

УСТОЙЧИВОСТЬ КУЛЬТИВИРУЕМЫХ ЗЛАКОВ К ТЛЯМ

APHID RESISTANCE IN CULTIVATED CEREALS

Радченко Е.Е.

Федеральный исследовательский центр
Всероссийский институт генетических ресурсов растений
имени Н.И. Вавилова
190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Большая Морская, д. 42,
44
E-mail: eugene_radchenko@rambler.ru

Обсуждаются результаты изучения генофонда злаковых культур по устойчивости к тлям. И большие, и малые гены устойчивости злаков к тлям дифференциально взаимодействуют с насекомыми. Следовательно, целесообразная селекция растений предусматривает расширение генетического разнообразия возделываемых сортов. Рассматриваются возможности пополнения запаса эффективных генов устойчивости за счет изучения коллекции культивируемых злаков, интрогрессии и создания мутантных форм. В различных регионах России и в Узбекистане исследовали устойчивость *Triticum* sp. к большой злаковой (*Sitobion avenae*) и обыкновенной черемуховой (*Rhopalosiphum padi*) тлям. Генофонд мягкой и твердой пшеницы беден устойчивыми формами. Наиболее устойчивы диплоидные виды с геномами A (*T. urartu*, *T. boeoticum*, *T. monococcum*). Геном D обеспечивает высокую устойчивость *T. kiharae* и *T. miguschovae*. Контролируемая геномом G устойчивость может преодолевать вредителями. С другой стороны, только культивируемые виды сорго обладают высокой устойчивостью к обыкновенной злаковой тле (*Schizaphis graminum*). Показана генетическая однородность доноров устойчивости к насекомому, широко используемых в селекционных программах России и США. Идентифицированы новые гены устойчивости сорго к обыкновенной злаковой тле, которые предлагаются для селекции. Эксперименты показали также, что соматическая изменчивость может быть использована для расширения генетического разнообразия пшеницы и ячменя по устойчивости к обыкновенной злаковой тле. Выявлена высокая частота устойчивых к обыкновенной злаковой тле форм среди местных образцов ячменя, овса и сорго из стран Азии. Показано, что длительность сохранения сортами устойчивости не зависит от ее генетического контроля и способа фенотипического проявления.

Ключевые слова: пшеница, ячмень, овес, сорго, злаковые тли, устойчивость.

Для цитирования: Радченко Е.Е. УСТОЙЧИВОСТЬ КУЛЬТИВИРУЕМЫХ ЗЛАКОВ К ТЛЯМ. Аграрная наука. 2019; (2): 135-138.

<https://doi.org/10.32634/0869-8155-2019-326-2-135-138>

Обусловленная нарушением биоценотического равновесия фитосанитарная дестабилизация, повлекшая значительные экономические потери и расширение состава доминантных вредных организмов, приобрела затяжной характер. За последние годы существенно возросла вредоносность тлей на зерновых культурах. Потери урожая зависят от численности тлей и сроков заселения ими растений, а также от продолжительности питания фитофагов. Известно, что тли являются главными переносчиками вирусных заболеваний. При совместном воздействии тлей и вируса желтой карликовости ячменя урожай овса может снижаться на 83–95%, а ячменя — на 85–91% (Hinz u.a., 1980).

На злаках питается более 20 видов тлей. Широко распространены и вредоносны тли, питающихся надземными органами растений: обыкновенная злаковая *Schizaphis graminum* Rond., большая злако-

Radchenko E. E.

