез амплифицированных фрагментов проводили в 1,5%-ном агарозном геле в 1xTBE и окрашивали бромистым этидием. В качестве маркеров молекулярной массы использовали EZ Load 100 bp PCR Molecular Ruler (BioRad). Все эксперименты выполнены в 2-4-х повторностях. Анализировали не менее трех рас-

тений каждого образца. После предварительных экспериментов по подбору условий амплификации маркерных фрагментов три пары праймеров (A01, B12 и V12) были взяты для дальнейшего анализа (табл. 2). В качестве положительного контроля использовали кочанный маслянолистный сорт Kordaat (разновидность Butterhead) из Нидерландов - носитель доминантных генов *Dm3* и *Dm4*.

Таблица 2. Характеристика праймеров  
Table 2. Characteristics of primers

№ п/п	Праймеры	Последовательность 5'-3'	Название маркера	Тип маркера
1	A01	GAGGCCCTTGGAAATGTGAAAGAGA(прямой) CAGGCCCTTCCAGTTTATCCTTT (обратный)	SCA01 <sub>860</sub>	Доминантный
2	B12	CCTTGACGCATACTATCGAGGTTT (прямой) CCTTGACGCACGAGATACTTCAGT (обратный)	SCB12 <sub>1100</sub>	Доминантный
3	V12	ACCCCCACTACCATATCAATCTC (прямой) ACCCCCACTTGTCTGCAACTTT (обратный)	SCV12 <sub>330</sub>	Ко-доминантный

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В работе были использованы SCAR-маркеры, тесно сцепленные с локусами *Dm3* и *Dm4*. Расы 3 и 4, устойчивость к которым детерминирована генами *Dm3* и *Dm4*, широко распространены в европейских странах с высоким уровнем промышленного производства салата. *Dm3* – сложный локус, включающий кластер генов *Dm1* и *Dm3*, находящийся в группе сцепления 2 генетической карты салата, а локус *Dm4* находится в группе сцепления 4 [9]. Локус *Dm3* тесно сцеплен с маркером SCV12\_330 (4% рекомбинации). Локус *Dm4* фланкирован маркерными фрагментами SCA01\_860 и SCB12\_1100. Известно, что ген *Dm3* определяет устойчивость к расам патогена, распространенным в Европе и Америке.

Размеры фрагментов, полученных при амплификации с праймерами A01, B12 и V12 на ДНК контрольного сорта Kordaat – носителя доминантных генов *Dm3* и *Dm4* – составили соответственно 860, 1100 и 330 пн. (рис.1), т.е. полностью соответствовали характеристикам разработанных для этого сорта SCAR-маркеров генов *Dm3* и *Dm4* [16]. Маркеры локуса *Dm4*, идентифицируемые с праймерами A01 (SCA01\_860) и B12 (SCB12\_1100) – доминантны, а маркеры локуса *Dm3*, выявляемые при амплификации с парой праймеров V12 (SCV12\_330, SCV12\_340) – кодоминантны. Продукты амплификации ДНК изученных образцов с парой праймеров A01 были представлены двумя типами ампликонов – 860 пн либо 860 пн и 830 пн. В результате ПЦР с праймерами B12\_1100 получено 2 типа ампликонов – с фрагментом 1100 пн и без фрагментов. Продукты амплификации с праймерами V12 характеризовались более высоким уровнем полиморфизма (рис.2). Наряду с фрагментами ожидаемого размера (330 или 340 пн), у отдельных образцов отмечены новые фрагменты, что, очевидно, объясняется значительным генотипическим разнообразием коллекции. По результатам ПЦР анализа все изученные образцы разделены на несколько групп в зависимости от размера фрагментов, синтезированных с праймерами, специфичными для локусов *Dm3* и *Dm4*. При группировке образцов исходили из следующих предположений. Наличие маркерных фрагментов SCA01\_860 и SCB12\_1100 указывало на присутствие в генотипе доминантного гена устойчивости *Dm4*. Присутствие среди продуктов ПЦР с праймерами A01 двух типов ампликонов - 860 и 830 пн, а также отсутствие продукта при амплификации с парой праймеров B12 рассматривали как свидетельство отсутствия гена устойчивости в локусе *Dm4*, т. е. наличия в

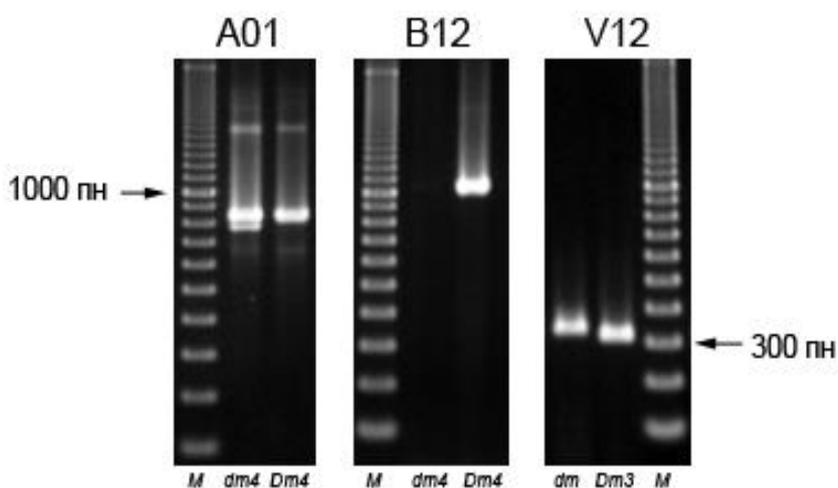


Рис. 1. Профили маркерных фрагментов, амплифицируемых с праймерами A01, B12 и V12. M – маркер молекулярного веса.

Fig. 1. Marker fragments amplified with the primers A01, B12 and V12. M - molecular weight marker

локусе рецессивных (нефункциональных) аллелей. Соответственно, наличие маркерного фрагмента размером 330 пн в продуктах амплификации с парой праймеров V12 указывало на присутствие в генотипе анализируемого образца доминантного гена устойчивости в локусе *Dm3*, тогда как наличие ампликона размером 340 пн свидетельствовало о том, что ген устойчивости в локусе *Dm3* отсутствует (гены рецессивны).

На основании анализа профилей маркерных фрагментов сделаны предположения о наличии доминантных или рецессивных аллелей в локусах *Dm3* и *Dm4* у 29 образцов. В таблице 3 эти образцы отнесены к группам 1-5. Присутствие рецессивных аллелей в обоих локусах предполагается лишь для трех сортов (Первомайский, Prima Vera и Yessy). Интересно отметить, что все они относятся к числу старых сортов, созданных в тот период, когда селекцию на устойчивость к *Bremia* еще не проводили. Профили фрагментов, маркирующих локус *Dm4*, у тринадцати образцов, характеризовались большим разнообразием. Генотипы, у которых аллельное состояние локуса *Dm4* идентифицировать не удалось, относили к группам 6, 7 или 8 в зависимости от профиля фрагментов, амплифицируемых с праймерами V12. Так, у десяти образцов, объединенных в группы 6 и 7 в зависимости от профиля фрагментов, амплифицируемых с праймерами V12, выявлен маркер SCA01\_860, указывающий на наличие доминантного аллеля в локусе *Dm4*, но отсутствовал маркер SCB12\_1100, также сцепленный с этим геном. Среди отмеченных образцов был и весьма популярный в европейских странах сорт Dolly, зарегистрированный как носитель генов *Dm3* и *Dm4*. Необычным сочетанием фрагментов, маркирующих локус *Dm4*, характеризовались объединенные в группу 8 сорта Фаворитка Рудольфа, Soladin Quick и Amogix – представители Бостонского сорто типа группы кочанных маслянолистных салатов (разновидность Butterhead). У этих сортов выявлены маркеры SCA01\_860\_830 и SCB12\_1100. Первый из них указывает на отсутствие гена устойчивости в локусе *Dm4*, тогда как второй свидетельствует о его наличии. В группу 9 вошли образцы к-1200 и к-804, у которых отсутствовали продукты амплификации с праймерами A01 и B12. Эти факты можно объяснить мутациями в сайтах праймирования либо генетическими рекомбинациями между маркерным локусом и геном устойчивости. Анализ генетической карты, опубликованной в работе [9], свидетельствует о слабом сцеплении локусов SCB12\_1100 и *Dm4*, что предполагает высокую вероятность рекомбинации между маркером. В геноме салата идентифицировано несколько мультигенных семейств последовательностей генов-кандидатов устойчивости (*Resistance Gene Candidate, RGC*), одно из которых (*RGC2*)

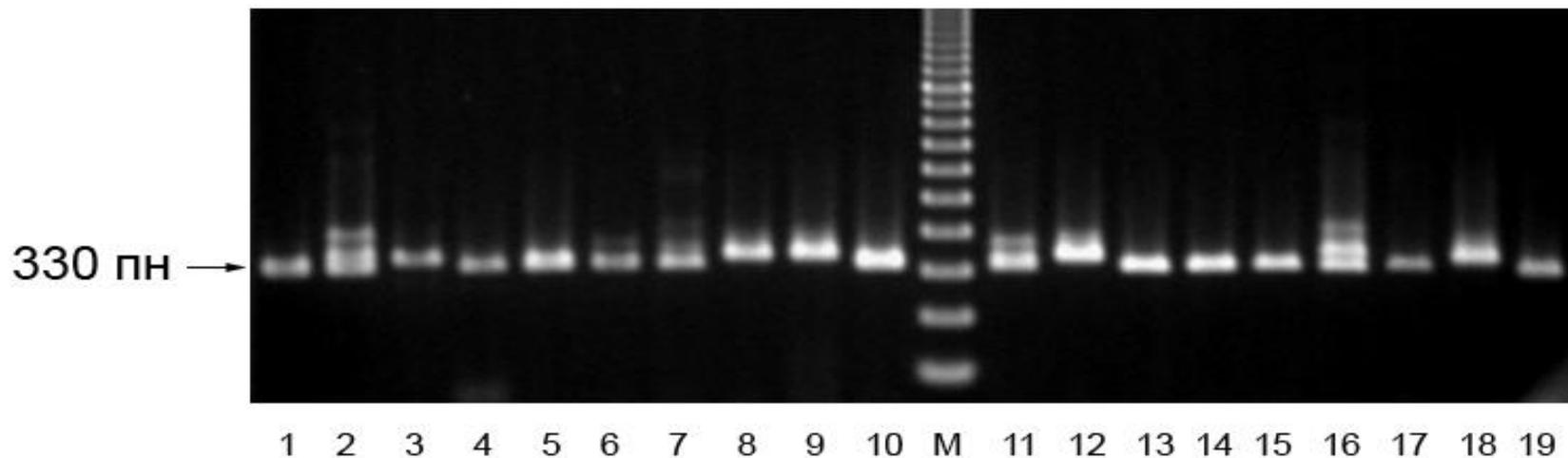


Рис. 2. Профили фрагментов, амплифицированных с праймерами V12 на ДНК образцов Rotterdammer grosser gelber (1), Trozkopf Grosser braun (2), Grand Rapids (3), Фаворитка Рудольфа (4), Krauser Treib (5), Reine des Glaces Batavia (6), Soladin Quick (7), Hei Nu Er Par (8), Первомайский (9), Bai Yepira Sheng (10), к-1169 (11), Prima Vera (12), Kordaat (13), Salad Ice (14), Waldmann's Green (15), Парникова "Главчарка" (16), Agilo (17), Ventura (18), *L. serriola* к-1885 (19). *Dm3* и *dm3* - предполагаемые носители доминантной и рецессивной аллелей гена. *M* - маркер молекулярного веса.

Fig. 2. Marker fragments amplified with the primers V12 on the DNA from the accessions Rotterdammer grosser gelber (1), Trozkopf Grosser braun (2), Grand Rapids (3), Favoritka Rudolfa (4), Krauser Treib (5), Reine des Glaces Batavia (6), Soladin Quick (7), Hei Nu Er Par (8), pervomaiskii (9), Bai Yepira Sheng (10), k-1169 (11), Prima Vera (12), Kordaat (13), Salad Ice (14), Waldmann's Green (15), Parnikova "Glavcharka" (16), Agilo (17), Ventura (18), *L. serriola* k-1885 (19). *Dm3* and *dm3* - presumable carriers of the dominant or recessive alleles. *M* - molecular weight marker.

Таблица 3. Дифференциация образцов в зависимости от профилей SCAR-маркеров локусов *Dm3* и *Dm4*  
 Table 3. Differentiation of accessions depending on the profiles of SCAR-markers for the *Dm3* and *Dm4* loci

№ п/п	Номер по каталогу ВИР	Название образца	Сортотип	Разновидность	Происхождение	Профиль маркерных фрагментов	Наличие генов
1	1361	Kordaat	Бостносский	Butterhead	США	(1) A01-860/B12_1100/12_330	<i>Dm4</i> <i>Dm3</i>
2	494	Rotterdammer grosser gelber	Профос	Butterhead	Нидерланды	«»	«»
3	1448	Agilo	Майский	Butterhead	Нидерланды	«»	«»
4	вр.2216	Reine des Glaces Batavia	Батавия	Batavia	Франция	«»	«»
5	1122	Американский	Американский	Leaf	США	«»	«»
6	1272	-	Кун-мин	Stem	Китай	«»	«»
7	вр. 2186	Bai Yepipa Sheng	Московский парниковый	Примитивные <i>L. sativa</i>	Китай	«»	«»
8	Оригинал	<i>L. serriola</i>		Дикий вид	Россия	«»	«»
9	вр. 2219	<i>L. serriola</i>		Дикий вид	Россия	«»	«»
10	вр. 2220	<i>L. serriola</i>		Дикий вид	Россия	«»	«»
11	вр. 2221	<i>L. altaica</i>		Дикий вид	Россия	«»	«»
12	1658	A.W.U.	Бостонский	Butterhead	Нидерланды	(2) _860/B12_1100/V12_400_340_330	<i>Dm4</i> <i>Dm3</i>
13	1368	Парникова "Главчарка"	Бостонский	Butterhead	Болгария	«»	«»
14	780	Trozkopf Grosser braun	Упрямец окрашенный	Butterhead	Германия	«»	«»
15	вр. 1915	Monet (Rs 8675310)	Дуболистный	Leaf	Нидерланды	«»	«»
16	1954	-	Грэнд Рэпидс	Leaf	Абхазия	«»	«»
17	1169	-	Бетнера	Butterhead	Украина	(3) A01_860/B12_1100/V12_340	<i>Dm4 dm3</i>
18	1450	Ventura	Майский	Butterhead	Нидерланды	«»	«»
19	1306	As-44	Бостонский	Butterhead	Польша	«»	«»
20	1878	Berlando	Бетнера	Butterhead	Нидерланды	«»	«»
21	вр. 2011	Doree de printemps	Батавия	Batavia	Франция	«»	«»
22	914	Grand Rapids	Грэнд Рэпидс	Leaf	Канада	«»	«»
23	вр. 0654	<i>L. scariola</i>	дикий	Дикий вид	Казахстан	«»	«»
24	1047	Krauser Treib	Бетнера	Butterhead	Германия	(4) A01_860_830/V12_330	<i>dm4 Dm3</i>

№ п/п	Номер по каталогу ВИР	Название образца	Сортотип	Разновидность	Происхождение	Профиль маркерных фрагментов	Наличие генов
25	1250	Местный	Балон	Romaine	Болгария	«»	«»
26	1885	<i>L. serriola</i>		Дикий вид	Канада	«»	«»
27	1179	Первомайский	Майский	Butterhead	Украина	(5) A01_860_830/V12_340	<i>dm4 dm3</i>
28	1239	Prima Vera	Бетнера	Butterhead	Нидерланды	«»	«»
29	1863	Yessy	Бостонский	Butterhead	Нидерланды	«»	«»
30	1879	Dolly	Бостонский	Butterhead		6 A01_860 V12_330	? <i>Dm3</i>
31	1307	Salad Ice	Ледяная гора	Crisphead	Канада	«»	«»
32	1316	Waldmann's Green	Нью-Йоркский	Crisphead	США	«»	«»
33	1257	Lobi	Грэнд Рэпидс	Leaf	Нидерланды	«»	«»
34	1857	Балет	Грэнд Рэпидс	Leaf	Россия	(7) A01_860/V12_340	? <i>dm3</i>
35	1263	Oakleaf	Дуболистный	Leaf		«»	«»
36	вр. 2203	Hei Nu Er Par	Кун-мин	Stem	Китай	«»	«»
37	1227	Ваньяньчунь	Стеблевой	Stem	Китай	«»	«»
38	1964	Cartan Cas	Парижский	Romaine	Великобритания	«»	«»
39	1249	Маруля	Московский парниковый	Примитивные <i>L. sativa</i>	Болгария	«»	«»
40	989	Фаворитка Рудольфа	Берлинский	Butterhead	Украина	(8) A01_860_830/B12_1100/V12_330	? <i>Dm3</i>
41	вр. 2051	Soladin Quick	Бостонский	Butterhead	Нидерланды	«»	«»
42	вр. 2165	Amorix	Бостонский	Butterhead	Нидерланды	«»	«»
43	1200	-	Бетнера	Butterhead	Румыния	(9) V12_340_330	? <i>Dm3</i>
44	804	-	Американский	Leaf	Германия	«»	«»
45	вр.2227	<i>Lactuca</i> sp.		Дикий вид	Россия	(10) A01_860 V12_250	? ?
46	вр.2230	<i>Lactuca</i> sp.		Дикий вид	Россия	«»	«»
47	вр.2231	<i>Lactuca</i> sp.		Дикий вид	Россия	(11) V12_250	? ?

находится в локусе *Dm3* [18]. Тесты на аллелизм серии мутантов *dm3* показали, что ассоциированный с локусом *Dm3* признак устойчивости определяется единственным геном [15]. В эволюции локуса ведущую роль играют неравный кроссинговер, инсерции/делеции и точковые мутации [11]. Несмотря на низкую частоту кроссинговера, в пределах сложного локуса *Dm3* вероятно рекомбинация с участием фланкирующих маркеров. Рекомбинационные события не приводят к появлению химерных генов, однако могут изменять порядок маркеров [7]. На наш взгляд, эти факты позволяют объяснить кажущиеся противоречия в сочетаниях фрагментов, маркирующих данный локус и у образцов с неидентифицированными аллелями локуса *Dm4*.

Фрагмент, амплифицированный с праймерами V12 на ДНК образцов (вр. 2227, вр. 2230 и вр. 2231) неидентифицированного дикого вида, собранных в различных районах Приморского края, имел длину не 330-340 пн, а оказался значительно короче – 250 пн. У образцов вр. 2227 и вр. 2230 также выявлен фрагмент SCA01\_860, маркирующий доминантный ген устойчивости *Dm4*, тогда как продукты амплификации с праймерами B12 отсутствовали у всех трех образцов. Эти данные свидетельствуют об уникальности образцов неидентифицированного вида и могут быть учтены при определении их таксономической принадлежности. Следует отметить, что пять из девяти изученных образцов близкородственных однолетних диких видов *L. serriola*, *L. scariola*, *L. altaica*, относящихся к комплексу *serriola* и генетически близких культурному виду *L. sativa* [10], обладали маркерами обоих генов устойчивости, а у трех профиль маркерных фрагментов указывал на присутствие в генотипе по меньшей мере одного из генов. Это согласуется с опубликованными в работе [15] данными анализа SCAR-маркеров у различных видов *Lactuca*. Интересно отметить, что у всех четырех изученных в работе образцов *L. serriola* выявлен фрагмент SCV12\_330, маркирующий доминантный ген *Dm3*. В то же время данные фитопатологического анализа свидетельствуют об очень низкой частоте встречаемости гена *Dm3* в природных популяциях этого вида [12]. Слабая специфичность гена *Dm3* у *L. serriola* объясняется тем, что, несмотря на сравнительно высокий уровень консервативности 5' района гена, в его 3' областях имеют место рекомбинационные события, приводящие к делециям и конверсиям, в результате которых ген резистентности утрачивает свою функцию. В таком случае можно предположить, что у образцов *L. serriola* присутствие маркера SCV12\_330, фланкирующего высококонсервативную 5' область гена, не обязательно связано с наличием функционального аллеля устойчивости в локусе *Dm3*.

