

УСТОЙЧИВОСТЬ ЯЧМЕНЯ И ОВСА К ЗЛАКОВЫМ ТЛЯМ*

(обзор)

Е.Е. РАДЧЕНКО

Обобщены сведения о различных типах (непредпочитаемость, или антиксеноз; неблагоприятное воздействие на жизнеспособность фитофага при питании, или антибиоз; толерантность) и механизмах устойчивости (морфологические признаки, афидиозное и детеррентное действие веществ вторичного обмена, сверхчувствительность и т.д.) к разным видам злаковых тлей у ячменя и овса. Рассмотрены возможности пополнения запаса эффективных генов устойчивости за счет изучения коллекций культурных растений, интрогрессии и создания мутантных форм. Представлен обширный материал по наследованию устойчивости ячменя и овса к тлям, а также селекционному использованию источников устойчивости.

Ключевые слова: ячмень, овес, тли, устойчивость.

Keywords: barley, oat, aphids, resistance.

Злаковые тли — одни из самых опасных и широко распространенных вредителей зерновых культур. Так, проблема массового размножения ячменной (русской пшеничной) тли в США выросла до масштабов национального бедствия. Потери урожая пшеницы и ячменя только на западе страны за 20 лет превысили 1 миллиард долларов (1).

Ячмень и овес повреждают свыше 20 видов тлей, из них широко распространены и вредоносны шесть: обыкновенная злаковая *Schizaphis* (*Toxoptera*) *graminum* Rond., большая злаковая *Sitobion* (*Macrosiphum*) *avenae* F., ячменная (русская пшеничная) *Diuraphis noxia* (Mordvilko) (*Brachycolus noxius* Mordv.), кукурузная *Rhopalosiphum maidis* Fitch., обыкновенная черемуховая *R. padi* L., розанно-злаковая *Metopolophium dirhodum* Walk. Степень вредоносности зависит от численности насекомых, сроков заселения ими растений и продолжительности питания.

Устойчивость растений — одна из основных причин, лимитирующих вредоносность тлей. По общепринятой классификации Р. Пайнтера (2) выделяют 3 типа (категории, механизма) устойчивости: непредпочитаемость, или антиксеноз (отвергание растения при возможности выбора) (3), антибиоз (неблагоприятное воздействие на жизнеспособность фитофага при питании) и толерантность (выносливость). Все типы устойчивости могут проявляться одновременно у одного растения-хозяина и обуславливаться одним и тем же фактором.

К сожалению, легко тестируемые маркерные признаки устойчивости растений к тлям практически отсутствуют. При этом сведения о взаимосвязи между типами устойчивости скудны и довольно противоречивы. Эксперименты с обыкновенной злаковой тлей на *Hordeum chilense* показали, что различные типы устойчивости контролируются разными генами. С помощью пшенично-ячменных дополненных линий в пяти хромосомах локализовали несколько генов антиксеноза, антибиоза и толерантности (4, 5). В другой серии опытов соматональные мутанты ячменя в отличие от исходного сорта обладали и антиксенозом, и антибиозом к *S. graminum*. Повышение при мутагенезе двух типов устойчивости свидетельствует о возможном тождестве их генетического контроля (6). В то же время генетическая природа выносливости отличается от таковой антиксеноза и антибиоза. Толерантность обычно связывают с быстрым развитием и сильно вы-

* Работа частично финансировалась РФФИ (гранты № 06-04-49039 и № 09-04-00786).

раженной компенсаторной реакцией растений, то есть неспецифичными по отношению к вредителям генетическими системами.

Приемлемость кормовых растений — один из основных факторов, определяющих микроэволюционные процессы в популяциях насекомых. Присущая тлям гетерогония (чередование амфимиксиса и партеногенеза) обеспечивает преимущество двух типов размножения. При размножении партеногенетических поколений происходит быстрое увеличение популяций тлей. Каждая особь воспроизводит себе подобную, что способствует сохранению в популяциях любой вариации кариотипа. Осеннее амфигонное поколение служит источником генетической изменчивости. Генетическое разнообразие популяций тлей — следствие мутаций, рекомбинации и ассимиляции иммигрантов. Гетерогенность популяций предоставляет материал для отбора. Внутривидовые формы тлей, дифференциально взаимодействующие с генотипами хозяина, принято обозначать термином «биотип». Биотипы различаются по вирулентности, то есть по способности преодолевать устойчивость растения. Впервые различия по способности питаться на сортах пшеницы и ячменя были обнаружены в 1947 году у популяций *S. graminum* в США (7).

Взаимодействие тлей с растениями подчиняется отношениям «ген-на-ген»: каждому гену устойчивости хозяина соответствует специфичный ген вирулентности паразита (8). Мутация вирулентности у паразита обуславливает потерю эффективности гена устойчивости у хозяина. Считается, что устойчивость и авирулентность проявляются как плюс-функции (в ответ на синтез продукта гена авирулентности в растении образуются защитные вещества), восприимчивость и вирулентность — как минус-функции (из-за отсутствия такого продукта растение не идентифицирует паразита и защитные механизмы не включаются). У ячменя изолирован один из генов устойчивости к *R. maidis* и показано, что он принадлежит к группе NBS-LRR генов, которые участвуют во взаимодействии «ген-на-ген» (9).