Federal Research Center the N.I. Vavilov All-Russian Institute of
Plant Genetic Resources
190000, Saint-Petersburg
E-mail: eugene_radchenko@rambler.ru

The results of small grains and sorghum gene pool resistance to cereal aphids are discussed. Both major and minor genes for aphids resistance in cereals differentially interact with insects. Therefore, the most rational plant breeding provides for increasing genetic diversity of cultivated varieties. The possibilities of effective genes for resistance replenishment for account of cultivated cereals genetic resources study, introgression and mutant accessions development are discussed. The resistance of *Triticum* sp. to English grain aphid (*Sitobion avenae*) and bird cherry-oat aphid (*Rhopalosiphum padi*) has been studied in different regions of Russia and Uzbekistan. The genepool of bread and durum wheats is poor in resistant forms. Diploid species with genomes A (*T. urartu*, *T. boeoticum*, *T. monococcum*) are the most resistant. Possessing a D genome in the species *T. kiharae* and *T. miguschovae* gives high resistance. Resistance controlled by the G genome is overcome by the pests. On the other hand, only cultivated sorghum species had very effective resistance. Resistance to greenbug was studied in 5059 sorghum accessions and highly resistant lines were isolated. Genetic uniformity of the donors of resistance, widely used in the breeding programs of Russia and USA, has been revealed. The new genes for greenbug resistance in sorghum are identified which are offered for breeding practice. Our experiments revealed also that somaclonal variation can be used to increase genetic diversity for greenbug resistance in wheat and barley. We have found a high frequency of greenbug resistant accessions among barley, oat and sorghum landraces from Asian countries. The duration of resistance in cultivars neither to be related to its phenotypic manifestation nor the number of resistance genes.

Key words: wheat, barley, oat, sorghum, cereal aphids, resistance.

For citation: Radchenko E. E. APHID RESISTANCE IN CULTIVATED CEREALS. Agrarian science. 2019; (2): 135-138. (In Russ.)

<https://doi.org/10.32634/0869-8155-2019-326-2-135-138>

вая *Sitobion avenae* F., ячменная (русская пшеничная) *Diuraphis noxia* (Mordvilko), кукурузная *Rhopalosiphum maidis* Fitch., обыкновенная черемуховая *Rhopalosiphum padi* L. и розанно-злаковая *Metopolophium dirhodum* Walk. тли.

Одной из основных причин, лимитирующих вредоносность тлей на зерновых культурах, является устойчивость растений. В то же время для злаковых тлей характерно специфическое взаимодействие с генотипами хозяина. Проблема преодоления устойчивости растений в результате распространения новых внутривидовых форм насекомых (биотипов) актуальна практически для всех экономически важных видов. Наиболее обстоятельно исследована внутривидовая изменчивость самых вредоносных видов — *S. graminum* и *D. noxia*.

Мировой опыт и наши исследования показывают, что замедление процесса адаптации вредителей к

устойчивым сортам зависит от расширения запаса эффективных генов устойчивости (с помощью использования в селекции устойчивых форм культивируемых растений, интрогрессии и мутагенеза), а также от знания механизмов эволюции совместимости вредителей с растениями-хозяевами. В зависимости от особенностей культуры значение того или иного способа расширения разнообразия может быть разным.

В различных эколого-географических зонах России и в Узбекистане исследовали разнообразие рода *Triticum* L. по устойчивости к большой злаковой и обыкновенной черемуховой тлям. С помощью балловых шкал (Радченко, 2008) изучили устойчивость 2616 образцов мягкой (*T. aestivum* L.) и 1911 образцов твердой (*T. durum* Desf.) пшеницы. В лаборатории исследовали типы устойчивости (Painter, 1951) пшеницы к тлям — антиксеноз (отвержение растений при возможности выбора насекомого) и антибиоз (неблагоприятного воздействие растения на насекомое при питании).

В условиях Центральной Черноземной зоны России выделено 23 образца яровой мягкой пшеницы, слабо заселяемых *R. padi*, 6 — *S. avenae* и 7 образцов с групповой устойчивостью к данным видам. Наиболее высоким антибиозом и антиксенозом к *R. padi* обладает сорт Дельфи 400 (к-54046, Казахстан). Устойчивость Дельфи 400 к фитофагу контролируется двумя генами (Radchenko et al., 2007). Оценка заселенности этого сорта *R. padi* в различных регионах показала высокую эффективность генов устойчивости против европейских и азиатских популяций тли.