У семи образцов, объединенных в группы 2 и 9, продукты амплификации с праймерами V12\_330 были представлены двумя ампликонами размером 330 и 340 пн. Одновременное присутствие в генотипе фрагментов, маркирующих как доминантный, так и рецессивный аллель локуса *Dm3*, можно объяснить его гетерозиготным состоянием у отмеченных образцов. К числу наиболее вероятных причин гетерозиготности можно отнести переопыление образцов в результате неконтролируемого скрещивания при открытом цветении. Ранее с помощью анализа электрофоретических спектров запасных белков семян показано, что сорта, относящиеся к листовой разновидности, а также дикий вид *L. saligna* характеризуются повышенной склонностью к спонтанной гибридизации [1].

Таким образом, на основании молекулярного скрининга образцы выборки объединены в 11 групп, различающихся профилями маркерных фрагментов и 8 групп в зависимости от предполагаемого аллельного состояния анализируемых локусов. Результаты молекулярного анализа позволили сделать предположение о наличии доминантного гена *Dm4* у 23 образцов. Доминантный ген *Dm3* идентифицирован у 28 образцов. Молекулярные маркеры указывают на наличие доминантного гена устойчивости в локусе *Dm4* у большинства (10 из 19) изученных представителей разновидности Butterhead, половины от числа изученных образцов диких видов, а также половины образцов разновидности Leaf. Генотипы с неидентифицированными аллелями в локусе *Dm4* в равной степени представляли все разновидности

культурного салата. Результаты молекулярного анализа позволяют предполагать наличие доминантного гена *Dm3* у 12 образцов, относящихся к разновидности Butterhead, половины от числа образцов диких видов и половины образцов, представлявших листовую разновидность.

Полученные данные свидетельствуют о значительном разнообразии мировой коллекции рода *Lactuca* по локусам *Dm3* и *Dm4*, контролирующим устойчивость к *B. lactucae*. Результаты молекулярного скрининга коллекции могут быть использованы для решения актуальных проблем работы с генетическими ресурсами салата, включая оценку исходного селекционного материала, идентификацию образцов, подбор пар для скрещиваний и другие.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Анисимова И.Н., Шашилова Л.И., Якупова И.А. Использование полиморфизма запасных белков семян для выявления спонтанных внутри- и межвидовых гибридов у салата // Доклады РАСХН, 2006. № 3. С. 15-17.
2. Анисимова И.Н., Алпатъева Н.В., Тимофеева Г.И. Скрининг генетических ресурсов растений с использованием ДНК-маркеров: основные принципы, выделение ДНК, постановка ПЦР, электрофорез в агарозном геле // Методические указания ВИР / под ред. Е.Е. Радченко. СПб: ВИР, 2010. 30 с.
3. Тимин Н.И. Генетические особенности растений салата // Селекция и семеноводство овощных культур (Труды ВНИИССОК. Т. 2). М.: 1974. С. 143-148.
4. Тимин Н.И. Генетический потенциал вида *Lactuca sativa* L. // Генетические коллекции овощных растений. Ч. 2. СПб, 1999. С. 30-51.
5. Шашилова Л.И. Генетика салата // Генетические коллекции овощных растений. Ч. 2. СПб, 1999. С. 18-30.
6. Beharav A., Lewinsohn D., Lebeda A., Nevo E. New wild *Lactuca* genetic resources with resistance against *Bremia lactucae* // Genetic Resources and Crop Evolution, 2006. V. 53. P. 467-474.
7. Chin D.B., Arroyo-Garcia R., Ochoa O.E., Kesseli R.V., Lavelle D.O., Michelmore R.W. Recombination and spontaneous mutation at the major cluster of resistance genes in lettuce (*Lactuca sativa*) // Genetics, 2001. V. 157. P. 831-849.
8. Crute I.R., Pink D.A.C. Genetics and utilization of pathogen resistance in plants // The Plant Cell, 1196. V. 8. P. 1747-1755.
9. Kesseli R.V., Paran I., Michelmore R.W. Analysis of a detailed genetic linkage map of *Lactuca sativa* (Lettuce) constructed from RFLP and RAPD markers // Genetics, 1994. V. 136. P. 1435-1446.
10. Koopman W. J. M., Zevenbergen M.J., Van den Berg R.G. Species relationships in *Lactuca* s.l. (*Lactuceae*, *Asteraceae*) inferred from AFLP fingerprints // American Journal of Botany, 2001. V. 88. P. 1881-1887.
11. Kuang H., Woo S.S., Meyers B.C., Michelmore R.W. Multiple genetic processes result in heterogeneous rates of evolution within the major cluster disease resistance genes in lettuce // Plant Cell, 2004. V. 16. P. 2870-2894.
12. Kuang H., Ochoa O.E., Nevo E., Michelmore R.W. The disease resistance gene *Dm3* is infrequent in natural populations of *Lactuca serriola* due to deletions and frequent gene conversions at the RGC2 locus // Plant J. 2006. V. 47. № 1. P. 38-48.
13. Lebeda A., Dolezalova I., Kristakova E., Kitner M., Petrzelova I., Mieslerova B., Novotna A. Wild lactuca germplasm for lettuce breeding: current status, and challenges // Euphytica, 2009. V. 170. P. 15-34.
14. Maisonnewe B. *Lactuca virosa*, a source of disease resistance genes for lettuce breeding: results and difficulties for gene introgression // Eucarpia Leafy Vegetables (eds. van Hintum Th.J.L., Lebeda A., Pink D., Schut J.W.), CGN: 2003. P. 61-67.

15. Okubara P. A., Arroyo-Garcia R., Shen K. A., Mazier M., Meyers B. C., Ochoa O. E., Kim S., Yang C.-H., Michelmore R. W. A transgenic mutant of *Lactuca sativa* (lettuce) with a T-DNA tightly linked to loss of downy mildew resistance // *Mol. Plant-Microbe Interact.*, 1997. V. 10. P. 970-977.
16. Paran I., Michelmore R. Development of reliable PCR-based markers linked to downy mildew resistance genes in lettuce // *Theor. Appl. Genet.*, 1991. V. 85. P. 985-993.
17. Petrželová I., Lebeda A., Beharav A. Resistance to *Bremia lactucae* in natural populations of *Lactuca saligna* from some Middle Eastern countries and France // *Annals of Applied Biology*, 2011. DOI: 10.1111/j.1744-7348.2011.00507.x.
18. Shen K.A., Chin D.B., Arroyo-Garcia R., Ochoa O.E., Lavelle D.O., Wtoblewski T., Meyers B.C., Michelmore R.W. *Dm3* is one member of a large constitutively expressed family of nucleotide binding site-leucine-rich repeat encoding genes // *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 2002. V. 15. № 3. P. 251-261.

УДК 633.5:631.527

### **ЭФФЕКТИВНОСТЬ ОТБОРА ПО УСТОЙЧИВОСТИ К ФИТОФТОРОЗУ РАЗНЫХ БОТАНИЧЕСКИХ ФОРМ ЮЖНОАМЕРИКАНСКОГО КУЛЬТУРНОГО ВИДА КАРТОФЕЛЯ *SOLANUM ANDIGENUM* JUZ. ET BUK.**

**Н. М. Зотеева**

Всероссийский научно-исследовательский институт растениеводства имени Н. И. Вавилова РАСХН,  
Санкт-Петербург, Россия, e-mail: [zoteyeva@rambler.ru](mailto:zoteyeva@rambler.ru)

#### **РЕЗЮМЕ**

Представлены результаты изучения эффективности отбора по устойчивости к фитофторозу в популяциях образцов, относящихся к разным ботаническим формам южноамериканского культурного вида картофеля *Solanum andigenum* Juz. et Buk. Устойчивость растений из исходных популяций, первого и второго инцухт-поколений, последовательно полученных в результате самоопыления устойчивых растений, оценивали методом заражения молодых сеянцев с использованием смеси высокоагрессивных изолятов, выделенных из местной популяции *Phytophthora infestans*. Проведен анализ изменений в распределении растений по уровням устойчивости в популяциях первого и второго инцухт-поколений в сравнении с исходными популяциями. У всех образцов отмечено возрастание доли устойчивых растений в результате двукратного отбора. Во втором поколении от самоопыления наблюдали выраженную инбредную депрессию, которая проявлялась в сильном снижении числа семян, приходящихся на одну ягоду. Вследствие этого, второе поколение от самоопыления получено только у половины образцов. Различия по интенсивности отбора наблюдали как между образцами, так и между разными семьями одних и тех же образцов. Результаты показывают, что в некоторых образцах *S. andigenum* отбор по устойчивости к фитофторозу проходил довольно активно.

**Ключевые слова:** *Solanum andigenum*, инцухт-линии, устойчивость, *Phytophthora infestans*.

# EFFECTIVENESS OF SELECTION FOR RESISTANCE TO LATE BLIGHT IN VARIOUS BOTANICAL FORMS OF THE CULTIVATED SOUTH AMERICAN POTATO SPECIES *SOLANUM ANDIGENUM* JUZ. ET BUK.

N. M. Zoteyeva

N. I. Vavilov All-Russian Research Institute of Plant Industry of RAAS, St. Petersburg, Russia, e-mail: [zoteyeva@rambler.ru](mailto:zoteyeva@rambler.ru)

## SUMMARY

This paper presents the results of the selection for late blight resistance performed in 12 populations of *Solanum andigenum* Juz. et Buk. belonging to various botanical varieties. Young seedlings of 12 initial populations, 11 first generations ( $I_1$ ) and 6 second generations ( $I_2$ ) consistently obtained after self-pollination of the resistant plants were inoculated with a mixture of aggressive *Phytophthora infestans* isolates. Effectiveness of the selection was assessed as a degree of decrease in susceptible plant shares in the populations of  $I_1$  and  $I_2$  generations compared to the initial populations. A decrease of seed number per fruit was characteristic of inbreeding depression observed in  $I_1$  and especially in  $I_2$  generations. As a consequence of that, there was a reduction in the number of  $I_2$  populations tested. The effect of selection varied both among the accessions and within the accessions. In some inbred lines selection appeared to be highly effective, while in other lines of the same accessions the effect was minimal. The results have shown that some *S. andigenum* accessions possess a potential to positive selection for late blight resistance as a result of self-pollination of the resistant plants.

**Keywords:** *Solanum andigenum*, self-pollination, resistance, *Phytophthora infestans*.

## ВВЕДЕНИЕ

Фитофтороз – одна из наиболее вредоносных болезней культуры картофеля, возбудителем которой является оомицет *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary. Поиск исходного материала для селекции устойчивых к этому заболеванию сортов картофеля проводится во всем мире. В статье приводятся данные лабораторного изучения исходных популяций *Solanum andigenum* Juz. et Buk. и двух потомств, последовательно полученных от самоопыления устойчивых растений. Результаты исследования показали возможность повышения доли устойчивых к болезни растений при отборе в генеративном потомстве у некоторых образцов этого вида.

Устойчивость к фитофторозу у исходного материала имеет большое значение при выведении новых сортов картофеля. Весьма перспективно комбинирование полевой устойчивости с устойчивостью на основе сверхчувствительности. При создании новых сортов селекционеры чаще используют внутривидовые скрещивания и, реже, межвидовые – с использованием южноамериканских культурных и диких видов картофеля. Одним из культурных южноамериканских видов картофеля, наиболее часто используемым в скрещиваниях, является произрастающий в высокогорьях Анд *Solanum andigenum* Juz. et Buk. Этот вид примечателен тем, что его растения способны формировать клубни в условиях продолжительного светового дня, а также обладают устойчивостью к экономически важным возбудителям болезней – фитофторе, вирусам Y (PVY), X (PVX) и скручивания листьев (PLRV), а также к нематодам [3, 5, 7, 8, 17, 18, 19, 2].

При изучении коллекционных образцов выявлен высокий полиморфизм *S. andigenum* по морфологическим признакам [1]. В наших исследованиях у этого вида установлен высокий уровень внутривидового и внутривидового полиморфизма по устойчивости к фитофторозу [3, 4].

Устойчивость к фитофторозу образцов *S. andigenum* носит полигенный характер и уступает устойчивости многих диких видов картофеля, однако преимущество этого вида заключается в том, что его растения лишены тех нежелательных признаков, которые присущи диким видам (длинные столоны, мелкие клубни, высокое содержание гликоалкалоидов). Ес-

ли для получения гибридов культурного типа с использованием диких видов необходимо применять многократные беккроссы, то при использовании в скрещиваниях образцов *S. andigenum* срок их создания может быть значительно сокращен. Выбор исходного материала среди форм *S. andigenum* продиктован, в том числе, высокой продуктивностью скрещиваний *S. andigenum* с *S. tuberosum* L., обеспечиваемой за счет одинакового числа хромосом у этих видов и высокой фертильностью пыльцы *S. andigenum*. Гибридное потомство, полученное от скрещивания характеризующихся слабой и средней устойчивостью к фитофторозу растений *S. andigenum* с устойчивыми растениями мексиканских фитофтороустойчивых видов, было устойчиво при заражении сеянцев и отделенных долей листьев [3, 23]. Межвидовые гибриды, полученные от скрещиваний с *S. andigenum*, как правило, сохраняют высокий уровень устойчивости к фитофторозу в течение длительного времени [6].

Учитывая значительное сокращение числа поражаемых растений в инцухт-линиях исследованных образцов, представляется, что эффект использования в селекции родительских линий вида *S. andigenum*, прошедших двукратный отбор по устойчивости к *P. infestans*, может быть существенно более высоким, чем использование растений, полученных из семян исходных образцов.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Климатические условия Северо-Запада РФ, где расположено экспериментальное поле Всероссийского НИИ растениеводства им. Н. И. Вавилова (ВИР), на котором испытывались опытные образцы, характеризуются максимально благоприятными условиями для развития фитофтороза. Мониторинг изолятов фитофторы, выделенных из местной популяции патогена, показал наличие у них обоих типов совместимости (A1 и A2) и высокое разнообразие генов вирулентности [2]. В лабораторных условиях устойчивость растений исходных популяций, первого и второго поколений инбридинга, последовательно полученных в результате самоопыления устойчивых растений, оценивали методом заражения молодых сеянцев с использованием смеси высокоагрессивных изолятов, выделенных из местной популяции *Phytophthora infestans*.

Материалом для исследований служили 12 образцов *S. andigenum*, представленных разными ботаническими формами: var. *catarthricimile* (к-4005), *puca imille* (к-6775), var. *cocompis* (к-13197), var. *ckello-huaccoto* (к-15517), ssp. *tarmense* (к-13873), var. *mammiforme* (к-15375, к-15379, к-15415, к-15685), var. *quina* (к-15645), var. *guantiva* к-15368, и var. *yuras* к-16422. В процессе полевых наблюдений данные образцы были охарактеризованы как обладающие устойчивостью. Заражали от 150 до 230 сеянцев исходных образцов. Для получения первого инцухт-поколения проводили принудительное самоопыление 10-ти растений каждого образца. Изучили 29 семей первого (I<sub>1</sub>) и 16 семей второго (I<sub>2</sub>) инцухт-поколений, полученных от самоопыления устойчивых растений. В изучении использовали сеянцы из не менее чем шести семей первого (I<sub>1</sub>) и все полученные от них семьи следующего (I<sub>2</sub>) поколения. Всего в изучении находилось более 4,5 тыс. растений.

Заражали молодые сеянцы, достигшие фазы развития 5 – 6-ти настоящих листьев. В тестах применяли инокулюм с концентрацией 75 спорангиев/мм<sup>3</sup>. Растения, выращенные в ящиках, опрыскивали до состояния обильной росы и укрывали пленкой для создания условий высокой влажности. В течение всего периода проведения работы для заражения использовали смесь двух агрессивных изолятов, выделенных из местной популяции *P. infestans*. Оценку проводили на 6-е – 10-е сутки после заражения. Для сравнения распределения растений по устойчивости в популяциях использовали результаты оценки, проводимой на 9-е сутки после заражения. Применяли шкалу оценки от 1 до 9, где балл 9 – высокоустойчивое, а 1 – полностью пораженное растение. Неустойчивыми считали сеянцы, степень поражения которых варьировала от 1 до 5 баллов, устойчивыми – растения с оценкой поражения от 6 до 9 баллов. В качестве неустойчивого контроля использовали сильно поражаемый образец *S.*

*phureja* Juz. et Buk. к-9431, в качестве устойчивого – растения образца к-4266 мексиканского вида *S. demissum* Lindl.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Реакция контрольных растений указывала на интенсивное развитие инфекции. Поражение растений неустойчивого контроля происходило на 5-е сутки после заражения. Устойчивый контроль оставался непораженным в течение всего периода изучения. В результате заражения растения с наиболее слабым уровнем устойчивости поражались наравне с неустойчивым контролем, что свидетельствует о достаточной инфекционной нагрузке, примененной в экспериментах.

Наибольшую селекционную ценность представляют растения, на которых отмечен длительный период инкубации патогена. Растения, не имеющие симптомов поражения на 9-е сутки после заражения, можно рассматривать как материал, обладающий значительной степенью устойчивости. Разную долю таких растений, использованных для получения семей первого инцухт-поколения, наблюдали во всех исследованных популяциях.

Динамика поражения семян в исходных популяциях образцов *S. andigenum* была неодинаковой. В популяциях образцов со слабой степенью устойчивости (к-4005) поражение основной массы семян наступило уже на 5-е сутки после заражения. Поражение большей части семян в популяциях других образцов *S. andigenum* наступало на 6-е (к-13873, к-15375, к-15379, к-15517, к-15645), 7-е (к-13197, к-15368, к-15415, к-15685) и 8-е (к-6775, к-16422) сутки после заражения. Наиболее высокую долю высокоустойчивых растений наблюдали у образцов к-6775 (77,2%) и к-15368 (85,2%). Неоднородную реакцию на заражение *P. infestans* проявили образцы к-15685 и к-15415, в популяциях которых на конечную дату оценки присутствовали семена, пораженные как в сильной и средней, так и в слабой степени. Поражение семян этих образцов на 9-е сутки после заражения варьировало от 2 до 7 баллов.

Семена без симптомов болезни высаживали в поле. Перед цветением растений оценивали их устойчивость методом заражения отделенных долей листа. Для получения первого инцухт-поколения использовали растения, проявившие высокую степень устойчивости в обоих тестах.

В изучении находилось 11 семей  $I_1$ , полученных от самоопыления устойчивых растений, выделенных из исходных популяций. Семена  $I_1$  не были получены в результате самоопыления растений образца var. *yurac* к-16422. В ягодах других образцов, сформировавшихся в результате принудительного самоопыления, количество семян было, как правило, более низким по сравнению с ягодами, полученными от неизолированных цветков. Исходя из этого, можно заключить, что инцухт-депрессия у растений *S. andigenum* проявляется уже на самом раннем этапе создания линий. Самоопыление устойчивых растений из семей  $I_1$  привело к усилению депрессии, выразившейся в опадении цветков после опыления, резком снижении количества семян либо их отсутствии в завязавшихся ягодах. По этой причине второе поколение от самоопыления было получено только у 6-ти образцов, а число испытываемых семян в семьях  $I_2$  было ниже, чем в семьях  $I_1$ .