В литературе имеются сведения о связи морфологических признаков с устойчивостью ячменя к тлям. S.J. Watson и A.F.G. Dixon (10) объясняют предпочтение колосьев ячменя по сравнению с пшеницей, которое проявляет *S. avenae*, различиями в структуре колоса у этих злаков. Показано, что ячмень без воскового налета меньше заселяется *M. dirhodum* (11). В других опытах, напротив, восковой налет на листьях ячменя и устойчивость к *R. padi* тесно коррелировали (12). Японские ученые оценивали степень заселения тлями (преимущественно *R. maidis*) растений поколения F₂, полученных от скрещивания двух образцов *H. vulgare* ssp. *spontaneum*, характеризующихся зеленой окраской листьев (контролируется геном *F₉*) и наличием воскового налета (ген *Gl₃*), с образцом *H. vulgare* OUL 117 (желтые листья без воскового налета, *gl₃gl₃f₉f₉*). Доминантные аллели *Gl₃* и *F₉* обеспечивали наиболее высокую устойчивость, присутствие гомозигот *gl₃gl₃* либо *f₉f₉* обуславливало промежуточную устойчивость, растения с желтыми листьями без воскового налета активно заселялись тлями (13).

Х. Ni с соавт. (14) изучали связь между образованием воскового налета и устойчивостью к *D. noxia*. Ультраструктура и химический состав эпикутикулярного воска на листьях у устойчивого и восприимчивого сортов пшеницы были сходны и отличались от структуры и состава воска на листьях восприимчивого сорта ячменя Morex, а также устойчивого сорта овса Border, которые, в свою очередь, почти не различались. Удаление воска существенно не изменяло пищевое поведение и плодовитость тли: сорт Morex оставался наиболее благоприятным хозяином, сорт Border был самым устойчивым.

Растения, характеризующиеся быстрым прохождением этапов органогенеза, на которых они более уязвимы для насекомых, меньше повреждаются тлями. Так, скороспелые сорта ячменя слабо повреждаются *R. maidis* и *S. graminum* (15, 16). Пшеница в большей степени реагирует на заселение *S. graminum* по сравнению с ячменем, который быстро растет и рано начинает куститься (17).

Защитные химические вещества, вырабатываемые растениями, могут иметь большее значение, чем любой другой фактор, контролирующий численность насекомых в природе (18). Выявлены обладающие пестицидной активностью растительные белки, обсуждается роль вторичных метаболитов растений.

На сортах ячменя с повышенным содержанием лизина скорость размножения тлей существенно увеличивается (19). Устойчивость ячменя к тлям связывают с высоким содержанием фенолов и флавоноидов в тканях растений (20). Толерантность пшеницы и ячменя к *S. graminum* тесно связана с концентрацией свободных ауксинов в растениях и способностью насекомого извлекать эти фитогормоны. Толерантные сорта содержат меньше ауксинов (21, 22). Устойчивость зерновых к *S. graminum* может быть обусловлена повышенным содержанием бензилового спирта (23), однако метаболиты бензилового спирта не влияют на репродукцию тли (24, 25). Известно токсическое действие присутствующих в злаковых культурах гидроксамовых кислот — 2,4-дигидроксид-7-метокси-(2H)-1,4-бензоксазин-3(4H)-она (ДИМБОА) и 2,4-дигидроксид-(2H)-1,4-бензоксазин-3(4H)-она (ДИБОА), а также родственных им соединений — бензоксазолинонов 6-метоксибензоксазолин-2(3H)-она (МБОА) и бензоксазолин-2(3H)-она (БОА) на некоторых фитофагов и возбудителей болезней. В растениях *H. brachyantherum*, *H. flexuosum*, *H. lechleri* и *H. roshevitzii* выявили ДИБОА, причем у *H. lechleri* с наиболее высоким его содержанием идентифицировали контролирующие синтез этого соединения гены *HlBx1-HlBx5* — ортологи генов *Bx1-Bx5*, обнаруженных ранее у кукурузы. Образцы *H. vulgare* и *H. spontaneum* не содержат ДИБОА (26).

Следует отметить, что вещества вторичного обмена обычно концентрируются в запасующих тканях. Стилеть тли проникает во флоэму в основном межцеллюлярно, поэтому насекомое избегает вредного для него воздействия таких соединений. Важная роль может принадлежать структуре пектина, который функционирует у растений как межклеточный цемент и затрудняет введение стилета во флоэму (27).