В условиях Узбекистана слабо заселялись *S. avenae* 10 образцов озимой мягкой пшеницы: к-54120 (Украина), к-56380, к-56915, к-57250 (Чехия), к-51560 (Югославия), к-45140, к-57341, к-57344, к-57395, к-57404 (Япония). Практически все эти сорта являются скоро-спелыми. Очевидно, данное свойство, по крайней мере, отчасти, может обуславливать устойчивость образцов к вредителю.

Исследование коллекции *T. durum* показало, что генофонд данного вида чрезвычайно беден устойчивыми формами. Лишь в условиях Узбекистана выделили 2 образца озимой твердой пшеницы (к-57092, Украина; к-46906, Азербайджан) и 4 — яровой (к-35902, Азербайджан; к-46195, Италия; к-15057, Израиль; к-17122, Сирия).

Относительная бедность генофонда *T. aestivum* и *T. durum* устойчивыми формами обуславливает необходимость изучения диких видов пшеницы, пригодных для интрогрессивной селекции. Существенное достоинство интрогрессии генов устойчивости — уверенность, что источник данного гена еще не использовался в селекции. 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 A^u (*Triticum urartu*) и A^b (*T. boeoticum*, *T. monosocum*). Виды с геномом G из секции *Timopheevii* обладают устойчивостью, которая может преодолевать вредителем. Геном D от *Aegilops tauschii* обеспечивает высокую устойчивость таких видов, как *T. kiharae* и *T. miguschovae* (Radchenko, 2011).

В условиях вспышки массового размножения *R. padi* на северо-западе России оценили заселенность тлей *T. monosocum* (93 образца) и *T. dicocum* (470 образцов). В меньшей степени заселялись 16 образцов *T. monosocum*. Среди образцов *T. dicocum* генотипы, характеризующиеся слабой заселенностью фитофагом,

не обнаружены. Формы, устойчивые к *S. avenae* в Узбекистане и (или) Дагестане, сильно заселялись *R. padi*, т. е. устойчивость к этим вредителям контролируется разными генетическими системами. В лаборатории оценили антибиоз *T. monosocum* к *S. graminum*. Среди 88 изученных образцов культурной однозернянки высокий уровень антибиоза выявлен у 69 генотипов (Radchenko, 2011). Наши исследования подтверждают вывод Н.И. Вавилова о том, что «...групповой, или комплексный, иммунитет является вполне реальным фактом, широко распространенным в природе» (Вавилов, 1986). Так, выявлены образцы *T. monosocum*, сочетающие устойчивость к трем видам тлей. Из литературы известно, что *T. monosocum* обладает комплексной устойчивостью к целому ряду вредителей и болезней. По образному выражению Н.И. Вавилова, однозернянки являются «аккумуляторами комплексного иммунитета». Очевидно, интрогрессивная селекция — наиболее эффективный способ создания высокоустойчивых к вредителям и болезням форм пшеницы.

Наиболее остра проблема генетической однородности сортов сорго. В России венгерский сорт Сарваши вовлекался в скрещивания с конца 60-х годов прошлого века в качестве единственного донора устойчивости к основному вредителю сорго — обыкновенной злаковой тле. Эксперименты показали, что Сарваши и доноры устойчивости, использовавшиеся в США, неэффективны в России. Выявили также генетическую однородность источников устойчивости сорго к фитофагу, использовавшихся в селекционных программах России (Сарваши) и США (PI 264453). В условиях Краснодарского края (Кубанская опытная станция ВИР) изучили разнообразие рода *Sorghum* Moench по устойчивости к *S. graminum*. Лабораторные эксперименты выполнены в отделе генетики ВИР (С.-Петербург). Исследовали 5059 образцов, относящихся к четырем хозяйственным группам: зерновое, сахарное, веничное и травянистое сорго, а также дикие виды сорго (110 образцов).

В результате изучения генофонда культивируемых видов сорго высокоустойчивые к обыкновенной злаковой тле образцы среди местных и современных селекционных сортов из Африки (первичная родина сорго) не выявлены. Обширный материал (свыше двух тысяч образцов), полученный из США, Индии и стран Латинской Америки, где сосредоточены наибольшие площади сорго, представлен в подавляющем большинстве неустойчивыми формами. Высокой устойчивостью к тле характеризовались, прежде всего, местные образцы хлебного сорго из Китая. Видимо, это связано, прежде всего, с давностью взаимоотношений насекомого и растения-хозяина. Выделено 25 образцов сорго, гены устойчивости которых отличаются от используемых в селекции.