При сравнении доли устойчивых растений в исходных популяциях и в первом поколении от самоопыления у большинства образцов отмечено уменьшение доли пораженных семян в популяциях  $I_1$ . Однако, как у образцов, так и в пределах разных семей одних и тех же образцов, этот процесс протекал с разной степенью интенсивности. Практически отсутствовал отбор по устойчивости сильно поражаемого образца var. *catarthricimile* к-4005: разница между числом устойчивых семян в исходной популяции и в первом инцухт-поколении составила только 5%. Второе инцухт-поколение этого образца, равно как и образцов var. *guantiva* к-15368, var. *yurac* к-16422, var. *ckello-huaccoto* к-15517, var. *mammiforme* к-15375 и к-15379, не было получено из-за отсутствия либо щуплости семян от принудитель-

ного самоопыления растений из исходной популяции. Результаты тестирования образцов, у которых второе поколение от самоопыления не было получено, в таблице не приведены.

Наиболее эффективное действие отбора в популяциях  $I_1$  отмечено у образца var. *quina* (к-15645). Доля пораженных сеянцев в семьях  $I_1$  этого образца снизилась в среднем на 17,5%. Ощутимое снижение доли пораженных растений наблюдали во всех трех семьях  $I_1$ : 12,1%, 19,4% и 22,0% соответственно. Различия между числом пораженных растений в исходных популяциях и в семьях  $I_1$  у двух образцов var. *mammiforme* к-15415 и к-15685 были сходны: 7,4% (к-15415) и 5,7% (к-15685) (табл.). У обоих образцов отмечены большие различия по динамике снижения числа неустойчивых сеянцев между семьями. В четырех семьях образца к-15415 доли неустойчивых сеянцев снижались на 18,1% ( $I_1$ -5), 12,7% ( $I_1$ -9), 11,2% ( $I_1$ -1) и 4,9% ( $I_1$ -10). Одновременно с этим, в двух других семьях ( $I_1$ -8 и  $I_1$ -3) наблюдали небольшое превышение числа пораженных сеянцев над числом таковых в исходной популяции. У образца var. *mammiforme* к-15685 снижение доли пораженных растений в семье  $I_1$ -2 достигло 17,7%, а в семье  $I_1$ -4 – лишь 5,9%. В остальных двух семьях различия между числом пораженных растений в исходной популяции и популяции  $I_1$  почти отсутствовали. У двух образцов (к-15375 и к-15379), относящихся к той же ботанической форме, разница по общему числу пораженных сеянцев между исходной популяцией и первым инцухт-поколением составила, соответственно, 14,7% и 10,0%. У образца ssp. *tarmense* к-13873 доля устойчивых сеянцев в  $I_1$  снизилась только на 6,2%. У образцов var. *ccompis* (к-13197) и var. *puca imilla* (к-6775) однократный отбор не привел к ощутимым результатам. Доля неустойчивых сеянцев снизилась здесь лишь на 4,6% и 3,0% соответственно. Отсутствие действия отбора наблюдали при работе с образцами var. *guantiva* к-15368 и var. *skello-huaccoto* к-15517. Различия между числом неустойчивых растений в семьях  $I_1$  и в исходных популяциях этих образцов составило в среднем около 2%.

В семьях второго поколения от самоопыления наиболее существенное снижение числа поражаемых растений вновь наблюдали у образца var. *quina* (к-15645): в среднем по трем семьям оно составило 12,3%. Наиболее интенсивное действие отбора отмечено в семье  $I_2$ -6-4 этого образца, где доля неустойчивых растений по сравнению с их долей в семье  $I_1$ -6 снизилась на 15,5%. Умеренное снижение доли пораженных растений в  $I_2$  наблюдали у образцов, относящихся к ботанической форме var. *mammiforme*: 8,8% у образца к-15415 и 7,6% у образца к-15685. У образцов var. *ccompis* к-13197, var. *puca imilla* к-6775 и ssp. *tarmense* к-13873 в  $I_2$  наблюдали почти полное прекращение действия отбора. Средние показатели снижения доли неустойчивых растений в  $I_2$  по сравнению с  $I_1$  у этих образцов составили 3,5%, 2,1% и 1,0%, соответственно.

При сравнении данных по снижению доли неустойчивых растений в результате двукратного отбора наиболее заметные изменения (на 29,8%) соотношения долей устойчивых и неустойчивых растений выявлены у образца var. *quina* к-15645. У двух образцов var. *mammiforme* (к-15415 и к-15685) процесс отбора проходил более умеренно. Средние показатели снижения доли поражаемых растений составили 16,2% и 13,3%, соответственно. Однако в отдельных семьях этих образцов отмечено довольно ощутимое действие отбора. Так, доля поражаемых сеянцев в семье  $I_2$ -5-3 образца к-15415 снизилась на 24,0%, а в семье  $I_2$ -4-3 образца к-15685 – на 15,9%. Слабое снижение доли поражаемых растений в результате двукратного отбора отмечено у образцов var. *ccompis* к-13197 (на 8,1%), ssp. *tarmense* к-13873 (7,2%), и var. *puca imille* к-6775 (5,1%).

Полученные результаты свидетельствуют о том, что для образцов *S. andigenum* характерен высокий внутривидовой полиморфизм по устойчивости к фитофторозу. Отбор по данному признаку в популяциях исследованных образцов *S. andigenum* проходит с разной степенью интенсивности. У части образцов эффективность отбора была невелика. У отдельных образцов и отдельных семей в пределах образцов отмечено последовательное снижение поражаемых растений в первом и втором поколениях от самоопыления устойчивых растений. Учитывая значительное сокращение числа поражаемых растений в некоторых

Таблица 1. Эффективность отбора по устойчивости к фитофторозу в первом и втором поколениях от самоопыления растений *Solanum andigenum*

Table 1. Effectiveness of selection for resistance to *Phytophthora infestans* in the first and second generations derived from self-pollination of the resistant *Solanum andigenum* plants

Исходный образец I <sub>0</sub>		Семьи I <sub>1</sub>	Заражено растений	Пораженных семян, %		Семьи I <sub>2</sub>	Заражено растений	Пораженных семян, %	
заражено растений	пораженных семян, %			по семьям	S(x)			по семьям	S(x)
158	62,7	<i>v. mammiforme</i> к-15415							
		I <sub>1</sub> -1	66	51,5		I <sub>2</sub> -1-2	42	46,5	
		I <sub>1</sub> -3	68	64,7		-	-	-	
		I <sub>1</sub> -5	65	44,6		I <sub>2</sub> -5-3	31	38,7	
		I <sub>1</sub> -8	49	63,3		-	-	-	
		I <sub>1</sub> -9	58	50		I <sub>2</sub> -9-1	34	54,2	
		I <sub>1</sub> -10	64	57,8	55,3	-	-	-	46,5
208	59,6	<i>v. mammiforme</i> к-15685							
		I <sub>1</sub> -1	56	58,8		I <sub>2</sub> -1-1	41	48,8	
		I <sub>1</sub> -2	54	41,9		-	-	-	
		I <sub>1</sub> -4	62	53,7		I <sub>2</sub> -4-3	46	43,7	
I <sub>1</sub> -8	67	61,2	53,9	-	-	-	46,3		
168	87,5	<i>v. quina</i> к-15645							
		I <sub>1</sub> -4	72	68,1		I <sub>2</sub> -4-2	36	61,1	
		I <sub>1</sub> -6	58	65,5		I <sub>2</sub> -6-4	42	50	
I <sub>1</sub> -7	61	75,4	70,0	I <sub>2</sub> -7-8	21	61,9	57,7		
187	52,9	<i>ssp. tarmense</i> к-13873							
		I <sub>1</sub> -1	89	52,5		-	-	-	
		I <sub>1</sub> -2	52	40,4		-	-	-	
		I <sub>1</sub> -4	60	50		I <sub>2</sub> -4-1	32	46,9	
		I <sub>1</sub> -5	44	45,5		I <sub>2</sub> -5-1	32	42,9	
		I <sub>1</sub> -6	56	48,2		I <sub>2</sub> -6-4	36	47,2	
I <sub>1</sub> -9	80	43,8	46,7	-	-	-	45,7		

Окончание таблицы .

Исходный образец		Семьи I <sub>1</sub>	Заражено растений	Пораженных семян, %		Семьи I <sub>2</sub>	Заражено растений	Пораженных семян, %	
заражено растений	пораженных семян, %			по семьям	S(x)			по семьям	S(x)
<i>v. scompis</i> к-13197									
172	38,4	I <sub>1</sub> -1	71	28,2		-	-	-	
		I <sub>1</sub> -6	64	39,1		-	-	-	
		I <sub>1</sub> -7	70	31,4		I <sub>2</sub> -7-1	26	23	
		I <sub>1</sub> -8	77	36,4	33,8	I <sub>2</sub> -8-4	40	37,5	30,3
<i>v. pusa imille</i> к-6775									
206	22,8	I <sub>1</sub> -1	59	23,7		-	-	-	
		I <sub>1</sub> -2	67	16,4		-	-	-	
		I <sub>1</sub> -3	51	19,6		-	-	-	
		I <sub>1</sub> -4	70	21,4		I <sub>2</sub> -4-2	28	19,4	
		I <sub>1</sub> -8	69	17,4		I <sub>2</sub> -8-7	32	13,6	
		I <sub>1</sub> -9	73	20,5	19,8	I <sub>2</sub> -9-5	35	20	17,7

семьях I<sub>2</sub> отдельных образцов, представляется, что отбор может привести к усилению признака устойчивости к фитофторозу у части инбредных линий. Эффект использования в селекции образцов вида *S. andigenum*, прошедших двукратный отбор по устойчивости к *P. infestans*, может быть существенно более высоким, чем использование растений, полученных из семян исходных образцов.

Создание гомозиготных линий картофеля и родственного ему батата являлось предметом многих исследований [10, 15, 20, 22]. Гомозиготные линии картофеля создают как с целью усиления желаемого признака в селекционном материале, так и для создания гетерозисных сортов. Результаты гетерозисной селекции, позволившие значительно повысить урожай кукурузы, томата, огурца и ряда других культур, привлекают внимание селекционеров, занимающихся выведением сортов тех растений, где такие сорта еще не созданы.

Инбридинг ведет к гомозиготности, и, как следствие, к отбору рецессивных аллелей, которые гораздо реже представлены в аутбредных популяциях. Иногда это бывает выгодно с позиции элиминирования доминантных аллелей нежелательных признаков [10]. Однако, для создания инбредных линий, которые будут использоваться для получения гетерозисных гибридов F<sub>1</sub>, важно проведение длительного цикла получения генеративного потомства от самоопыления. Попытки выведения сортов на основе создания инбредных линий ряда культур выявили проблемы преодоления депрессии, вызываемой инбридингом [9, 14, 16, 22]. Сильная инбредная депрессия отмечена у диплоидных линий картофеля [15, 20]. Результаты нашей работы показывают, что схожий эффект наблюдается и при самоопылении растений тетраплоидного вида *S. andigenum*.

Результаты недавних исследований D. Meijer с соавторами [15] могут способствовать более успешным работам по созданию инбредных линий диплоидного картофеля с использованием источников гена *Sli*, открытого у *S. chacoense* [20]. Вовлечение в скрещивания растений с геном *Sli* помогает получать самосовместимое потоство у диплоидных инбредных линий [12], однако агрономические качества клубней этого материала довольно низкие.

Следующий шаг по созданию гетерозисных сортов картофеля сделан в Нидерландах (Университет г. Вагенинген), где разработаны SNP маркеры, определяющие наличие гена *Sli* в растительном материале [13]. Здесь получены линии с более чем 90% степенью гомозиготности. Некоторые из них обладают агрономическими характеристиками, близкими к диплоидным стандартным линиям. Результаты этих исследований прокладывают путь к созданию гибридов F<sub>1</sub> картофеля. Возможно, что поиск подобных генов в тетраплоидных видах картофеля сможет привести к созданию сортов F<sub>1</sub> и на тетраплоидном уровне.

Большой интерес представляет материал, названный «Neo-Tuberosum» [10, 11], который создавался на основе гермоплазмы *S. andigenum*. Учитывая хорошие агрономические характеристики клубней многих образцов этого вида, селекционная работа с Neo-Tuberosum может быть весьма перспективной. Хочется надеяться, что данные об инбредных поколениях образцов *S. andigenum*, различающихся по динамике усиления признака устойчивости к фитофторозу и способности к дальнейшему воспроизводству при самоопылении, могут послужить дополнительной информацией при создании тетраплоидных гибридов F<sub>1</sub>, сочетающих необходимые агрономические характеристики с устойчивостью к этой болезни.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Букасов С.М., Камераз А.Я. Селекция и семеноводство картофеля. Л., 1972. 359 с.
2. Веденяпина Е.Г., Зотеева Н.М., Патрикеева М. В. *Phytophthora infestans* в Ленинградской области: гены вирулентности, типы совместимости и жизнеспособность ооспор. Микология и фитопатология. 2002. Т. 36. Вып. 6. С. 77-85.
3. Зотеева Н.М. Устойчивость к фитофторозу у дикорастущих и культурных видов картофеля. Автореф. дисс. ... канд. с.-х. наук. Л.: ВИР. 16 с.

4. Зотеева Н.М., Куру С.Д., Палеха С.В., Фомина В.Е. Устойчивость к фитофторозу образцов южноамериканских культурных видов и сортов картофеля в лабораторном изучении. Материалы междунар. научной конф. «Использование мировых генетических ресурсов ВИР в создании сортов картофеля нового поколения» 28-29 июля. 2009 г. С.-Петербург. С. 70-75.
5. Морозова Е.В. Источники устойчивости к патогенам среди форм *Solanum andigenum* Juz. et Buk. // Сборник трудов по прикладной ботанике, генетике и селекции. 1987. Т. 115. Л.: ВИР. С. 45-48.
6. Яшина И.М. Наследование полевой устойчивости к фитофторе у гибридов и сортов разного происхождения // Генетика. 1989. Т. 25. № 6. С. 24-31.
7. Chacon M.G., Plaisted R.L., Brodie B. Inheritance of the Resistance to *Globodera rostochiensis* Pathotype Ro2 in Potato // Amer. J. Potato Res. 1999. V. 76. P. 345-349.
8. Gabriel J., Coca A., Plata G., Parlevliet J. E. Characterization of the resistance to *Phytophthora infestans* in local potato cultivars in Bolivia // Euphytica. 2007. V. 153. P. 321-328.
9. Gallais A. An analysis of heterosis inbreeding effects with an autotetraploid cross-fertilized plant: *Medicago sativa* L. // Genetics. 1984. V. 106. P. 123-137.
10. Ghislain M, Núñez J, Herrera M. , Spooner DM. The single *Andigenum* origin of Neo-Tuberosum potato materials is not supported by microsatellite and plastid marker analyses // Theor. Appl. Genetics. 2009. V. 118. № 5. P. 963-969.
11. Glendinning D.R. 1976. The breeding system of Neo-Tuberosum and the structure and composition of the Neo-Tuberosum gene-pool // Potato Research. V. 19. P. 27-36.
12. Hosaka, K., R.E. Hanneman, Jr. Genetics of self-compatibility in a self-incompatible wild diploid potato species *Solanum chacoense*. 1. Detection of an S locus inhibitor (Sli) gene // Euphytica. 1998. V. 99. P. 191-197.
13. Lindhout P., D. Meijer, T. Schotte, R. Hutten, R. Visser, H. van Eck. A new paradigm in potato breeding // Abstract book of The 18th Triennial Conference of the European Association for Potato Research. July 24-29, 2011. Oulu, Finland. P. 33.
14. Loiselle E, G.C.C. Tai, B.R. Christie, and T.R. Tarn. Relationship between inbreeding coefficient and clonal selection in a potato cultivar development program // Amer. Potato J. 1989. V. 66. P. 747-753.
15. Meijer D., H. Van Eck, R. Hutten, R. Visser, P. Lindhout. Overcoming self-incompatibility and inbreeding depression in diploid potato enables an F1 hybrid breeding system // Abstract book of The 18th Triennial Conference of the European Association for Potato Research. July 24-29, 2011. Oulu, Finland. P. 218.
16. Michaud, R., T.H. Busbice. Selection for seed set in noninbred and partly inbred populations of alfalfa // Canadian Journal of Plant Science. 1977. V. 57. P. 873-881.
17. Mihovilovich E., Alarcón L., Pérez A.L., Alvarado J., Arellano C., Bonierbale M. High levels of heritable resistance to *Potato leafroll virus* (PLRV) in *Solanum tuberosum* subsp. *andigena* // Crop Sci. 2007. V. 47. № 3. P. 1091-1103.
18. Ottoman Ryon J., Dan C. Hane, Charles R. Brown , Solomon Yilma, Steven R. James, Alvin R. Mosley J., Crosslin M., Isabel M. Vales. Validation and Implementation of Marker-Assisted Selection (MAS) for PVY Resistance (*Ryadg* gene) in a Tetraploid Potato Breeding Program // Amer. J. Potato Res. 2009. V. 86. P. 304-314.
19. Osipchuk A.A., Taktaev B.A., Sigareva D.D., Pylypenko L.A. Breeding for Resistance to the Potato Cyst Nematode in Ukraine // Czech J. Genetics Plant Breed. 2002. V. 38. P. 158-159.
20. Phumichai C, Mori M, Kobayashi A, Kamijima O, Hosaka K. Toward the development of highly homozygous diploid potato lines using the self-compatibility controlling *Sli* gene // Genome. 2005. V. 48. P. 977-984.
21. Tozzini A.C., Ceriani M.F., Saladrigas M.V., Hopp H.E. Extreme resistance to infection by potato virus X in genotypes of wild tuber-bearing *Solanum* species // Potato Res. 1991. V. 34. P. 317-324.

22. *Yoshida T.* Inbreeding coefficient and yield in sweet potato (*Ipomoea batatas* (L.) LAM.) // Japan J. Breeding. 1986. V. 36. P. 409-415.
23. *Zoteyeva N., U. Carlson-Nilsson.* Resistance to *Phytophthora infestans* in eleven interspecific potato hybrids // Abstract of EAPR Conference. Oulu, Finland, July 24-29. 2011. P. 249.

УДК: 632.938.1:634.232:634.233:632.482.134

## УСТОЙЧИВОСТЬ ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ ВИДОВ РОДА *PRUNUS* К КОККОМИКОЗУ

**М. С. Ленинцева**

Всероссийский научно-исследовательский институт растениеводства имени Н. И. Вавилова РАСХН,  
Санкт-Петербург, Россия, e-mail: [len-masha@yandex.ru](mailto:len-masha@yandex.ru)

### РЕЗЮМЕ

Выявлена дифференциация дальневосточных видов вишни по устойчивости к коккомикозу. Симптомы заболевания не обнаружены на образцах вишни Максимовича. Вишня сахалинская, курильская и Маака полиморфны по устойчивости к возбудителю заболевания. Выделены образцы этих видов, которые ни поражаются популяциями *Coccomyces hiemalis* ни на естественном инфекционном фоне, ни при искусственном заражении. Среди образцов со 100% эффективностью устойчивости для селекции рекомендуются прежде всего образцы вишни сахалинской КП-8, КП-12, Курильск 4; вишни курильской Буревестник 1, Курильск 12, Сентябрьское 1, Ветровое 1 и вишни Максимовича Парусное 2, Горячие Ключи, Хмельницкий 2, Горячие Ключи 1.

**Ключевые слова:** род *Prunus*, *P. maximowiczii*, *P. sachalinensis*, *P. kurilensis*, *P. maackii*, коккомикоз, устойчивость.

## RESISTANCE OF THE FAR EASTERN *PRUNUS* SPECIES TO LEAF SPOT

**M. S. Lenitseva**

N. I. Vavilov All-Russian Research Institute of Plant Industry of RAAS, St. Petersburg, Russia, e-mail: [len-masha@yandex.ru](mailto:len-masha@yandex.ru)

### SUMMARY

Cherry species from the Russian Far East have shown differentiation in their resistance to leaf spot. Plant samples of *P. maximowiczii* were immune to this disease. The accessions of *P. sachalinensis*, *P. kurilensis* and *P. maackii* were polymorphic in their resistance to leaf spot. However, there were accessions unaffected by the pathogen populations both under natural and artificial infestation. Among the accessions with 100% resistance efficiency the following ones have been recommended for plant breeding: for *P. sachalinensis* they are КП-8, КП-12 and Kurilsk 4; for *P. kurilensis* Burevestnik 1, Kurilsk 2, Sentyabrskoye 1 and Vetrovoye 1; for *P. maximowiczii* Parusnoye 2, Goryachiye Klyuchi, Khmel'nitsky 2 and Goryachiye Klyuchi 1.

**Key words:** *Prunus*, *P. maximowiczii*, *P. sachalinensis*, *P. kurilensis*, *P. maackii*, leaf spot, resistance.

Одна из главных причин сокращения площадей возделывания черешни и вишни – сильное поражение сортов и подвоев коккомикозом (возбудитель – гриб *Coccomyces hiemalis* (Higg.), syn. *Blumeriella jaarii* (Rehm) v. Arx) – самым вредоносным заболеванием этих культур. Болезнь поражает листья, плоды и побеги, вызывает преждевременный листопад, что ведет к ослаблению растений перед зимовкой и гибели при низких отрицательных температурах. В питомниководстве патоген поражает подвои, которые не вызревают для проведения прививок.

Наиболее радикальный путь борьбы с прогрессирующим заболеванием – поиск и создание устойчивого сортимента черешни и вишни. В результате изучения коллекции ВИР выявлены источники и доноры устойчивости среди дикорастущих видов вишни, что существенно увеличило привлечение в селекцию нового иммунологически ценного материала [11, 5, 6, 4]. Привлечение в селекцию широкого видового разнообразия вишни из восточно-азиатского генцентра происхождения растений явилось перспективным направлением селекции сортов и подвоев вишни и черешни [3, 4, 7, 9].

Н. И. Вавилов в 1935 г. писал: «Селекционеру и фитопатологу при работе на иммунитет надо хорошо знать не только биологию паразитов, но также индивидуальность хозяйственных растений в смысле их генетической и географической дифференциации» [2]. Слова Н. И. Вавилова (1931 г.) о том, что «...Потенциал диких видов плодовых деревьев и кустарников пока почти не тронут исследованием... Надо знать потенциал, существующий в природе; надо инвентаризировать огромный запас форм диких родичей, имеющийся в природе. Это первая элементарная, трудная, но ясная и определенная задача нашего поколения» остаются актуальными и в наше время [1]. До недавнего времени дикие виды вишни в коллекции ВИР были представлены 3-5 образцами, по результатам оценки устойчивости которых нельзя было судить о резистентности всего вида. Цель исследований – сбор, закрепление и дальнейшее изучение образцов рода *Prunus* Mill. по устойчивости к коккомикозу.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В течение 1984–1990 гг. проводили экспедиционные обследования в Приморском крае (Уссурийский, Шкотовский, Артемовский, Хасанский, Партизанский районы) и на островах Рейнике, Попова, Русский, в Сахалинской области (Анивский, Долинский, Холмский, Корсаковский, Синегорский районы), на Курильской гряде – остров Итуруп (районы населенных пунктов Курильск, Буревестник, Горный, Пионер, Рыбаки, Хмельницкий, Чирип, Ветровое, Горячие Ключи, Сентябрьское, Парусное), остров Шикотан (Мало-Курильский район, бухта Край Света, Крабозаводск), остров Кунашир (Южно-Курильский район, Головинно, Менделеево, Филатовка, Саратовка). Обследование районов, сбор и закрепление образцов проводили согласно инструкции по подготовке и проведению экспедиций ВИР [12].

Интродуцированные образцы (не менее 30 – 40 каждого вида) были закреплены на опытных станциях ВИР и в селекцентрах страны, а в дальнейшем (1990–2010 гг.) изучены по устойчивости к коккомикозу. Работу проводили на Крымской опытно-селекционной станции Северокавказского НИИ садоводства и виноградарства (КОСС СКЗНИИСиВ) и в отделе генетики ВИР. Образцы оценивали на естественном и искусственном инфекционных фонах при заражении местными популяциями патогена по шкале:

- 0 – поражение отсутствует;
- 1 – поражено до 10% поверхности листьев, пятна с едва заметным спороношением;
- 2 – поражено до 25% поверхности листьев, пятна с более активным спороношением;
- 3 – поражено до 50% поверхности листа, пятна с активным спороношением, наблюдается единичное пожелтение;
- 4 – поражено более 50% поверхности листа, пятна сливающиеся, обильно спороношащие; лист желтеет.

Для характеристики устойчивости образцов использовали максимальный балл поражения за все годы исследований.

Поскольку возбудитель коккомикоза различается по вирулентности, изучали эффективность устойчивости выделившихся в полевых и лабораторных условиях образцов при заражении 40 – 60 клонами гриба, выделенными из природной популяции. В случае если образец не поражается ни одним из клонов, это свидетельствует о 100%-ной эффективности устойчивости, при поражении образца хотя бы одним клоном из любой популяции говорят о степени эффективности генов устойчивости данного образца против определенных популяций патогена [8, 10].

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Выявили существенную изменчивость по устойчивости дальневосточных видов вишни к возбудителю коккомикоза. Иммуны образцы вишни Максимовича; среди образцов вишни сахалинской есть образец, поражение которого достигало 3-х баллов; поражение шести образцов вишни курильской и трех – вишни (черемухи) Маака составило 1 балл (табл. 1).

Таблица 1. Устойчивость образцов рода *Prunus* к коккомикозу (естественный и искусственный инфекционные фоны, КОСС СКЗНИИСиВ и отдел генетики ВИР, 1990–2010 гг.)

Table 1. Resistance of *Prunus* accessions to leaf spot (natural and artificial infestation, KEBS NCRJH&V and Department of Genetics VIR, 1990–2010)

Вид	Изучено образцов	Распределение растений по баллам поражения				
		0	1	2	3	4
Вишня курильская	46	40	6	0	0	0
Вишня сахалинская	20	18	0	1	1	0
Вишня Маака	29	26	3	0	0	0
Вишня Максимовича	22	22	0	0	0	0

Среди 21 изученного сеянца вишни курильской поражение восьми не превышало одного балла; из 55 сеянцев различных образцов вишни сахалинской поражение восьми составило 3 балла, 12 – 2, 7 – 1 балл (табл. 2).

Таблица 2. Устойчивость сеянцев рода *Prunus* к коккомикозу (естественный и искусственный инфекционные фоны, КОСС СКЗНИИСиВ и отдел генетики ВИР, 1990–2010 гг.)

Table 2. Resistance of *Prunus* seedlings to leaf spot (natural and artificial infestation, KEBS NCRJH&V and Department of Genetics VIR, 1990–2010)

Вид	Образец	Изучено сеянцев	Распределение растений по баллам поражения				
			0	1	2	3	4
Вишня курильская	Синегорск N 2	21	13	8	0	0	0
Вишня сахалинская	Холмск 7	48	27	6	10	5	0
	N 306	7	1	1	2	3	0

К сожалению не все изученные образцы сохранились в коллекционных насаждениях. Устойчивость сохранившихся образцов приведена в табл. 3. Выделены формы, которые не поражаются популяциями коккомикоза ни на естественном инфекционном фоне, ни при искусственном заражении. Среди них – образцы вишни курильской Буревестник 1, Курильск 2, Сентябрьское 1, Хмельницкий 1 и другие; вишни сахалинской Кедровая Падь 8, Курильск 4, Хмельницкий 14 и другие. Среди образцов вишни Маака интересны Лазовское 8, Владивосток 11 и другие (табл. 3).

Таблица 3. Устойчивость экспедиционных образцов рода *Prunus* к коккомикозу (естественный и искусственный инфекционные фоны, КОСС СКЗНИИСиВ и отдел генетики ВИР, 1990–2010 гг.)

Table 3. Resistance of the collected *Prunus* accessions to leaf sport (natural and artificial infestation, KEBS NCRJH&V and Department of Genetics VIR, 1990–2010)

Образец	Происхождение	Максимальный балл поражения	
		естественный инфекционный фон	искусственный инфекционный фон
Вишня курильская			
И-1	Сахалинская обл., о. Итуруп	0	1
И-3	"-	0	0
Буревестник 1	"-	0	0
Буревестник 10	"-	0	0
Буревестник 11	"-	0	0
Ветровое 1	"-	0	0
Ветровое 4	"-	0	1
Ветровое 6	"-	0	0
Ветровое 10	"-	0	1
Ветровое 11	"-	0	1
Ветровое 20	"-	0	0
Ветровое 21	"-	0	0
Ветровое 23	"-	0	0
Горный 3	"-	0	0
Горный 5	"-	0	0
Горячие Ключи 13	"-	0	0
Курильск 2	"-	0	0
Курильск 12	"-	0	0
Курильск 13	"-	0	0
Курильск 16	"-	0	0
Парусное 5	"-	0	0
Сентябрьское 1	"-	0	0
Сентябрьское 12	"-	0	0
Сентябрьское 15	"-	0	0
Синегорск 2	о. Сахалин	0	1
САХНИИ 4	"-	0	0
Хмельницкий 13	Сахалинская обл., о. Итуруп	0	0
Хмельницкий 1	"-	0	0
Чирип 6	"-	0	0
Вишня сахалинская			
КП –12	Приморский край	0	0
Кедровая Падь 8	"-	0	0
Кедровая Падь 19	"-	0	0
Курильск 4	о. Итуруп	0	0
Сахалин 1/84	о. Сахалин	0	0
Сахалин –84	"-	0	0

Образец	Происхождение	Максимальный балл поражения	
		естественный ин- фекционный фон	искусственный ин- фекционный фон
Хмельницкий 10	Сахалинская обл., о. Итуруп	0	0
Хмельницкий 14	"-	0	0
Хмельницкий 20	"-	0	0
Вишня Маака			
Маака	Приморский край	0	0
Владивосток 11	"-	0	0
Владивосток 12	"-	0	1
Владивосток 14	"-	0	0
Владивосток 15	"-	0	1
Владивосток 17	"-	0	0
Владивосток 18	Приморский край	0	0
Владивосток 19	"-	0	1
Лазовское 8	"-	0	0
Лазовский заповедник 13	"-	0	0
Вишня Максимовича			
Горячие Ключи	Сахалинская обл., о. Итуруп	0	0
Горячие Ключи 1	"-	0	0
Лазовский заповедник	Приморский край	0	0
Парусное 1	Сахалинская обл., о. Итуруп	0	0
Парусное 2	"-	0	0
Сахалин	о. Сахалин	0	0
Сахалин 2/84	"-	0	0
Хмельницкий 2	Сахалинская обл., о. Итуруп	0	0
Французская Черная (стандарт)	Западная Европа	3	4
Любская (стандарт)	Курская обл.	3	4

При выборе образцов для использования в селекции предпочтение следует отдавать образцам с известной эффективностью устойчивости. Часть выделившихся образцов проверили по устойчивости к клонам возбудителя заболевания. Среди образцов со 100% эффективностью устойчивости интерес для селекции представляют образцы вишни сахалинской КП-8, Курильск 4, КП-12; образцы вишни курильской Буревестник 1, Курильск 12, Ветровое 1, Сентябрьское 1; вишни Максимовича Парусное 2, Горячие Ключи, Хмельницкий 2 и другие (табл. 4). Сбор образцов из генцентра происхождения культур с дальнейшим изучением резистентности позволил не только привлечь материал, но и всесторонне проанализировать его устойчивость к болезни. Все это дает возможность увеличивать количество и улучшать качество вовлекаемого в селекцию материала.

Таблица 4. Эффективность устойчивости образцов рода *Prunus* к коккомикозу (отдел генетики ВИР, 2007–2010 гг.)

Table 4. Efficiency of *Prunus* accessions' resistance to leaf spot (Department of Genetics VIR, 2007–2010)

Название образца	Происхождение	Изучено клонов гриба	% авирулентных кло- нов
Вишня сахалинская			
КП-8	Россия, Приморский край	40	100 ± 0.8
КП-12	"-	40	100 ± 0.8

Название образца	Происхождение	Изучено клонов гриба	% авирулентных клонов
Курильск-4,	Россия, Сахалинская обл., о. Итуруп	50	100 ± 0.7
Вишня курильская			
Буревестник 1	Россия, Сахалинская обл., о. Итуруп	54	100 ± 0.6
Ветровое 20	"-	60	95 ± 0.5
Ветровое 1	"-	40	100 ± 0.9
Курильск 12	"-	43	100 ± 0.8
Сентябрьское 1	"-	40	100 ± 0.9
Вишня Максимовича			
Парусное – 2	Россия, Сахалинская обл., о. Итуруп	60	100 ± 0.6
Горячие Ключи	"-	58	100 ± 0.6
Горячие Ключи 1	"-	53	100 ± 0.7
Хмельницкий 2	"-	60	100 ± 0.6
Любская (стандарт)	Россия, Курская обл.	60	0,3 ± 0,5

Таким образом, выявлена дифференциация дальневосточных видов вишни по устойчивости к коккомикозу. Иммуны все изученные 22 образца вишни Максимовича [*Padellus maximowiczii* (Rupr.) Erem. et Yushev = *Cerasus maximowiczii* (Rupr.) Kom.]. Для селекции более интересны высокоэффективные образцы Парусное 2, Горячие Ключи, Хмельницкий 2, Горячие Ключи 1. Среди 46 образцов вишни курильской [*Cerasus nipponica* var. *kurilensis* (Miyabe) Erem. et Yushev = *C. kurilensis* (Miyabe) Kaban. et Vorobiev] интерес для селекции представляют высокоэффективные источники устойчивости Буревестник 1, Курильск 12, Сентябрьское 1, Ветровое 1. Не поражаются коккомикозом образцы вишни сахалинской [*Cerasus sargentii* (Rehd.) Erem. et Yushev = *Cerasus sachalinensis* (Schmidt Fr.) Kom. et Aliss.] Кедровая Падь 8, Курильск 4, Хмельницкий 14 и другие. Однако высокоэффективные образцы КП–8, Курильск 4, КП-12 представляют наибольший интерес в селекции на устойчивость. Из образцов вишни Маака [*Cerasus maackii* (Rupr.) Erem. et Simag. = *Padus maackii* Rupr. Kom.] интересны Лазовское 8, Владивосток 11 и другие.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Вавилов Н.И. Дикие родичи плодовых деревьев Азиатской части СССР и Кавказа и проблема происхождения плодовых деревьев // Труды по прикл. бот., ген. и сел. 1931. Т. 26. № 3. С. 85-107.
2. Вавилов Н.И. Учение об иммунитете растений к инфекционным заболеваниям. М.-Л., 1935. 100 с.
3. Голяева О.Д. Использование отдаленной гибридизации в селекции вишни на устойчивость к коккомикозу // Автореф. дисс. ... канд. с.-х. наук. Мичуринск, 1992. 18 с.
4. Джигадло Е.Н. Совершенствование методов селекции, создание сортов вишни и черешни, их подвоев с экологической адаптацией к условиям центрального региона России // II Вавиловская Международная конференция «Генетические ресурсы культурных растений в XXI веке». СПб., 2007. С. 447-448.
5. Кривченко В.И., Витковский В.Л., Чеботарева М.С. Использование источников устойчивости вишни, черешни и межродовых гибридов к коккомикозу в селекции и производстве // Бюлл. ВИР. 1989. Вып. 196. С. 3-6

7. Кузнецова А.П. Изучение устойчивости к коккомикозу в роде *Cerasus* Mill. // Отд. гибрид. и полиплоидия в селекции плодовых и ягодных культур. Тез. докл. на секции садоводства РАСХН. Орел, 3 – 6 авг. 1993. С. 18.
8. Ленивецова М.С. Устойчивость дальневосточных видов вишни и черемухи к коккомикозу (*Coccomyces hiemalis* Higgins) // II Вавиловская Международная конференция «Генетические ресурсы культурных растений в XXI веке». СПб., 2007. С. 173-174.
9. Ленивецова М.С. Изучение устойчивости косточковых культур к коккомикозу. Методические указания. СПб.: ВИР, 2010. 28 с.
10. Федотова И.Э., Колесникова А.Ф. Реконструкция геномов культивируемых видов подсемейства *Prunoideae* на основе интрогрессии хозяйственно ценных генов // II Вавиловская Международная конференция «Генетические ресурсы культурных растений в XXI веке». СПб., 2007. С. 617-619.
11. Чеботарева М.С. Изучение устойчивости черешни и вишни к коккомикозу. Методические указания. СПб.: ВИР, 1985. 28 с.
12. Чеботарева М.С. Состав генофонда родов *Cerasus* Mill., *Padus* Mill. и *Microcerasus* Webb emend. Sprach по устойчивости к коккомикозу в связи с задачами селекции // Автореф. дис. ... канд. с-х. наук. Л.: ВИР, 1986. 18 с.
13. Щербаков Ю.Н. и др. Инструкция по подготовке и проведению экспедиций ВИР по сбору образцов растений. Л., 1981. 19 с.

УДК 633.11: 632.937.14

## МЕТОДЫ ОЦЕНКИ УСТОЙЧИВОСТИ СЛИВЫ К ТЛЯМ

**Л. В. Ермолаева, О. Е. Радченко**

Всероссийский научно-исследовательский институт растениеводства имени Н. И. Вавилова РАСХН, Санкт-Петербург, Россия, e-mail: larisavir@yandex.ru

### РЕЗЮМЕ

Дано описание шести видов тлей, повреждающих сливу в северо-западном регионе России. Обсуждаются методы оценки устойчивости к тлям. Указаны некоторые источники устойчивости культуры к сливово-гроздниковой тле.

**Ключевые слова:** слива, тли, устойчивость.

## METHODS OF APHID RESISTANCE ASSESSMENT IN PLUM

**L. V. Ermolaeva, O. E. Radchenko**

N. I. Vavilov All-Russian Research Institute of Plant Industry of RAAS, St. Petersburg, Russia, e-mail: larisavir@yandex.ru

### SUMMARY

Description of six aphid species damaging plum in the Northwestern region of Russia is presented. Methods of the aphid resistance evaluation are discussed. Some sources of the crop resistance to plum-reed aphid are listed.

**Keywords:** plum, aphids, resistance.

## ВВЕДЕНИЕ

Слива – ведущая косточковая культура в России, широко распространенная во всех зонах плодоводства, однако в северной и средней зонах возделывания она по преимуществу остается любительской культурой. Тем не менее, ее плоды – ценный продукт питания как в свежем, так и в консервированном виде [6]. Интерес к этой плодовой культуре с каждым годом возрастает, особенно в любительском садоводстве. К сожалению, на сливе встречается более 50 видов вредных организмов, снижающих ее урожайность.