Образцы сорго с неэффективными генами обычно характеризуются слабой устойчивостью к *S. graminum*. Показали, что слабо экспрессирующаяся устойчивость против вирулентных клонов тли контролируется малыми генами, независимыми или слабо сцепленными с главными генами устойчивости. Результаты исследований показывают, что по характеру фенотипического проявления и наследования нельзя отличить потенциально преодолеваемую насекомыми устойчивость от непреодолеваемой (длительной). И большие, и малые гены устойчивости сорго к *S. graminum* дифференциально взаимодействуют с генотипами вредителя и не могут быть основой длительно сохраняющейся устойчивости. Возможность

быстрого преодоления малых генов устойчивости подтверждена наблюдениями за сезонной динамикой состава природной популяции насекомого на устойчивом сорте (Radchenko et al., 2001).

Идентифицировали 15 генов устойчивости (таблица). Гены устойчивости *Sgr5* — *Sgr15* ранее не использовались в селекции, однако дифференциальное взаимодействие с фитофагом не выявлено лишь для образцов, защищенных генами *Sgr7* — *Sgr11*. Неаллельные гены устойчивости действуют аддитивно, что важно в практическом отношении (Radchenko, 2000; 2006).

Аллельные отношения ряда генов устойчивости, в том числе и высокоэффективных, еще не изучены, что не позволяет пока что присвоить им символы. Так, возможно тождество образцов к-923 и к-924 по двум (*Sgr7*, *Sgr8*) либо одному из этих генов устойчивости. Образец к-1237 имеет два доминантных гена устойчивости, однако символом *Sgr11* обозначен один из них. Образцы зернового сорго к-928 и к-929 (Джугара белая, Западный Китай) имеют по два высокоэффективных доминантных гена устойчивости, отличающихся от генов *Sgr1* — *Sgr4*, *Sgr6*, *Sgr9*, *Sgr10*. Гены устойчивости образца к-929 отличаются также от гена *Sgr5*. У образца к-928 выявлен экспрессирующийся только против отдельных клонов тли третий доминантный ген устойчивости, которому и присвоен символ *Sgr13*. Показано, что доминантный ген устойчивости образца к-1206 (Джугара белая, Западный Китай), а также доминантный и рецессивный гены образца к-1243 (Джугара белая, Западный Китай) проявляются против популяции тли и отличаются от генов *Sgr1* — *Sgr6*, *Sgr12* — *Sgr15* (Radchenko, 2000). Образец суданской травы к-100 (Украина) имеет два доминантных гена устойчивости, проявляющиеся против части клонов из природной популяции насекомого; по одному доминантному и рецессивному гену устойчивости выявлено у образцов травянистого сорго к-62, к-99 (Украина) и к-96 (Россия) (Radchenko, 2006).

Таким образом, в зависимости от особенностей культуры значение того или иного способа расширения разнообразия по генам устойчивости может быть разным. Так, генофонд пшеницы беден устойчивыми к тлям формами, однако лишь образцы культивируемых видов сорго характеризуются высокой устойчивостью к обыкновенной злаковой тле. В случае исчерпания генофонда основное значение приобретают мутантные формы, созданные с помощью традиционных и биотехнологических методов. Наши эксперименты показали, что соматическая изменчивость может быть использована для расширения генетического разнообразия пшеницы и ячменя по устойчивости к обыкновенной злаковой тле (Radchenko, Tyryshkin, 2004).

Н.И. Вавилов (1986) считал, что «...иммунитет вырабатывается под влиянием естественного отбора только в тех условиях, которые содействуют развитию инфекции, и, как правило, выявляются только там,

Таблица 1.