Немалый экономический ущерб сливе причиняют тли. Они наносят ей повреждения, деформируя листья и побеги, нарушая фотосинтез, и, кроме того, переносят вирусные болезни. Использование пестицидов для защиты растений не только нарушает популяционный гомеостаз, но и часто стимулирует размножение этих вредителей. Кроме того, сливу, как и другие плоды, употребляют в пищу в сыром виде, поэтому применение химического метода борьбы с тлями крайне нежелательно. В связи с этим важное значение приобретает внедрение устойчивых к тлям сортов, а также создание новых.

Сливу повреждают различные виды тлей, различающихся по специфической принадлежности к растению-хозяину [9, 10, 11]. Преобладают мигрирующие виды. Видовое разнообразие и специфика биологии развития каждого вида требуют своих методов оценки устойчивости сливы к тлям [1, 2, 3].

Задачами нашей работы было изучение видового состава тлей, повреждающих сливу в северо-западном регионе России, разработка методов оценки устойчивости этой культуры к вредителям и поиск источников устойчивости сливы к тлям.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Работу проводили на коллекционных насаждениях сливы Павловской опытной станции ВНИИР им. Н.И. Вавилова, а также в Пушкинском филиале ВИР в 2000–2010 гг. Погодные условия в эти годы сильно различались, что способствовало массовому размножению тлей в отдельные годы (2000–2002, 2004–2005 гг., 2008 г.). Материалом для исследования служили образцы гексаплоидной сливы домашней, диплоидной сливы и их гибриды.

Изучение видового состава повреждающих сливу тлей осуществляли после отлова крылатых и бескрылых особей, которых помещали в 70%-ный раствор спирта. В лаборатории изготавливали временные глицериновые препараты, а также препараты в жидкости Фора-Берлеза. Определение вида проводили по Г. Х. Шапошникову [11]. Помимо учетов в коллекционных насаждениях делали маршрутные выезды в сады северо-западного региона.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Из немигрирующих видов наиболее вредоносна полосатая персиковая тля *Brachycaudus prunicola* Calt. Тли желто-розовые или грязно-зеленые, с поперечными бурыми полосами, прерванными посередине и слитыми между собой на 3–4 или 3–5 тергитах (верхних полукольцах) брюшка. Распространена повсеместно в местах произрастания сливы. Вредит только в отдельные годы. Зимуют черные блестящие яйца на коре у основания почек. Весной отрождаются личинки, которые позднее превращаются в бескрылых партеногенетических самок. По достижении высокой плотности в колонии появляются крылатые самки, перелетающие на другие деревья, где возникают новые колонии. Тли располагаются в верхушечных листьях, которые сильно сморщиваются и скручиваются.

Выявили 5 видов мигрирующих тлей, вредящих на сливе: сливово-тростниковая (*Hyalopterus pruni* Geoffr.), гелихризозная (*Brachicaudus helichrysi* Kalt.), чертополоховая (*Brachycaudus cardui* L.), сливово-хмелевая (*Phorodon humuli* Schirk.), кувшинковая (*Rhopalosiphum*

*nymphaeae* Walk.). Наибольший ущерб сливе в северо-западном регионе причиняет сливово-тростниковая тля.

Биология развития мигрирующих видов тлей различается довольно сильно, но есть и много общего. Обычно зимуют яйца на различных видах сливы. Весной из яиц отрождаются личинки, превращающиеся в бескрылых самок-основательниц, которые питаются здесь же. Спустя 1–3 поколения появляются крылатые самки-расселительницы. Они перелетают на травянистые растения, где дают еще несколько поколений. С уменьшением длины фотопериода появляются ремигранты и половое поколение, которые возвращаются на первичные кормовые растения и откладывают там зимующие яйца.

Бескрылые самки *H. pruni* продолговатые, зеленые с голубоватым оттенком, покрыты коротким белым восковым пушком или пылью. Трубочки цилиндрические, почти в два раза короче хвостика. Распространена и вредит повсеместно, нередко сильно. Зимуют яйца на сливе. Весной отрождаются личинки. В колониях до конца июня преобладают нимфы, затем появляются крылатые расселительницы, уже в конце июня мигрирующие на тростник. В середине июля на вторичных хозяевах в многочисленных колониях можно встретить огромное количество личинок и совсем немного бескрылых самок. В августе появляются крылатые полоноски, которые ремигрируют на основных хозяев. При сильном заселении края листьев загибаются вниз, заселенные листья обесцвечиваются по жилкам, листья не вырастают до нормальной величины, молодые плоды недоразвиваются. При массовом заселении даже побеги останавливаются в росте.

Окраска тела бескрылых самок кувшинковых тлей коричнево-бурая, тело яйцевидное. У основательниц трубочки цилиндрические, короткие, по длине почти такие же, как хвостик. У бескрылых самок трубочки почти в два раза длиннее хвостика, на конце незначительно вздуты. У крылатых самок трубочки сильно вздуты. На усиковых буграх нет рожковидных выступов. Распространена повсеместно, часто встречается на сливе колючей. Зимуют яйца на сливовых. С мая по июнь развиваются на первичных растениях-хозяевах, после чего крылатые мигранты перелетают на разнообразные водные растения, где и развиваются до осени. С укорочением фотопериода возвращаются на основные растения-хозяева. Питается на различных видах сливовых. Тли в плотных колониях сосут на нижней стороне листьев и нередко переходят на концы молодых побегов. В отдельные годы вредит значительно.

Светло-зеленое тело сливово-хмелевой тли не опылено восковой пылью. Волоски на теле щетинковидные или лопатчатые. У бескрылых самок трубочки цилиндрические, в два раза длиннее хвостика. Зимуют яйца на сливовых. В начале лета питаются там же, а потом перелетают на хмель, которому сильно вредит. Переносит вирусные заболевания. Питается на различных сливовых на нижней поверхности листьев. Встречается повсеместно, вредит в отдельные годы.

Бескрылые самки гелихризовой тли без полос; голова, грудь и брюшко блестящие, светло-зеленые. Хвостик округлый, длина его меньше ширины у основания. Зимуют яйца на сливе, здесь же питаются в начале лета, вызывая сильную деформацию листьев. Края поврежденных листьев сильно скручиваются параллельно главной жилке, образуя трубочки. Позднее перелетают на астры и другие сложноцветные, где питаются на верхних листьях и цветках, вызывая их сморщивание и пожелтение. Переносят вирусные заболевания. Распространена повсеместно, вредит в отдельные годы.

Тело бескрылых самок чертополоховой тли темно-зеленое, блестящее. На брюшке почти квадратное, коричнево-черное пятно. Длина хвостика равна его ширине при основании. Зимуют яйца на сливе, могут перезимовывать и в теплицах на сложноцветных и бурачниковых. Весной вначале вредят сливе, скручивая листья как вдоль, так и поперек жилок, позднее мигрируют на чертополох и другие сложноцветные растения. Встречается повсеместно, вредит в отдельные годы.

У сливы обнаружены все типы устойчивости к тлям по классификации Р. Пайтнера [5]: антиксеноз (непредпочитаемость), антибиоз (неблагоприятное влияние устойчивого сорта растения, на котором питается вредитель, на жизненный цикл насекомого) и толерантность (выносливость). В настоящее время разработаны как полевые, так и лабораторные методы изучения устойчивости растений к вредителям. Оценка устойчивости сливы к тлям можно проводить непосредственно на коллекционном участке при осмотре растений. Данная оценка является предварительной, но в годы массового размножения насекомых она без дополнительных трудовых затрат позволяет выявить устойчивые образцы сливы.

При оценке устойчивости сливы к сливово-тростниковой тле, а также другим видам тлей, кроме гелихризовой и чертополоховой, можно использовать следующую шкалу:

- 0 – растения не заселены тлей;
- 1 – небольшие колонии тли на листьях (3-5 особей);
- 2 – листья деформированы, колонии среднего размера (10-15 особей);
- 3 – листья сильно деформированы, черешки искривлены;
- 4 – побеги укорочены, черешки листьев и листья с нижней стороны плотно покрыты тлями.

При оценке устойчивости к гелихризовой и чертополоховой тле целесообразнее использовать другую шкалу:

- 0 – растения не заселены тлей;
- 1 – деформировано менее 5% листьев;
- 2 – « до 20% листьев;
- 3 – « до 50% листьев;
- 4 – « >50% листьев.

Устойчивость определяют по максимальному баллу. К устойчивым относят образцы, поврежденность которых не превышает одного балла, среднеустойчивым – 2 балла и неустойчивыми – 3-4 балла.

При оценке устойчивости проводят, как правило, 3 учета:

- 1-й – в начале отрождения личинок;
- 2-й – спустя 3–4 недели после отрождения;
- 3-й – в конце вегетации.

Полевая оценка устойчивости растений на естественном фоне позволяет получить предварительные результаты достаточно быстро и с наименьшими трудовыми затратами, хотя при этом не исключена ошибочная классификация фенотипов. Более достоверные результаты получают в годы вспышек массового размножения тли. При низкой численности вредителя легко выделить сорта, наименее устойчивые к тлям, реагирующие на повреждения даже при низкой плотности насекомых. Искусственное заселение растений позволяет наиболее эффективно провести иммунологическую оценку образцов. При этом можно контролировать вид тли, плотность и время заселения.

Следует заметить, что правильная оценка устойчивости к тлям требует дополнительной защиты растений от нежелательного заселения колоний насекомого хищниками и паразитами, а также другими видами тлей. Очень помогает защита делянок специальными укрытиями из лутрасила (с помощью дуг или каркасов). В случае проникновения энтомофагов или других вредителей приходится проводить обработку инсектицидами. Для более детальной оценки некоторых факторов устойчивости (антиксеноза, антибиоза и толерантности) применяют специальные лабораторные методы.

При определении антиксеноза в пакеты с почвой высаживают по 5–10 растений изучаемого сорта, затем пакеты с изучаемыми сортами устанавливают группами или по кругу, в центре же помещают растения с предварительно накопленным видом тли. Колонии тли должны быть с высокой плотностью и большим количеством крылатых расселительниц. Ежедневно осматривают растения, переставляют их и отмечают количество крылатых самок, а также число отрождающихся личинок. Недостаток метода – трудоемкость.

Лучше для этой цели послужит «бензимидазольная» методика [4]. При этом в кюветы с увлажненным раствором бензимидазола (концентрация 0,0005%) ватным слоем по кругу раскладывают листья изучаемых сортов, в центре размещают листья с плотными колониями тлей, в которых много крылатых расселительниц. Повторность – 10-кратная. Через 24 ч отмечают заселение образцов, подсчитывая имаго на каждом листе. Спустя еще сутки подсчитывают отродившихся личинок.

При определении антибиоза наиболее часто используют 2 критерия [10]:

- 1) продолжительность преимагинального развития;
- 2) плодовитость насекомых за определенный период.

В теплице в пакетах объемом 1 л высаживают по 1 саженцу (10 повторностей). На каждое растение подсаживают 1 личинку первого возраста. Спустя 10–20 дней подсчитывают тлей и по формуле определяют коэффициент размножения (К):

$$K = \frac{\text{Средняя плодовитость самки за время опыта}}{\text{Продолжительность опыта в днях}}$$

Каждый пакет накрывают изолятором. Для этой цели можно использовать лутрасил, натянутый на проволочный каркас. Продолжительность наблюдений можно сократить до 5–7 дней, так как известно, что тли наиболее плодовиты в начале репродуктивного периода.

При оценке антибиоза можно применять метод, предложенный Е. Е. Радченко [8], когда об устойчивости сорта судят по площади под кривой нарастания численности, вычерченной по результатам наблюдений.

Выносливость сливы в лабораторных условиях (в теплице) удобнее определять на только что привитых саженцах. Спустя 2 недели после посадки на распутившийся лист выпускают по 3 бескрылые самки, предварительно размноженные на неустойчивом образце. Каждое растение накрывают изолятором (на проволочный каркас натягивают лутрасил). Для оценки устойчивости образца необходимо 8-10 повторностей. На этой фазе растения более всего уязвимы и сильно реагируют на повреждения тли. Спустя 6–8 недель после заселения определяют поврежденность образцов, а также прирост растений по сравнению с контрольным (наименее выносливым) сортом.

Таблица. **Источники устойчивости сливы к сливово-тростниковой тле**  
*Hyalopterus pruni*  
Table. **Sources of plum resistance to *Hyalopterus pruni***

№ по каталогу ВИР	Образец	Происхождение	Повреждение, балл
15450	Евразия 21	Воронеж	0,5
7433А	Гибрид Еремина I-8	Ленинград	0,6
7420А	Сеянец Ренклода Колхозного	Ленинградская обл.	0,7
14915А	Слива 11-5	Ленинград	0,8
36703	Память Тимирязева	Московская обл.	0,8
44443	Виола 12	Ленинград	1,0
36693	Koguva	Эстония	1,0
36704	Тулская Черная	Тула	1,0
35676	Сеянец Ант-Императора 62/8	Ленинград	1,0

В лаборатории оценку устойчивости можно также проводить, используя метод «бу-кетных веточек». Ветки, срезанные с деревьев в марте после завершения периода покоя сливы и реактивации тлей (по 5 веточек каждого сорта) или извлеченные из холодильника, где они хранились после срезки поздней осенью, помещают в банки с водой. Спустя 10 дней

подсчитывают количество отродившихся из зимующих яиц личинок и сравнивают с контрольным образцом (неустойчивым сортом).

Используя разработанные нами методы оценки устойчивости сливы к тлям, оценили устойчивость сливы к сливово-тростниковой тле в северо-западном регионе России и выявили ряд источников устойчивости (таблица). Некоторые образцы – такие, как Евразия21 (к-15450, Воронеж), Гибрид Еремина I-8 (к-7433А, Ленинград), Тульская Черная (к-36704, Тула), Виола 12 (к-44443, Ленинград) отличаются высокой урожайностью и хорошими вкусовыми качествами.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Предложенные нами методы оценки устойчивости сливы к тлям позволяют интенсифицировать работу по созданию высокоадаптивных неповреждаемых тлями сортов. Наиболее просто осуществить оценку при массовом размножении тлей. В дальнейшем предполагается оценка на инвазионном фоне, а также, при необходимости большей детализации, – в лабораторных условиях. Применение данных методов позволило выделить источники устойчивости культуры к сливово-тростниковой тле в условиях северо-западного региона России, которые можно использовать в селекции новых сортов.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Ермолаева Л.В., Радченко О.Е.* Устойчивость сливы к тлям и методы ее оценки // Материалы конференции «Проблемы защиты растений в условиях современного сельскохозяйственного производства». СПб., 2009. С. 54-58.
2. *Ермолаева Л.В., Радченко О.Е.* Тли – вредители сливы и методы оценки устойчивости к ним // Материалы междунар. конференции «Биологические основы садоводства и овощеводства». Мичуринск-научоград., 2010. С. 121-125.
3. *Ермолаева Л.В., Арсеньева Т.В.* Изучение устойчивости смородины к тлям. СПб.: ВИР, 2005. 31 с.

## УСТОЙЧИВЫЕ К КАМЕННОЙ И ПЫЛЬНОЙ ГОЛОВНЕ ОБРАЗЦЫ ЯРОВОГО ЯЧМЕНЯ

**А. П. Хохлова, П. М. Курбанова**

Всероссийский научно-исследовательский институт растениеводства имени Н. И. Вавилова РАСХН, Санкт-Петербург, Россия, e-mail: [patya\\_14@mai.ru](mailto:patya_14@mai.ru)

### Резюме

В результате изучения коллекционных образцов ячменя выделили источники устойчивости к пыльной и каменной головне, а также с групповой устойчивостью к двум заболеваниям.

**Ключевые слова:** ячмень, пыльная головня, каменная головня, устойчивость.

## SPRING BARLEY ACCESSIONS WITH RESISTANCE TO LOOSE AND COVERED SMUTS

**A. P. Khokhlova, P. M. Kurbanova**

N. I. Vavilov All-Russian Research Institute of Plant Industry of RAAS, St. Petersburg, Russia, e-mail: [patya\\_14@mai.ru](mailto:patya_14@mai.ru)

### Summary

As a result of screening the barley collection, sources of resistance to loose and covered smuts as well as combined resistance to both pathogens have been identified.

**Key words:** barley, loose smut, covered smut, resistance

Пыльная (возбудитель – *Ustilago nuda* (Jens) Kell. et Swing.) и каменная (*Ustilago hordei* (Pers.) Kell. et Swing.) головня – чрезвычайно опасные болезни ячменя. Наиболее эффективным способом борьбы с головневыми болезнями является селекция устойчивых сортов. К сожалению, большинство возделываемых сортов сильно поражаются этими патогенами. Ограниченность запаса эффективных генов устойчивости обуславливает необходимость поиска новых эффективных источников устойчивости к болезням.

В 2006–2010 гг. на искусственных инфекционных фонах изучали устойчивость коллекционных образцов ярового ячменя к болезням. Для оценки устойчивости к пыльной головне растения заражали хламидоспорами гриба по методу Гешеле [1]. Инокуляцию семян суспензией спор *U. hordei* осуществляли по методу ВИР в приборе РТ-1 [2].

Изучили устойчивость 339 форм ячменя к пыльной головне. Среди изученного материала были новейшие поступления в коллекцию ВИР, а также выделенные ранее устойчивые к головневым заболеваниям образцы ячменя. Большая часть зарубежного сортимента (Швеция, Польша, Чехия, Германия, Австралия) восприимчива к *U. nuda*. Выделились устойчивые сорта отечественной селекции Сигнал, Петр, Симон, Лука, Колизей, Зевс, ГЦ 250, Титан, Адамовский. Следует отметить, что местные пакистанские образцы к-26651, к-26672, к-26676, а также местные формы к-26858 (Таджикистан), к-27670 (КНДР) и к-20090 (АНОР 1634/65, Эфиопия) в течение многих лет не поражаются возбудителем пыльной головни.

По устойчивости к возбудителю каменной головни изучили 161 образец ярового ячменя различного географического происхождения. Сильная восприимчивость к *U. hordei* отмечена у сортов из Германии, Швеции и Финляндии. Устойчивостью к *U. hordei* характеризуются Пастбищный (к-30597, Кустанайская обл.), Новичек (к-30806 Кировская обл.), Лука (к-30899, Кемеровская обл.), Н2210 (к-30810, Эфиопия), Rph3 (к-30815, Греция). Среди изученных перспективных сортов ячменя можно отметить Ясный и Первоцелинный. Среди за-

рубежных поступлений в коллекцию ВИР по результатам трехлетнего изучения не поражались возбудителем болезни 12 образцов ячменя из Австралии, Украины, США и Китая.

Выявлены также образцы, характеризующиеся групповой устойчивостью к двум патогенам: к-23851, к-23852 (Таджикистан), к-7070 (Индия), к-3282, к-8685 (Эфиопия), к-18988 (Китай) и сорт Нахбу (к-31053, США).

#### ЛИТЕРАТУРА

1. *Гешеле Э.Э.* Основы фитопатологической оценки в селекции растений. М., 1978. 206 с.
2. *Кривченко В.И., Хохлова А.П.* Головные болезни зерновых культур. В кн.: Изучение генетических ресурсов зерновых культур по устойчивости к вредным организмам. Методическое пособие. М.: Россельхозакадемия, 2008. С. 32-85.

УДК 633.11: 581.573.4

### УСТОЙЧИВОСТЬ К МУЧНИСТОЙ РОСЕ ОБРАЗЦОВ ТВЕРДОЙ ПШЕНИЦЫ

**О. С. Горшкова, О. А. Ляпунова, Е. Е. Радченко**

Всероссийский научно-исследовательский институт растениеводства им. Н.И. Вавилова РАСХН, Санкт-Петербург, Россия, e-mail: [olg-gorshkova@ya.ru](mailto:olg-gorshkova@ya.ru)

#### РЕЗЮМЕ

Изучили 432 образца твердой пшеницы по устойчивости к мучнистой росе. Выявили устойчивый на всех фазах развития растений образец к-33892 (India 242, Индия).

**Ключевые слова:** твердая пшеница, мучнистая роса, устойчивость.

### POWDERY MILDEW RESISTANCE IN DURUM WHEAT ACCESSIONS

**O. S. Gorshkova, O. A. Liapounova, E. E. Radchenko**

N. I. Vavilov All-Russian Research Institute of Plant Industry of RAAS, St. Petersburg, Russia, e-mail: [olg-gorshkova@ya.ru](mailto:olg-gorshkova@ya.ru)

#### SUMMARY

Four hundred and thirty two durum wheat accessions were studied for the resistance to powdery mildew. The entry k-33892 India 242 with high level of resistance was identified.

**Keywords:** durum wheat, powdery mildew, resistance.

Мучнистая роса пшеницы, вызываемая грибом *Blumeria graminis* f. sp. *tritici*, вредносна в районах России с влажным климатом. У пораженных растений изменяется ассимиляционная поверхность листьев, снижается их фотосинтетическая активность, возрастает потеря воды, резко повышается интенсивность дыхания, что приводит к существенному сокращению транспорта углеводов в корни, точки роста и зерновки. Вследствие этого замедляется рост стеблей пшеницы, снижается способность к кущению, уменьшаются озерненность колоса и масса семян [2].

Важным средством борьбы с болезнью является селекция устойчивых сортов. К сожалению, устойчивость ограничена во времени из-за появления биотипов гриба с новой вирулентностью, способных распространиться на больших площадях. Поэтому постоянный поиск новых эффективных генов устойчивости к болезни является необходимым этапом селекции. Результаты исследований отдела генетики ВИР и литературные сведения показывают, что генофонд мягкой пшеницы беден устойчивыми формами, а наиболее перспективным спосо-

бом расширения генетического разнообразия зерновых может быть интрогрессия генов устойчивости. Так, большая часть идентифицированных генов устойчивости пшеницы к *B. graminis* – интрогрессивного происхождения. В этой связи достаточно результативным может быть поиск устойчивых форм среди тетраплоидных видов пшеницы. Например, Н. И. Вавилов устойчивость *Triticum persicum* к мучнистой росе использовал в качестве таксономического признака [1]. Исследования тетраплоидных видов, проводившиеся ранее, могли устареть, прежде всего, в силу микроэволюции гриба. Цель настоящей работы – изучение устойчивости *T. durum* к *B. graminis* в лабораторных и полевых условиях.

Материалом для лабораторных исследований служили 432 образца твердой пшеницы разного эколого-географического происхождения из коллекции ВНИИР им. Н. И. Вавилова, в полевых условиях на фоне естественного развития инфекции оценили поражение болезнью 222 образцов. Перед началом лабораторных опытов оценили устойчивость образцов пшеницы с идентифицированными генами устойчивости и выяснили, что использовавшаяся в наших экспериментах популяция гриба имела гены вирулентности, комплементарные генам устойчивости *Pm1*, *Pm2*, *Pm3* (a-d), *Pm4a*, *Pm4b*, *Pm5*, *Pm6*, *Pm7*, *Pm8*, *Pm9*, *Pm10*, *Pm15*, *Pm17*, *Pm18*, *Pm19* и авирулентности к *Pm12*.

Лабораторные эксперименты проводили в климатической камере при высокой относительной влажности воздуха при постоянной температуре 17,5°C и 14-ти часовом фотопериоде. Испытываемые образцы и восприимчивый контроль (сорт яровой мягкой пшеницы Ленинградская 97) высевали в кюветы на смоченную водой вату. В фазе 1-го листа на проростки стряхивали инокулюм с сильно пораженных растений. В дальнейшем растения перезаражались при помощи вентиляционной системы климокамеры, которая сдувала конидии с больных листьев и они оказывались в воздушном пространстве, создавая таким образом перманентный инфекционный фон. На 10–14 сутки при сильном поражении контроля оценивали тип устойчивости к патогену по модифицированной шкале Майнса и Дитца [2]:

- 0 – иммунный;
- 1 – высокоустойчивый, слабое развитие мицелия;
- 2 – умеренно устойчивый, умеренное развитие мицелия, слабая споруляция;
- 3 – умеренно восприимчивый, умеренное развитие мицелия и умеренная споруляция;
- 4 – высоковосприимчивый, обильное развитие мицелия и обильная споруляция.

Выделившиеся по устойчивости образцы оценивали повторно.

В полевых условиях учитывали интенсивность проявления заболевания. Исследуемые образцы высевали по одному рядку в поле на делянках шириной 1 м. Через каждые 5 рядков, без промежутков (чтобы исключить проветривание), помещали восприимчивый сорт Ленинградская 97. Устойчивость оценивали по следующей шкале [2]:

- 0 – отсутствие поражения;
- 1 – очень слабо поражение (единичные мелкие подушечки на листьях нижнего яруса);
- 2 – слабое поражение (умеренное количество подушечек на листьях нижнего яруса);
- 3 – среднее поражение (подушечке в массе развиваются на нижнем ярусе листьев, доходя до верхних ярусов отдельными пятнами);
- 4 – сильное поражение (подушечки сильно развиты на всех листьях).

Для того, чтобы проследить динамику развития болезни, первую оценку проводили в период кущения, второй учет – в фазу колошения, третий – в фазу молочной спелости зерна.

В лабораторных экспериментах выявили 3 высокоустойчивых образца твердой пшеницы: к-5467 FNB4512 (Китай), к-33892 India 242 (Индия) и к-54951 (Иран); на восьми образцах отмечено слабое развитие мицелия (табл. 1), умеренной устойчивостью (балл 2) характеризовались 17 изученных форм.

Пораженность большинства образцов мучнистой росой в поле варьировала от 1 до 3-х баллов, при этом поражение контрольного сорта составляло 4 балла (сильная восприимчивость). Симптомы болезни не обнаружены на 97 образцах, 11 оказались сильно восприимчивыми.

Высокой устойчивостью в лаборатории и в поле характеризовался лишь образец к-33892 India 242 (табл. 1). Среди 97 устойчивых в поле образцов 76 в лабораторных условиях проявили сильную восприимчивость. Так как контрольный сорт Ленинградская 97 был сильно поражен по всему опытному посеву, большое число выделившихся устойчивых форм нельзя объяснить слабым уровнем инфекционного фона. Слабое поражение в поле может объясняться либо проявлением генов устойчивости, не экспрессировавшихся в ювенильной фазе развития растений, либо, что более вероятно, – замедленным развитием инфекции на выделившихся образцах. Степень поражения многих образцов оставалась неизменной в течение всего периода полевых наблюдений (кущение – колошение – молочная спелость): 59 образцов – 1 балл, 22 образца – 2 балла, 7 образцов – 3 балла, а поражение растений пяти образцов даже снизилось (табл. 2).

Таблица 1. Устойчивость образцов твердой пшеницы к мучнистой росе  
Table 1. Powdery mildew resistance in durum wheat accessions

Номер по каталогу ВИР	Образец	Происхождение	Тип реакции (балл) в фазе:	
			всходов	кущения-колошения
54949	-	Иран	1 + хлорозы	4
54951	-	Иран	хлорозы	4
14307	Каляк	Иран	1	4
17126	Horsi Zibdin	Сирия	хлорозы	2 (1)
5467	FHB4512	Китай	1	1
16477	Souri 484	Тунис	1	0
14387	-	Турция	1	0
6671	-	Иран	1	0
15172	Kubanka 21	Канада	1	0
9476	Гарновка	Россия, Оренбургская обл.	1	0

Таблица 2. Поражение образцов твердой пшеницы *B. graminis* в течение периода вегетации.

Table 2. Affection of durum wheat accessions by *B. graminis* during plant vegetation

Номер по каталогу ВИР	Образец	Происхождение	Поражение (балл) в фазе:		
			кущения	колошения	молочной спелости
22426	Кубанка	Россия, Алтайский край	2	1	1
59880	Гордеиформе 395	Россия, Самарская обл.	2	1	1
37152	-	Казахстан	4	2	2
42414	Чан-ман-май	Китай	3	2	2
17126	Hovsi Zibdin	Сирия	2	1	1
	Ленинградская 97 (контроль)		4	4	4

Результаты первого года изучения свидетельствуют о невысоком иммунологическом потенциале образцов твердой пшеницы. Полученные сведения заслуживают более пристального исследования как в лабораторных, так и полевых условиях.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Вавилов Н.И.* Иммуитет растений к инфекционным заболеваниям. М.: Наука. 1986. 520 с.
2. *Кривченко В.И., Лебедева Т.В, Пеуша Х.О.* Мучнистая роса злаков // Изучение генетических ресурсов зерновых культур по устойчивости к вредным организмам. Методическое пособие. М.: Россельхозакадемия, 2008. С. 86-105.

УДК 633.174:632.732:581.573.4

### ДОНОР УСТОЙЧИВОСТИ ЗЕРНОВОГО СОРГО К ОБЫКНОВЕННОЙ ЗЛАКОВОЙ ТЛЕ Rsg-1237-11<sup>†</sup>

**Е. Е. Радченко<sup>1</sup>, Е. В. Малиновская<sup>2</sup>, Т. Л. Кузнецова<sup>1</sup>**

<sup>1</sup>Всероссийский научно-исследовательский институт растениеводства им. Н. И. Вавилова РАН, Санкт-Петербург, Россия, e-mail: [Eugene.Radchenko@rambler.ru](mailto:Eugene.Radchenko@rambler.ru)

<sup>2</sup>Кубанская опытная станция ВНИИ растениеводства им. Н. И. Вавилова, Гулькевичи, Россия

#### РЕЗЮМЕ

Для селекции предлагается линия сорго, обладающая высокой устойчивостью к обыкновенной злаковой тле и другими ценными признаками. Устойчивость исходной формы к-1237 и линии Rsg-1237-11 не сцеплена с отрицательными свойствами.

**Ключевые слова:** сорго, обыкновенная злаковая тля, устойчивость.

### GREENBUG RESISTANCE DONOR Rsg-1237-11 OF GRAIN SORGHUM

**E. E. Radchenko<sup>1</sup>, E. V. Malinovskaya<sup>2</sup>, T. L. Kuznetsova<sup>1</sup>**

<sup>1</sup>N. I. Vavilov All-Russian Research Institute of Plant Industry of RAAS, St. Petersburg, Russia, e-mail: [Eugene.Radchenko@rambler.ru](mailto:Eugene.Radchenko@rambler.ru)

<sup>2</sup>Kuban Experimental Station of the N. I. Vavilov All-Russian Research Institute of Plant Industry, Russia

#### ABSTRACT

A sorghum line with high level of greenbug resistance and other important traits is recommended for breeding practice. Greenbug resistance in the accession k-1237 and the line Rsg-1237-11 is not linked with unfavorable characters.

**Keywords:** sorghum, greenbug, resistance.

Обыкновенная злаковая тля *Schizaphis graminum* Rond. – ключевой вредитель сорго, способный унести свыше 85% урожая [1]. Характерное для фитофага дифференциальное взаимодействие с генотипами растения-хозяина означает, что генетическая однородность возделываемых сортов создает условия для массового размножения тли. Широкое возделывание в 80-х годах XX века сортов и гибридов, имеющих в родословной устойчивый сорт Сарваши, довольно быстро привело к накоплению вирулентных клонов насекомого.

В отделе генетики ВИР выделены образцы зернового сорго, защищенные не использовавшимися ранее в селекции генами устойчивости. Устойчивые формы обладают рядом отрицательных свойств – прежде всего, высокорослостью и слабой выдвинутостью оси соцветия из влагалища листа (признак, очень важный для механизированной уборки).

<sup>†</sup> Работа поддержана РФФИ (грант № 11-04-96509-р\_юг\_ц)

Очевидно, для эффективного использования в селекционном процессе необходимо создание доноров устойчивости, характеризующихся агрономически приемлемым фенотипом.

В результате многолетней работы сотрудников отдела генетики ВИР и группы сорго Кубанской опытной станции ВИР получен новый донор устойчивости к *S. graminum* – линия Rsg-1237-11. Донор создан методом беккроссов, гибридная формула BC<sub>1</sub>F<sub>8</sub> (Низкорослое 81с × к-1237). В качестве рекуррентного родителя использовали стерильную линию Низкорослое 81с, источником устойчивости являлся образец к-1237 (Джугара белая, Китай), который защищен двумя доминантными генами устойчивости к краснодарской популяции тли [3].

Так как устойчивость носит доминантный характер, проводили непрерывные насыщающие скрещивания. Образец к-1237 устойчив к тле на всех этапах органогенеза, поэтому устойчивые растения из расщепляющихся популяций отбирали в фазе всходов и доводили до созревания. В полевых условиях осуществляли отбор по основным хозяйственно ценным признакам. В результате получили целый ряд сходных по фенотипу с рекуррентным родителем устойчивых линий BC<sub>1</sub> – BC<sub>2</sub>, одну из которых обозначили как Rsg-1237-11.

В лабораторных условиях анализировали расщепление по устойчивости к краснодарской популяции *S. graminum* F<sub>2</sub> гибрида Низкорослое 81с × Rsg-1237-11. Наблюдавшееся соотношение фенотипов 157 устойчивых : 55 восприимчивых соответствует моногенному доминантному контролю признака ( $\chi^2 = 0,10$ ; P = 0,75), т. е. линия несет один из двух генов устойчивости образца к-1237.

Рекуррентная стерильная линия требует улучшения не только по устойчивости к тле, но и по другим признакам. Отбор устойчивых генотипов в самых ранних поколениях (F<sub>2</sub> – F<sub>3</sub>) позволял отбирать линии, трансгрессивные по хозяйственно ценным признакам, без риска потерять устойчивость к вредителю в процессе селекции. В 2011 г. анализировали морфометрические признаки Rsg-1237-11, родительских форм и стандартного районированного сорта Кубанское красное 1677 (по 10 типичных растений). Созданный донор оказался не только достоверно ниже линии Низкорослое 81с и стандартного сорта (табл. 1), но и наиболее выровнен по этому признаку (табл. 2). Rsg-1237-11 сходен по большинству признаков с линией Низкорослое 81с, однако характеризуется несколько меньшей метелкой и большей продолжительностью периода вегетации (табл. 1). Тем не менее, все анализировавшиеся образцы относятся к раннеспелым [4]. Следует также отметить, что в период уборки лишь 2 растения Rsg-1237-11 из десяти слабо ветвились (нежелательный для селекции признак). При этом боковое ветвление выявлено у половины растений сорта Кубанского красного 1677 и у большей части – линии Низкорослое 81с.

Донор устойчивости имеет крупное зерно, что обеспечивает высокую урожайность. Так, в 2011 г. урожай зерна с делянки (3,5 м<sup>2</sup>) Rsg-1237-11 составил 2100 г при уборочной влажности 17,9%, или 59,3 ц/га при пересчете на стандартную влажность зерна 14%. Урожай зерна с делянки сорта Кубанское красное 1677 равнялся 1535 г (влажность зерна 16, 8%), или, при пересчете, – 45,9 ц/га.

Таким образом, образец сорго к-1237 с новыми генами устойчивости к *S. graminum* отвечает всем требованиям, предъявляемым к донорам [2]: он легко скрещивается с улучшаемым сортом и дает при этом высокофертильное потомство, достаточно универсален и не имеет отрицательных признаков, генетически сцепленных с устойчивостью к вредителю. Линия Rsg-1237-11 защищена доминантным геном устойчивости к краснодарской популяции тли и обладает рядом других селекционно ценных признаков.

Таблица 1. Характеристика образцов сорго по селекционно-ценным признакам (КОС ВИР, 2011 г.)  
 Table 1. Characteristics of sorghum accessions according to economically valuable traits (KES VIR, 2011)

Образец	Длина главного побега, см	Диаметр главного побега, см	Кустистость общая, шт	Кустистость продуктивная, шт	Число листьев, шт	Длина листа, см	Ширина листа, см	Выдвинутость оси соцветия, см	Длина метелки, см	Ширина метелки, см	Период всходы – созревание, дней
Низкорослое 81	121,5 б*	2,9 а	1,9 а	1,3 а	10,4 б	68,6 а	8,2 аб	5,2 б	29,6 а	8,0 а	90
к-1237	320,1 а	1,5 б	1,8 а	1,7 а	12,6 а	70,3 а	7,3 б	-1,1 в	13,9 в	7,0 бв	96
Rsg-1237-11	106,3 в	2,8 а	1,3 а	1,3 а	10,5 б	70,2 а	9,4 а	9,1 б	22,6 б	7,1 б	98
Кубанское красное 1677	132,0 б	0,9 в	2,1 а	1,8 а	9,0 в	46,8 б	4,5 в	17,4 а	23,9 б	5,7 в	94

\*Различия между вариантами, обозначенными одинаковыми буквами по вертикали, незначительны по многокритериальному критерию Дункана ( $P < 0,05$ ).

Таблица 2. Дисперсия селекционно-ценных признаков образцов сорго (КОС ВИР, 2011 г.)  
 Table 1. Dispersion of economically valuable traits in sorghum accessions (KES VIR, 2011)

Образец	Длина главного побега	Диаметр главного побега	Кустистость общая	Кустистость продуктивная	Число листьев	Длина листа	Ширина листа	Выдвинутость оси соцветия	Длина метелки	Ширина метелки
Низкорослое 81	24,5	0,2	1,2	0,5	0,3	59,4	0,7	9,1	5,8	1,0
к-1237	330,5	0,1	0,4	0,2	0,5	10,2	0,4	2,4	0,6	0,5
Rsg-1237-11	8,5	0,3	0,5	0,5	0,3	20,4	1,4	6,1	1,6	0,4
Кубанское красное 1677	35,1	0,03	0,3	0,2	1,1	29,5	0,7	30,3	4,1	1,5

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Бадулин А.В., Любименко Т.А.* Обыкновенная злаковая тля – вредитель сорго // Защита растений. 1998. № 5. С. 25.
2. *Мережко А.Ф.* Система генетического изучения исходного материала для селекции растений (Методические указания). Л. 1984. 70 с.
3. *Радченко Е.Е.* Идентификация генов устойчивости сорго к обыкновенной злаковой тле // Генетика. 2000. Т. 36. № 4. С. 510-519.
4. *Якушевский Е.С., Варадинов С.Г., Корнейчук В.А., Баняи Л.* Широкий унифицированный классификатор СЭВ и международный классификатор СЭВ возделываемых видов рода *Sorghum* Moench. Л.: ВИР, 1982. 34 с.