Гены устойчивости сорго к обыкновенной злаковой тле

Символ гена	Характер наследования	Тестерные линии
<i>Sgr1</i>	доминантный	к-457 (PI 264453, США) и-589430 (PI 264453, Испания) к-3852 (Сарваши, Венгрия)
<i>Sgr2</i>	рецессивный	к-457 (PI 264453, США) и-589430 (PI 264453, Испания) (?) к-3852 (Сарваши, Венгрия)
<i>Sgr3</i>	доминантный	к-9921 (Shallu, США) к-9922 (KS-30, США)
<i>Sgr4</i>	»	к-6694 (Deer, США)
<i>Sgr5</i>	»	к-9436 (Соргоградское, Россия) к-1362 (Дурра белая, Сирия) к-1240 (Джугара белая, Китай)
<i>Sgr6</i>	рецессивный	к-1362 (Дурра белая, Сирия) к-1240 (Джугара белая, Китай)
<i>Sgr7</i>	доминантный	к-924 (Джугара белая, Китай) к-923 (Джугара белая, Китай) (?)
<i>Sgr8</i>	рецессивный	к-924 (Джугара белая, Китай) к-923 (Джугара белая, Китай) (?)
<i>Sgr9</i> <i>Sgr10</i>	доминантные комплементарные	к-930 (Джугара белая, Китай)
<i>Sgr11</i>	доминантный	к-1237 (Джугара белая, Китай)
<i>Sgr12</i>	»	к-455 (Сарбам, США)
<i>Sgr13</i>	»	к-928 (Джугара белая, Китай)
<i>Sgr14</i>	»	к-122 (Одесская 25, Украина)
<i>Sgr15</i>	»	к-122 (Одесская 25, Украина)

где имеется в наличии тот или другой паразит, в отношении которого отбор вырабатывает иммунитет». Подтверждают эту закономерность не только результаты изучения коллекции сорго, но и наши эксперименты с ячменем и овсом.

Исследование 1358 образцов ячменя из стран Восточной и Южной Азии позволило выявить гетерогенные формы, различающиеся по уровню экспрессии устойчивости к краснодарской популяции *S. graminum*. Высокая устойчивость 98 образцов контролируется аллелями, нетождественными аллелям идентифицированного ранее гена *Rsg1* (Radchenko et al., 2014). Изучили 371 образец овса (преимущественно местные формы) из Приморского края РФ и стран Азии. Выделили 95 гетерогенных по устойчивости к краснодарской популяции *S. graminum* образцов. Поврежденность устойчивых компонентов 47 образцов была очень мала, умеренная устойчивость выявлена у 48 изученных форм. По частоте устойчивых форм выделяются образцы из Монголии (46 из 76 изученных, или 60.6%), далее следуют образцы из Китая (33.9%), Индии (19.0%) и Японии (16.7%) (Radchenko et al., 2018).

Результаты наших исследований подтверждают справедливость пятого и шестого «Законов естественного иммунитета», сформулированных Н.И. Вавиловым (1986). «Зная эволюцию данного культурного растения, ... можно предвидеть в значительной мере местонахождение интересующих селекционера иммунных форм». «Эколого-географические правильности в выявлении иммунитета являются сравнительно общими, присущими различным растениям, относящимся нередко к разным родам и даже семействам. Формирование восприимчивых или иммунных конституций охватывает не только отдельные виды или культуры, но целые группы их, связанные в своей эволюции с одной и той же территорией».