УДК 632.482.134

### РАСОВЫЙ СОСТАВ ПОПУЛЯЦИЙ ВОЗБУДИТЕЛЯ КОККОМИКОЗА *BLUMERIELLA JAAPII* (REHM) V. ARX<sup>‡</sup>

**М. С. Ленивцева<sup>1</sup>, А. П. Кузнецова<sup>2</sup>**

<sup>1</sup>Всероссийский научно-исследовательский институт растениеводства им. Н. И. Вавилова РАСХН, Санкт-Петербург, Россия, e-mail: len-masha@yandex.ru

<sup>2</sup>Северо-Кавказский зональный научно-исследовательский институт садоводства и виноградарства РАСХН, Краснодар, Россия, e-mail: anpalkuz@mail.ru

### РЕЗЮМЕ

Анализировали встречаемость рас возбудителя коккомикоза в популяциях гриба из Краснодарского края, Тамбовской и Ленинградской областей. В популяции из Краснодарского края доминируют расы 3 и 4 (27–40,9%). В популяции из Тамбовской наиболее распространена раса 3 (29–34%) и, несколько меньше – 4 (20–23%), которая поражает донор устойчивости к коккомикозу Алмаз, содержащий ген А. В популяции из Ленинградской области встречаются все расы патогена, в том числе и раса 4 (до 11%).

**Ключевые слова:** расы, коккомикоз, Краснодарский край, Тамбовская и Ленинградская области.

### RACE COMPOSITION OF THE POPULATIONS OF THE PATHOGEN LEAF SPOT *BLUMERIELLA JAAPII* (REHM) V. ARX

**M. S. Lenivtseva<sup>1</sup>, A. P. Kuznetsova<sup>2</sup>**

<sup>1</sup>N. I. Vavilov All-Russian Research Institute of Plant Industry of RAAS, St. Petersburg, Russia, e-mail: [len-masha@yandex.ru](mailto:len-masha@yandex.ru)

<sup>2</sup>North Caucasian Research Institute of Horticulture and Viticulture of RAAS, Krasnodar, Russia, e-mail: anpalkuz@mail.ru

### SUMMARY

The analysis of the occurrence of races leaf spot in populations from Krasnodar Territory, Tambov and Leningrad Provinces was performed. In the population of Krasnodar Territory the races 4 and 3 pre dominated with frequencies of occurrence 27–40.9%. In Tambov population the race 3 was the most prevalent (29–34%). Revealed the presence of small amounts (20–23%), The race 4, which affects the stability of the donor to leaf spot Almaz containing a gene of A. In the population of the Leningrad Provinces all races of the pathogen were found, among them the race 4 (with frequency of 11%).

**Key words:** races, leaf spot, Krasnodar Territory, Tambov and Leningrad Provinces.

<sup>‡</sup> Работа частично выполнялась в рамках гранта РФФИ № 11-04-96551-р\_юг\_ц.

Косточковые растения в результате нестабильности климата находятся в состоянии абиотического стресса, важнейшими характеристиками которого являются энерго- и иммунодефицит, паранекроз, что приводит к массовому поражению косточковых культур грибными болезнями [2]. Широкое распространение получил коккомикоз вишни, который впервые в нашей стране был обнаружен в 50-х гг. прошлого века. Вредоносность болезни выражается в преждевременном опадении листьев и ослаблении деревьев, снижении урожайности, ухудшении зимостойкости. В отдельные годы поражение деревьев достигает 80–100% [1, 3, 5]. В питомниках из-за эпифитотийного развития болезни в последние годы резко уменьшилось количество семенных подвойных форм, особенно для вишни. Даже при наличии достаточного количества семян не удается вырастить стандартные подвои, так как необходимое загущенное расположение сеянцев в школке ведет к массовому поражению коккомикозом, из-за чего происходит снижение роста и невызревание подвоев или гибель растений [4]. Высокая вредоносность коккомикоза вызывает необходимость мониторинга популяций возбудителя. Изучение расового состава позволяет сравнивать состав популяций грибов, судить об изменениях структуры популяций во времени, изучать эффективность устойчивости сортов, выявлять влияние факторов внешней среды на расовый состав.

Чрезвычайно неприятным сюрпризом для селекционеров явилось появление расы 4 возбудителя коккомикоза, которая преодолела моногенную устойчивость вишни, контролируемую геном А. В Краснодарском крае раса обнаружена еще в 1986 г., в других регионах России раса 4 в тот период времени не выявлялась [4, 7].

Основной задачей работы было изучение расового состава трех популяций возбудителя. Исследования выполнены в 2006–2008 гг. в отделе генетики ВИР.

Пораженные коккомикозом листья собирали в Центральном регионе (Тамбовская обл.), на Северном Кавказе (Краснодарский край), Северо-Западе (Ленинградская обл.). Инфекционный материал собран в стадии конидий методом случайных выборок со средней части деревьев, с четырех сторон сортов черешни и вишни, различающихся по устойчивости.

Листья черешни и вишни с хорошо выраженными подушечками спороношения гриба промывали в слабом (1–5%) растворе калия перманганат (5 мин.), стерильной воде, 0,1%-ном растворе стрептомицин-сульфата и снова в стерильной воде. Затем листья раскладывали в чашки Петри на смоченную фильтровальную бумагу и выдерживали 30–60 мин. Выделение монопустульных изолятов проводили из единичных пустул. Вырезали участок листа с одной пустулой, дезинфицировали и препаровальной петлей переносили споры в пробирки со стерильным агаризованным сусло-агаром. На 40–60 день после посева получали спорносящие колонии гриба. Использовали также другой способ изоляции. Участок листа с одной пустулой помещали в чашку Петри на влажную фильтровальную бумагу. Через 2 ч скальпелем снимали подушечку спороношения, переносили в пробирку с водопроводной стерильной водой и взбалтывали 2–3 мин. Полученную суспензию фильтровали через 2–3 слоя марли. Концентрацию спор подсчитывали в камере Горяева из расчета  $10^4$  спор в 1 мл. Опрыскивание высечек листьев сортов-дифференциаторов и контролей проводили пульверизатором. Из каждой популяции выделяли не менее 60 клонов гриба.

Ключ для определения рас [7] приведен в таблице. Заражение и оценку проводили по методике М. С. Чеботаревой [6]. Поражение, не превышавшее балл 1, соответствовало реакции устойчивости (R), 2–4 – восприимчивости (S). Контролями служили восприимчивый сорт вишни Любская и устойчивый образец *Cerasus serrulata* (Lindl.) G. Don. (B1) [7].

В популяции из Краснодарского края доминировали расы 4 и 3 (40,4 – 37,5% в 2008 г., от 27 до 40,9% в 2006–2007 гг.); расы 1 и 2 представлены значительно меньше: 11,2 и 10,9% в 2008 г. и от 14 до 17% в 2006–2007 гг.

**Ключ для определения рас *Blumeriella jaarii*.  
The key for identification of *Blumeriella jaarii* races**

Номер расы	Тип поражения сортов дифференциаторов		
	Сеянец №1	Мутант 561	Алмаз
1	S	R	R
2	R	R	R
3	S	S	R
4	S	S	S

В популяции из Тамбовской области частоты рас более выравнены во все годы изучения. Превалирует раса 3 (29–34%), несколько реже (20–23%) встречается раса 4, которая поражает донор устойчивости к коккомикозу Алмаз, содержащий ген А. Накопление расы может привести к поражению не только самого донора, но и всех сортов, созданных на его основе. Следует отметить, что накопление расы 4 (до 11%) идет и в популяции из Ленинградской области, однако преобладают в популяции из Ленинградской области менее вирулентные расы патогена 1, 2, 3.

В целом наиболее широким спектром вирулентности характеризуется популяция из Краснодарского края. Очевидно, причиной этого могут быть достаточно большие площади, занимаемые черешней и вишней. Появление расы 4 в популяциях из Тамбовской и Ленинградской областей обусловлено либо миграцией спор гриба, либо давлением отбора.

В связи с изменением состава популяций патогена необходимо проведение постоянного мониторинга расового состава гриба с параллельной работой по созданию устойчивых сортов в соответствии с изменением вирулентности популяций возбудителя.

**СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ**

1. *Вышинская М.И.* Итоги селекции вишни и черешни в республике Беларусь. В кн.: Плодоводство на рубеже XXI века. Минск. 2000. С. 58-59.
2. *Ищенко Л.А.* Устойчивость плодовых и ягодных культур к грибным болезням // Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1990. 50 с.
3. *Колесникова А.Ф., Джигадо Е.Н., Федотова И.Э.* Создание экологически чистых адаптивных сортов и подвоев вишни для центрального и центрально-черноземного регионов России. В кн.: Плодоводство на рубеже XXI века. Минск. 2000. С. 59-61.
4. *Кузнецова А.П., Алехина Е.М.* Поиск доноров устойчивости к коккомикозу и монилиозу для использования в селекции черешни. В кн.: Современные проблемы научного обеспечения отраслей «Садоводство и виноградарство на пороге 21 века». Краснодар. 1999. С. 75-77.
5. *Чеботарева М.С.* Оценка устойчивости черешни и вишни к коккомикозу // Науч.-техн. бюл. ВИР. Л., 1985. Вып. 162. С. 27-29.
6. *Чеботарева М.С.* Изучение устойчивости черешни и вишни к коккомикозу // Методические указания. Л.: ВИР. 1985. 28 с.
7. *Чеботарева М.С.* Состав генофонда родов *Cerasus* Mill., *Padus* Mill. и *Microcerasus* Webb emend. Sprach по устойчивости к коккомикозу в связи с задачами селекции // Автореф. дисс. ... канд. с-х. наук. Л.,: ВИР. 1986. 18 с.

## СОДЕРЖАНИЕ

### Обзоры, итоги, проблемы

Е. Е. Радченко Устойчивость пшеницы к злаковым тлям.....	3
--	---

### Генетический контроль селекционно-ценных признаков культурных растений

Б. В. Ригин, З. С. Пыженкова Гены, контролирующие реакцию на яровизацию и скороспелость <i>per se</i> ультраскороспелых форм яровой мягкой пшеницы ( <i>Triticum aestivum</i> L.).....	39
И. А. Звейнек Генетический контроль типа развития местных яровых ячменей из Китая и Эфиопии.....	50
О. В. Яковлева, А. М. Капешинский Толерантность ячменя к токсичным ионам алюминия в условиях почвенной культуры.....	54
И. Н. Анисимова, В. А. Гаврилова, Н. В. Алпатьева, Д. Н. Рябова, В. Т. Рожкова Полиморфизм гомологов <i>PPR-RFL</i> - генов в геноме подсолнечника.....	64

### Генетическое разнообразие культурных растений по устойчивости к вредным организмам

О. В. Солодухина, В. Д. Кобылянский Принципы стратегии селекции сортов озимой ржи на долговременную устойчивость к грибным болезням.....	79
Т. В. Лебедева Фитопатологический и генетический анализ устойчивости к мучнистой росе образцов <i>Triticum aestivum</i> L. и <i>Triticum persicum</i> Vav. из коллекции ВИР.....	89
Е. И. Гультяева, Н. В. Алпатьева Устойчивость к возбудителю бурой ржавчины сортов пшеницы, испытываемых на Госсортоучастках Северо-Запада РФ .....	95
Г. С. Коновалова Конкурентоспособность различающихся по вирулентности штаммов возбудителя сетчатой пятнистости ячменя.....	107
М. М. Ковалева, Е. В. Зуев, А. Н. Брыкова Характеристика образцов яровой мягкой пшеницы из новейших поступлений в коллекцию ВИР по устойчивости к фузариозу колоса .....	115
Е. Е. Радченко Антибиоз сортов ячменя к обыкновенной черемуховой тле.....	119
И. Н. Анисимова, Л. И. Шашилова, Н. А. Авалкина Молекулярный скрининг коллекции салата ( <i>Lactuca</i> ) на присутствие генов <i>Dm3</i> и <i>Dm4</i> , контролирующих устойчивость к <i>Bremia lactucae</i> .....	124
Н. М. Зотеева Эффективность отбора по устойчивости к фитофторозу разных ботанических форм южноамериканского культурного вида картофеля <i>Solanum andigenum</i> Juz. et Buk. ...	134
М. С. Ленивцева Устойчивость дальневосточных видов рода <i>Prunus</i> к коккомикозу.....	143
Л. В. Ермолаева, О. Е. Радченко Методы оценки устойчивости сливы к тлям.....	149

### Краткие сообщения

А. П. Хохлова, П. М. Курбанова Устойчивые к каменной и пыльной головне образцы ярового ячменя.....	155
О. С. Горшкова, О. А. Ляпунова, Е. Е. Радченко Устойчивость к мучнистой росе образцов твердой пшеницы.....	156
Е. Е. Радченко, Е. В. Малиновская, Т. Л. Кузнецова Донор устойчивости зернового сорго к обыкновенной злаковой тле Rsg-1237-11 .....	159
М. С. Ленивцева, А. П. Кузнецова Расовый состав популяций возбудителя коккомикоза <i>Blumeriella jaarii</i> (Rehm) v. Arx.....	162

## CONTENT

### *Reviews, results and problems*

<b>E. E. Radchenko</b> Aphid resistance in wheat.....	3
---	---

### *Genetic control of crop characters valuable for breeding*

<b>B. V. Rigin, Z. S. Pyzhenkova</b> The genes controlling vernalization response and earliness <i>per se</i> in ultra-early forms of spring bread wheat ( <i>Triticum aestivum</i> L.).....	39
<b>I. A. Zveinek</b> Genetic control of growth habit in the local spring barley from China and Ethiopia.50	
<b>O. V. Yakovleva, A. M. Kapeshinskiy</b> Tolerance of barley to toxic ions of aluminium in the conditions of soil culture.....	54
<b>I. N. Anisimova, V. A. Gavrilova, N. V. Alpatieva, D. N. Ryabova, V. T. Rozhkova</b> Polymorphism of the <i>PPR-RFL</i> -genes homologous sequences in the sunflower genome.....	64

### *Crop genetic diversity for resistance to harmful organisms*

<b>O. V. Solodukhina, V. D. Kobylansky</b> Principles of the strategy of rye variety breeding for durable resistance to fungus diseases.....	79
<b>T. V. Lebedeva</b> Phytopathological and genetical analyses of powdery mildew resistance in accessions of <i>Triticum aestivum</i> L. and <i>Triticum persicum</i> Vav. from VIR collection.....	89
<b>E. I. Gultyaeva, N. V. Alpatieva</b> Leaf rust resistance of wheat cultivars under test in the North-western state nurseries.....	95
<b>G. S. Konovalova</b> Comparative fitness of barley net blotch pathogen strains differing in virulence.....	107
<b>M. M. Kovaleva, E. V. Zuev, A. N. Brykova</b> Characterization of new spring bread wheat accessions from the VIR collection for Fusarium head blight resistance .....	115
<b>E. E. Radchenko</b> Antibiosis of barley varieties to bird cherry-oat aphid.....	119
<b>I. N. Anisimova, L. I. Shashilova, N. A. Avalkina</b> Molecular screening of lettuce ( <i>Lactuca</i> ) collection for the presence of the <i>Dm3 Dm4</i> gene conferring resistance to <i>Bremia lactucae</i> .....	124
<b>N. M. Zoteyeva</b> Effectiveness of selection for resistance to late blight in various botanical forms of the cultivated South American potato species <i>Solanum andigenum</i> Juz. et Buk. ....	134
<b>M. S. Lenivtseva</b> Resistance of the Far eastern <i>Prunus</i> species to leaf spot.....	143
<b>L. V. Ermolaeva, O. E. Radchenko</b> Methods of aphid resistance assessment in plum.....	149

### *Brief communications*

<b>A. P. Khokhlova, P. M. Kurbanoba</b> Spring barley accessions with resistance to loose and covered smuts .....	155
<b>O. S. Gorshkova, O. A. Liapounova, E. E. Radchenko</b> Powdery mildew resistance in durum wheat accessions.....	156
<b>E. E. Radchenko, E. V. Malinovskaya, T. L. Kuznetsova</b> Greenbug resistance donor Rsg-1237-11 of grain sorghum .....	159
<b>M. S. Lenivtseva, A. P. Kuznetsova</b> Race composition of the populations of the leaf spot pathogen <i>Blumeriella jaapii</i> (Rehm) v. Arx.....	162

## РЕФЕРАТЫ

УДК 633.854: 575.12: 547.962

**Полиморфизм гомологов *PPR-RFL*- генов в геноме подсолнечника. Анисимова И. Н., Гаврилова В. А., Алпатьева Н. В., Рябова Д. Н., Рожкова В. Т. // Труды по прикл. бот., ген. и сел. / СПб.: ВИР, 2011. Т.168. С. 64–79**

С использованием методов биоинформатики идентифицированы и проанализированы фрагменты экспрессируемых последовательностей (EST), гомологичные известным генам восстановления фертильности пыльцы (*Rf*). Последовательности принадлежат к классу *PPR*-генов, участвующих в биогенезе органелл и содержат консервативные повторы из 35 аминокислот (*pentatricopeptide repeats*). Один из фрагментов - QHL12D20 – амплифицировали на ДНК линий, различающихся по функциональному состоянию локуса *Rf1*, контролирующего признак восстановления фертильности пыльцы на фоне широко используемого в селекции гибридов типа ЦМС РЕТ1. Фрагмент, длина которого составила около 1700 пн, был клонирован и секвенирован. Установлено, что фрагмент QHL12D20 содержит 3 *PPR*-мотива и включает интрон длиной около 630 пн. У генотипов с доминантной и рецессивной аллелями локуса *Rf1* обнаружен полиморфизм нуклеотидной последовательности. Одна из нуклеотидных замен затрагивала сайт рестрикции рестриктазами *HaeIII* и *MspI*. При обработке рестриктазой *HaeIII* фрагмента QHL12D20 выявлен полиморфизм, ассоциированный с признаком восстановления фертильности пыльцы. Линии ЦМС характеризуются вариантом QHL12D20\_2, тогда как вариант QHL12D20\_1 свойствен носителям доминантного (функционального) аллеля в локусе *Rf1*. Описанный в работе подход в настоящее время используется при изучении полиморфизма и разработке аллеле-специфичных молекулярных маркеров генов восстановления фертильности пыльцы в геноме сорго (*Sorghum bicolor* Moench.). Табл. – 3, рис. – 3, библиогр. – 37 назв.

УДК 635.5:548.33

**Молекулярный скрининг коллекции салата (*Lactuca*) на присутствие генов *Dm3* и *Dm4*, контролирующих устойчивость к *Bremia lactucae*. Анисимова И. Н., Шашилова Л. И., Авалкина Н. А. // Труды по прикл. бот., ген. и сел. / СПб.: ВИР, 2011. Т.168. С.124–135.**

С помощью SCAR-маркеров, сцепленных с локусами генов устойчивости *Dm3* и *Dm4*, проведен скрининг выборки из 47 образцов коллекции салата (*Lactuca*) ВИР, включавшей представителей 38 сортов и 4 диких видов. В зависимости от профиля фрагментов, амплифицированных с праймерами A01, B12 и V12, сделаны заключения о наличии в генотипе доминантных или рецессивных аллелей анализируемых генов. Образцы выборки объединены в 11 групп, отличающихся профилями маркерных фрагментов, и 8 групп в зависимости от предполагаемого аллельного состояния генов в анализируемых локусах. Полученные данные свидетельствуют о значительном разнообразии мировой коллекции рода *Lactuca* по локусам *Dm3* и *Dm4*, контролирующим устойчивость к *B. lactucae*. Результаты молекулярного скрининга коллекции могут быть использованы в решении актуальных проблем работы с генетическими ресурсами салата, включая оценку исходного селекционного материала, идентификацию образцов, подбор пар для скрещиваний и другие. Табл. – 3, рис. – 2, библиогр. – 18 назв.

УДК 633.11: 581.573.4

**Устойчивость к мучнистой росе образцов твердой пшеницы. Горшкова О. С., Ляпунова О. А., Радченко Е. Е.** // Труды по прикл. бот., ген. и сел. / СПб.: ВИР, 2011. Т. 168. С.156–159.

Изучили 432 образца твердой пшеницы по устойчивости к мучнистой росе. Выявили устойчивый на всех фазах развития растений образец к-33892 (India 242, Индия). Табл. – 2, библиогр. – 2 назв.

УДК 577.21:633.11:632.937.14

**Устойчивость к возбудителю бурой ржавчины сортов пшеницы, испытываемых на госсортоучастках Северо-Запада РФ. Гультяева Е. И., Алпатьева Н. В.** // Труды по прикл. бот., ген. и сел. / СПб.: ВИР, 2011. Т. 168. С. 95–106.

С использованием комплексного подхода, включающего традиционные методы оценки полевой и лабораторной устойчивости, фитопатологический тест и молекулярный скрининг, охарактеризована устойчивость к бурой ржавчине у 74 сортов пшеницы, изучаемых на Северо-Западных ГСУ в 2003–2010 гг. и проведена идентификация *Lr*-генов. Показано, что сорта Поэма, Сплав, Лавина, Немчиновская 24, Фаворит имели высокий уровень ювенильной устойчивости. В полевых условиях на фоне искусственного заражения высокий уровень возрастной устойчивости выявлен у сорта Ершовская 33, умеренный – у сорта Риги. Сорта Ангелина, Дромос, Самурай, Торрилд, Фантазия, Анюта, Мильтрум 63, Цитра, Челябинец, Энгелина, Этос относились к группе умеренно поражаемых сортов. С использованием фитопатологического теста и молекулярных маркеров показано, что устойчивость сортов Немчиновская 24 и Сплав обусловлена *Lr9*. С помощью маркера J09 показан возможный сходный генетический контроль устойчивости к бурой ржавчине у сортов Поэма, Фаворит и Лавина. У сортов с возрастной устойчивостью Арктис, Риги и Самурай выявлен ген устойчивости *Lr37* и определена зависимость проявления его эффективности от генотипа. Среди генов с ограниченной эффективностью у изучаемых сортов выявлены *Lr1*, *Lr10*, *Lr20*, *Lr26* и *Lr34*. Табл. – 2, рис. – 2, библиогр. – 40 назв.

УДК 633.11: 632.937.14

**Методы оценки устойчивости сливы к тлям. Ермолаева Л. В., Радченко О. Е.** // Труды по прикл. бот., ген. и сел. / СПб.: ВИР, 2011. Т.168. С. 149–154.

Дано описание шести видов тлей, повреждающих сливу. Обсуждаются методы оценки устойчивости к тлям. Указаны некоторые источники устойчивости культуры к сливово-тростниковой тле. Табл. – 1, библиогр. – 11 назв.

УДК 633.16:631.523

**Генетический контроль типа развития местных яровых ячменей из Китая и Эфиопии. Звейнек И. А.** // Труды по прикл. бот., ген. и сел. / СПб.: ВИР, 2011. Т.168. С. 50–54.

Изучен генетический контроль типа развития у 15 образцов местных яровых ячменей из Китая и Эфиопии, различающихся по скороспелости. Образцы представлены следующими генотипами: *shshSh2Sh2Sh3Sh3*, *ShShSh2Sh2Sh3Sh3*, *ShShsh2sh2Sh3Sh3*, *shshsh2sh2Sh3Sh3*, с одинаковой встречаемостью из выше указанных центров разнообразия. Предполагается влияние гена *Sh2* на скороспелость и адаптационные механизмы ячменя. Впервые в мировой коллекции ВИР обнаружен генотип *ShShsh2sh2Sh3Sh3* у образцов к-20040, к-20077, к-23452 и к-24935. Табл. – 2, библиогр. – 14 назв.

УДК 633.5:631.527

**Эффективность отбора по устойчивости к фитофторозу разных ботанических форм южноамериканского культурного вида картофеля *Solanum andigenum* Juz. et Buk. Зотева Н. М.** // Труды по прикл. бот., ген. и сел. / СПб.: ВИР, 2011. Т. 168. С. 134–143.

Представлены результаты изучения эффективности отбора по устойчивости к фитофторозу в популяциях образцов, относящихся к разным ботаническим формам южноамериканского культурного вида картофеля *Solanum andigenum* Juz. et Buk. Устойчивость растений из исходных популяций, первого и второго инцухт-поколений, последовательно полученных в результате самоопыления устойчивых растений, оценивали методом заражения молодых сеянцев с использованием смеси высокоагрессивных изолятов, выделенных из местной популяции *Phytophthora infestans*. Проведен анализ изменений в распределении растений по уровням устойчивости в популяциях первого и второго инцухт-поколений в сравнении с исходными популяциями. У всех образцов отмечено возрастание доли устойчивых растений в результате двукратного отбора. Во втором поколении от самоопыления наблюдали выраженную инбредную депрессию, которая проявлялась в сильном снижении числа семян, приходящихся на одну ягоду. Вследствие этого, второе поколение от самоопыления получено только у половины образцов. Различия по интенсивности отбора наблюдали как между образцами, так и между разными семьями одних и тех же образцов. Результаты показывают, что в некоторых образцах *S. andigenum* отбор по устойчивости к фитофторозу проходил довольно активно. Табл. – 1, библиогр. – 23 назв.

УДК 633.16:632.732:581.573.4

**Характеристика образцов яровой мягкой пшеницы из новейших поступлений в коллекцию ВИР по устойчивости к фузариозу колоса. Ковалева М. М., Зуев Е. В., Брыкова А. Н.** // Труды по прикл. бот., ген. и сел. / СПб.: ВИР, 2011. Т. 168. С. 115–119.

Изложены результаты оценки устойчивости 268 образцов яровой мягкой пшеницы из новых поступлений в коллекцию ВИР к фузариозу колоса на искусственно созданном инфекционном фоне. Сорты с высокой устойчивостью не выявлены, 3,4% образцов отнесены к группе устойчивых, 20,5% изученных форм обладают средней устойчивостью к *Fusarium graminearum*. Табл. – 2, библ. – 6 назв.

УДК 633.16:581.573.4

**Конкурентоспособность различающихся по вирулентности штаммов возбудителя сетчатой пятнистости ячменя. Коновалова Г. С. // Труды по прикл. бот., ген. и сел. / СПб.: ВИР, 2011. Т. 168. С. 107–115.**

Изучили конкурентоспособность различающихся по вирулентности и морфолого-культуральным признакам модельных штаммов узкоспециализированного гемибиотрофного гриба *Drechslera teres* на питательных средах и восприимчивых сортах ячменя Пиркка и Зазерский 85. Для этого проанализировали пораженность 32 известных по литературе источника устойчивости шестью географически отдаленными популяциями *D.teres*. Выявили 6 форм (к-15811, к-21849, к-25275, Tifang, CI 6388, CI 9820), которые были устойчивы ко всем популяциям. Выделили 10 клонов гриба, различающиеся по морфолого-культуральным свойствам (цвет колоний, спороношение) и по форме поражения листьев ячменя («net», «spot»). Сравнение вирулентности этих штаммов к 6 отобраным образцам ячменя показало, что для исследования представляет интерес линия CI 6388, устойчивая ко всем штаммам кроме А70 и А74. Различающиеся по морфолого-культуральным свойствам вирулентные и авирулентные штаммы (1a-2 и 4b-2) использовали для создания модельных популяций. Смесь споровых суспензий двух штаммов в соотношении 1:1 высевали на питательную среду (после 1, 3 и 5 пассажей по морфологическим признакам определяли принадлежность изолятов к тому или другому штамму) и на растения восприимчивых сортов. По оригинальной методике провели 5 циклов реинокуляции на растениях. После каждого цикла реинокуляции на среде ЧЛМ изолировали грибок, которым заражали опытные сорта. Через 10 дней подсчитывали число различающихся по форме поражения инфекционных пятен. Во всех модельных популяциях после 3 и 5 цикла реинокуляции доминировали авирулентные штаммы, что полностью согласуется с данными, полученными на питательной среде. Табл. – 6, библиогр. – 17 назв.

УДК 633.11:581.573.4

**Фитопатологический и генетический анализ устойчивости к мучнистой росе образцов *Triticum aestivum* L. и *Triticum persicum* Vav. из коллекции ВИР. Лебедева**

**Т. В. // Труды по прикл. бот., ген. и сел. / СПб.: ВИР, 2011. Т. 168. С. 89–115.**

Исследована устойчивость 132 образцов *Triticum persicum* и 308 образцов яровой мягкой пшеницы *T. aestivum* к популяции гриба *Blumeria graminis* f. sp. *tritici*. Непоражаемыми мучнистой росой в фазе проростков оказалось 35 (26,5%) образцов *T. persicum*. Среди исследованных образцов мягкой пшеницы устойчивым в фазе колошения оказался 21 (6,6%) образец. Выделено 6 (1,6%) образцов *T. aestivum*, устойчивых в проростках и во время колошения: к-64649, к-64433, к-64434, к-64436, к-64656, к-64657. Фитопатологический тест и генетический анализ выявил идентичность генов сортов SW Vales и SW Milljet, определяющих устойчивость к популяции *B. graminis* f. sp. *tritici* в фазе проростков. Гены этих сортов отличаются от генов *Pm12* и *PmKu* *T. spelta*, интрогрессированных в генотип мягкой пшеницы. Устойчивость к мучнистой росе сорта SW Milljet в фазе колошения контролируется одним доминантным геном. Сорта SW Vals и SW Milljet сохраняют высокую устойчивость к популяции гриба *B. graminis* f. sp. *tritici* в течение ряда лет. Табл. – 2, библиогр. – 14 назв.

УДК: 632.938.1: 634.232: 634.233: 632.482.134

**Устойчивость дальневосточных видов рода *Prunus* к коккомикозу. Ленивцева М. С. // Труды по прикл. бот., ген. и сел. / СПб.: ВИР, 2011. Т.168. С. 143–149.**

Выявлена дифференциация дальневосточных видов вишни по устойчивости к коккомикозу. Симптомы заболевания не обнаружены на образцах вишни Максимовича. Вишня сахалинская, курильская и Маака полиморфны по устойчивости к возбудителю заболевания. Выделены образцы этих видов, которые ни поражаются популяциями *Coccomyces hiemalis* ни на естественном инфекционном фоне, ни при искусственном заражении. Среди образцов со 100% эффективностью устойчивости для селекции рекомендуются прежде всего образцы вишни сахалинской КП–8, КП–12, Курильск 4; вишни курильской Буревестник 1, Курильск 12, Сентябрьское 1, Ветровое 1 и вишни Максимовича Парусное 2, Горячие Ключи, Хмельницкий 2, Горячие Ключи 1. Табл. – 4, библиогр. – 12 назв.

УДК 632.482.134

**Расовый состав популяций возбудителя коккомикоза *Blumeriella Jaapii* (Rehm) v. Arx. Ленивцева М. С., Кузнецова А. П. // Труды по прикл. бот., ген. и сел. / СПб.: ВИР, 2011. Т. 168. С.162–164.**

Анализировали встречаемость рас возбудителя коккомикоза в популяциях гриба из Краснодарского края, Тамбовской и Ленинградской областей. В популяции из Краснодарского края доминируют расы 3 и 4 (27–40,9%). В популяции из Тамбовской наиболее распространена раса 3 (29–34%) и, несколько меньше – 4 (20–23%), которая поражает донор устойчивости к коккомикозу Алмаз, содержащий ген А. В популяции из Ленинградской области встречаются все расы патогена, в том числе и раса 4 (до 11%). Табл. – 1, библиогр. – 7 назв

УДК 633.11:633.13:581.573.4:632.732

**Устойчивость пшеницы к злаковым тлям. Радченко Е. Е. // Труды по прикл. бот., ген. и сел. / СПб.: ВИР, 2011. Т.168. С. 3–39.**

Приведены сведения об устойчивости генетических ресурсов пшеницы к злаковым тлям. Рассматривается вредоносность насекомых, типы и механизмы устойчивости растений. Обсуждаются возможности пополнения запаса эффективных генов устойчивости за счет изучения коллекции пшеницы, интрогрессии и создания мутантных форм. Представлен обширный материал по наследованию устойчивости пшеницы к тлям, а также селекционному использованию источников устойчивости. Библиогр. – 324 назв.

УДК 633.16:632.732:581.573.4

**Антибиоз сортов ячменя к обыкновенной черемуховой тле. Радченко Е. Е.** // Труды по прикл. бот., ген. и сел. / СПб.: ВИР, 2011. Т. 119–123.

В лабораторных экспериментах изучали антибиоз десяти сортов ячменя к обыкновенной черемуховой тле (*Rhopalosiphum padi* L.). Определяли продолжительность личиночного развития, плодовитость самок за 5 дней репродукции и число тлей на 10-й день после изоляции пяти личинок на растениях в сосудах с почвой либо выращенных на вате. Наиболее высоким антибиозом к фитофагу обладали сорта Ludo и Norma. На этих образцах по сравнению с другими сортами во всех вариантах опыта тля развивалась медленнее, а плодовитость насекомого была существенно снижена. Выявлена тесная корреляция между результатами экспериментов с использованием растений на вате и в почве ( $r = 0,68 - 0,88$ ). При оценке антибиоза растений на вате снижается варьирование признаков и, следовательно, повышается точность результатов. Табл. – 3, библиогр. – 13 назв.

УДК 633.174:632.732:581.573.4

**Донор устойчивости зернового сорго к обыкновенной злаковой тле Rsg-1237-11. Радченко Е. Е., Малиновская Е. В., Кузнецова Т. Л.** // Труды по прикл. бот., ген. и сел. / СПб.: ВИР, 2011. Т.168. С. 159–168.

Для селекции предлагается линия сорго, обладающая высокой устойчивостью к обыкновенной злаковой тле и другими ценными признаками. Устойчивость исходной формы к-1237 и линии Rsg-1237-11 не сцеплена с отрицательными свойствами. Табл. – 2, библиогр. – 4 назв.

УДК 633.11:581.132.2

**Гены, контролирующие реакцию на яровизацию и скороспелость *per se*, ультраскороспелых форм яровой мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.). Ригин Б. В., Пыженкова З. С.** // Труды по прикл. бот., ген. и сел. / СПб.: ВИР, 2011. Т. 168. С. 39–49.

К ультраскороспелым сортам *Triticum aestivum* L. относятся: Рико (и-145274), Фотон (к-55696), Камчадалка (к-38586), МГ-16 (к-45970), Луч Севера (к-40789), Таежная (к-50777), линия СКФ, у которых отсутствует реакция на яровизацию, слабо реагируют на фотопериод и имеют самый короткий период до колошения по сравнению с образцами коллекции ВИР. С использованием почти изогенных линий Triple Dirk: TDD (*Vrn-A1*), TDB (*Vrn-B1*), TDE (*Vrn-D1*), TDF-J (*Vrn-D4*), озимых сортов Альбидум 114 (к-46731) и Armada (к-55338) определили, что реакцию на яровизацию ультраскороспелых образцов *Triticum aestivum* L. Рико (и-145274) и Фотон (к-55696) контролируют три доминантных гена *Vrn-A1*, *Vrn-B1*, *Vrn-D1*; по литературным сведениям, реакция на яровизацию у сортов Луч Севера (к-40789), Таежная (к-50777) и линии СКФ детерминирована двумя генами *Vrn-A1*, *Vrn-B1*. Генетическая система ультраскороспелости *per se* образца Рико не экспрессируется у  $F_1$  гибридов Рико с другими образцами пшеницы. В  $F_2$  Рико с другими образцами пшеницы выделяли две групп фенотипов: растений первой группы с периодом до колошения равным периоду Рико; у растений второй группы период до колошения был более длинным. Соотношение в  $F_2$  - первая группа : вторая группа не отличалось от 1 : 15 или 1 : 63. В популяциях  $F_2$  гибридов некоторых комбинаций отсутствовали представители первой группы фенотипов. В  $F_3$  потомство части растений первой группы оказалось не константным по периоду до колошения. Возможно ген *Eps*, контролирующий ультраскороспелость растений пшеницы, является блоком полигенов (модификаторов) с малым эффектом, определяющих непрерывную изменчивость, и сцепленных с геном, который идентифицируется менделевскими методами. Табл. – 4, библиогр. – 30 назв.

УДК 633.14:632.938

**Принципы стратегии селекции сортов озимой ржи на долговременную устойчивость к грибным болезням. Солодухина О. В., Кобылянский В. Д.** // Труды по прикл. бот., ген. и сел. / СПб.: ВИР, 2011. Т. 168. С. 79–89.

Исходя из биологических особенностей ржи как перекрестноопыляемой культуры, из теоретических предпосылок, а также ресурсной обеспеченности была предложена стратегия селекции сортов ржи с долговременной устойчивостью к болезням. Для решения проблемы долговременной устойчивости ржи к болезням нами предложено несколько основных направлений: 1) создание популяций с моногенным типом расоспецифической устойчивости к одной или нескольким болезням на основе использования высокоэффективных «древних» генов; 2) создание полирезистентных популяций, расоспецифическую устойчивость которых к каждой болезни обеспечивают нескольких главных генов; 3) создание популяций, сочетающих расоспецифическую устойчивость, контролируруемую одним или несколькими высокоэффективными генами, с нерасоспецифической устойчивостью к болезни. Данная стратегия селекции ржи была использована при создании сортов озимой ржи устойчивых к ржавчине и мучнистой росе – Ника, Кировская 89, Эстафета Татарстана, Эра и Ольга. Табл. – 1, библиогр. – 31 назв.

УДК 633.16: 581.573.4

**Устойчивые к каменной и пыльной головне образцы ярового ячменя. Хохлова А. П., Курбанова П. М.** // Труды по прикл. бот., ген. и сел. / СПб.: ВИР, 2011. Т.168. С. 155–156.

В результате изучения коллекционных образцов ячменя выделили источники устойчивости к пыльной и каменной головне, а также с групповой устойчивостью к двум заболеваниям. Библиогр. – 2 назв.

УДК 631.524.16

**Толерантность ячменя к токсичным ионам алюминия в условиях почвенной культуры. Яковлева О. В., Капешинский А. М.** // Труды по прикл. бот., ген. и сел. / СПб.: ВИР, 2011. Т. 168. С. 54–64.

В вегетационном опыте изучили четыре сорта ярового ячменя с различной степенью устойчивости к действию токсичных ионов алюминия. В качестве откликов на стресс учитывали динамику появления всходов; высоту растений в фазу второго листа, кущения, выхода в трубку, колошения и в фазу созревания; элементы структуры урожая: длину главного колоса, число колосков, зерен, массу зерна с главного колоса и массу 1000 зерен. Проведенный эксперимент подтверждает, что растения ячменя наиболее чувствительны к токсичному действию алюминия на начальных фазах роста. Высокоустойчивые генотипы ячменя в начальный период развития могут существенно различаться по продуктивности на более поздних фазах онтогенеза. Табл. – 3, рис. – 2, библиогр. – 29 назв.

Научное издание

**ТРУДЫ ПО ПРИКЛАДНОЙ БОТАНИКЕ,  
ГЕНЕТИКЕ И СЕЛЕКЦИИ, ТОМ 168**

В авторской редакции  
Технический редактор *В.Г. Лейтан*  
Компьютерная верстка *И.А. Звейнек*

---

Подписано в печать      Формат бумаги 70×100<sup>1/16</sup>  
Бумага офсетная. Печать офсетная  
Печ. л. 11 Тираж 300 экз. Зак. 2012\11

Сектор редакционно–издательской деятельности ВИР  
190000, Санкт–Петербург, Большая Морская ул., 44

---

ООО «Копи–Р Групп»  
Санкт–Петербург, пер. Гривцова д.6, лит.Б