ЛИТЕРАТУРА

- Вавилов Н.И. Иммуитет растений к инфекционным заболеваниям. М.: Наука, 1986.
- Радченко Е.Е. Злаковые тли // Изучение генетических ресурсов зерновых культур по устойчивости к вредным организмам. Методическое пособие. М.: Россельхозакадемия, 2008. С. 214–257.
- Hinz B., Daebeler F., Lucke W. Zum Auftreten und zur Schädigung der Haferblattlaus (*Rhopalosiphum padi* (L.)) an Sommergerste und Hafer // Tagungsber. Akad. Landwirtschaftswiss. DDR. 1980. № 181. S. 93–95.
- Painter R.H. Insect resistance in crop plants. The Macmillan Co., New York. 1951.
- Radchenko E.E. Identification of genes for resistance to greenbug in sorghum // Rus. J. Genetics. 2000. V. 36. № 4. P. 408–417.
- Radchenko E.E. Inheritance of greenbug resistance in several forms of grain sorghum and sudangrass // Rus. J. Genetics. 2006. V. 42. № 1. P. 55–59. DOI:10.1134/S1022795406010078
- Radchenko E.E. Resistance of Triticum species to cereal aphids // Czech J. Genet. Plant Breed. 2011. V. 47. Special issue. P. 67–70.
- Radchenko E.E., Berim M.N., Zubov A.A. Genetic control of different types of the aphid resistance in cereal crops // Entomol. Rev. 2007. V. 87. № 3. P. 253–262. DOI: 10.1134/S0013873807030025
- Radchenko E.E., Kuznetsova T.L., Chumakov M.A., Loskutov I.G. Greenbug (*Schizaphis graminum*) resistance in oat (*Avena* spp.) landraces from Asia // Genetic Resources and Crop Evolution. 2018. V. 65. № 2. P. 571–576. DOI: 10.1007/s10722-017-0554-9
- Radchenko E.E., Kuznetsova T.L., Zveinek I.A., Kovaleva O.N. Greenbug resistance in barley accessions from East and South Asia // Russian Agric. Sci. 2014. V. 40. № 2. P. 117–120. DOI:10.3103/S1068367414020177
- Radchenko E.E., Odintsova I.G., Vlasova T.V. Inheritance of a weakly expressed greenbug resistance in sorghum // Rus. J. Genetics. 2001. V. 37. № 10. P. 1144–1149.
- 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.

ОБ АВТОРЕ:

Радченко Е.Е., доктор биологических наук

REFERENCES

- Vavilov N.I. Plant Immunity to Infectious Diseases. M.: Science, 1986.
- Radchenko E.E. Grain aphids // Study of the genetic resources of cereals for resistance to pests. M.: Russian Agricultural Academy, 2008. p.214–257.
- Hinz B., Daebeler F., Lucke W. Zum Auftreten und zur Schädigung der Haferblattlaus (*Rhopalosiphum padi* (L.)) an Sommergerste und Hafer // Tagungsber. Akad. Landwirtschaftswiss. DDR. 1980. № 181. S. 93–95.
- Painter R.H. Insect resistance in crop plants. The Macmillan Co., New York. 1951.
- Radchenko E.E. Identification of genes for resistance to greenbug in sorghum // Rus. J. Genetics. 2000. V. 36. № 4. P. 408–417.
- Radchenko E.E. Inheritance of greenbug resistance in several forms of grain sorghum and sudangrass // Rus. J. Genetics. 2006. V. 42. № 1. P. 55–59. DOI:10.1134/S1022795406010078
- Radchenko E.E. Resistance of Triticum species to cereal aphids // Czech J. Genet. Plant Breed. 2011. V. 47. Special issue. P. 67–70.
- Radchenko E.E., Berim M.N., Zubov A.A. Genetic control of different types of the aphid resistance in cereal crops // Entomol. Rev. 2007. V. 87. № 3. P. 253–262. DOI: 10.1134/S0013873807030025
- Radchenko E.E., Kuznetsova T.L., Chumakov M.A., Loskutov I.G. Greenbug (*Schizaphis graminum*) resistance in oat (*Avena* spp.) landraces from Asia // Genetic Resources and Crop Evolution. 2018. V. 65. № 2. P. 571–576. DOI: 10.1007/s10722-017-0554-9
- Radchenko E.E., Kuznetsova T.L., Zveinek I.A., Kovaleva O.N. Greenbug resistance in barley accessions from East and South Asia // Russian Agric. Sci. 2014. V. 40. № 2. P. 117–120. DOI:10.3103/S1068367414020177
- Radchenko E.E., Odintsova I.G., Vlasova T.V. Inheritance of a weakly expressed greenbug resistance in sorghum // Rus. J. Genetics. 2001. V. 37. № 10. P. 1144–1149.
- 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.

ABOUT THE AUTHOR:

Radchenko E.E., Doctor of Biological Science