В многочисленных исследованиях показано афидицидное и детергентное действие индольных алкалоидов злаковых, прежде всего грамина, на *S. graminum*, *R. padi* и *R. maidis* (28, 29). Интересно, что образование ДИБОА исключает синтез грамина в растениях (26). Генетический контроль биосинтеза этого соединения еще недостаточно изучен. Его повышенное содержание характерно для *H. vulgare* ssp. *spontaneum* и ряда сортов *H. vulgare*. Присутствие указанного алкалоида у взрослых растений *H. vulgare* ssp. *spontaneum* контролируют 1-2 гена, а на его количество могут также влиять малые гены (полигены) (30). Анализ 150 дигиплоидных линий ячменя, полученных от скрещивания сортов Steptoe и Morex (соответственно высокое содержание и следы грамина), показал, что ген *grm*, контролирующий синтез этого алкалоида в фазу проростков, локализован в 5-й хромосоме и не сцеплен с QTL (quantitative trait loci, локусы количественных признаков) устойчивости к тлям (видимо, к *R. maidis* и *R. padi*) во 2-й и 5-й хромосомах (31, 32).

В опытах шведских ученых повышенное содержание грамина и

опушенность листьев ячменя не обуславливали антибиоз и антиксеноз к *R. padi* у дигаплоидных линий (DH), гибридных популяций (BC₁F₁ — DH) и у родительских форм (образцы *H. vulgare* ssp. *spontaneum* — высокое содержание грамина, сорт Lina — среднее). Поскольку зависимость устойчивости к *R. padi* от содержания грамина обсуждалась ранее в работах ученых из Японии и Чили, сравнили устойчивость растений к тлям из четырех популяций (три — из Швеции, одна — из Чили), однако и в этом случае различий не было. Один из образцов *H. vulgare* ssp. *spontaneum* обладал антибиозом к фитофагу, что не было вызвано высоким содержанием грамина (33). По-видимому, в тех работах, в которых слабая поврежденность растений связывалась с присутствием грамина, описана лишь коррелятивная зависимость, не отражающая механизма устойчивости. Однако, на наш взгляд, не стоит отрицать влияние грамина на проявление этого признака: во-первых, шведские ученые располагали только небольшой выборкой из чилийской популяции тли; во-вторых, грамин может обуславливать устойчивость к другим видам тлей. У устойчивого сорта Frontera с исходно высоким содержанием грамина заселение ячменя *S. graminum* вызывало увеличение первоначального показателя в 2 раза, у неустойчивых образцов — в 10 раз, то есть питание насекомого индуцировало накопление защитного вещества (34).

В последние годы публикуется все больше статей, посвященных индуцируемой устойчивости к фитофагам (35, 36). Так, при заселении ячменя *S. graminum* и *R. padi* в листья повышалось содержание ингибиторов трипсина и химотрипсина, причем у устойчивого к тлям сорта Frontera накопление шло наиболее интенсивно (37). Заселение ячменя *D. noxia*, *S. graminum* и *R. padi* сопровождается выделением этилена (38, 39). Питание *S. graminum* на растениях устойчивого сорта Frontera приводило к быстрому накоплению пероксида водорода и повышению активности пероксидазы (38). Показано, что в листьях ячменя, на которых питается *R. padi*, индуцируются PR-белки (pathogenesis-related proteins) — хитиназа и β -1,3-глюканазы. PR-белки в листьях устойчивого образца (CI 16145) накапливались уже на 2-е сут после заселения, восприимчивого (Golf) — через неделю; отмечены различия в составе белков (40).

Питание *D. noxia* индуцировало быстрое и существенное накопление каллозы (β -1,3-глюкана). В тканях, которыми питалась ячменная тля, экспрессировались пять β -1,3-глюканаз, воздействие *R. padi* было гораздо менее выраженным (41). Н. Belefant-Miller с соавт. (42) связывают устойчивость ячменя к *D. noxia* со сверхчувствительностью — защитной реакцией растения, проявляющейся в быстром локальном отмирании клеток в ответ на проникновение вредного организма и сопровождающейся накоплением в погибших клетках токсических продуктов. При заселении растений тлей выявлена автофлуоресценция разрушенных клеток мезофилла и обкладки сосудисто-волокнистых пучков, примыкающих к хоботку вредителя. Устойчивые к тле образцы ячменя характеризовались большим числом таких флуоресцирующих поврежденных клеток по сравнению с неустойчивыми формами.

Дифференциальное взаимодействие тлей с генотипами хозяина означает, что генетическая однородность возделываемых сортов может создавать условия для массового размножения вредителей. Выявление новых генов устойчивости из коллекции культурных растений — самый простой способ пополнения их запаса.

Наиболее масштабные исследования в настоящее время связаны с поиском и созданием доноров устойчивости ячменя к *D. noxia* в США.

J.A. Webster с соавт. (43) изучили 524 образца ячменя из регионов, для которых *D. noxia* — эндемичный вид, и у девяти образцов из Афганистана, Ирана и Испании выявили антибиоз и толерантность. Последующая оценка коллекции ячменя Министерства сельского хозяйства США (National Small Grains Collection of the United States Department of Agriculture — USDA-NSGC, всего 23 070 образцов) позволила выделить 109 форм, в различной степени устойчивых к насекомому (44, 45). В работе J.M. Bonman с соавт. (46) приводятся несколько иные результаты оценки коллекции USDA-NSGC: изучено 24 800 образцов, выделено 39 высокоустойчивых форм и 181 — умеренно устойчивая (преимущественно из Афганистана и Ирана).

Две линии — STARS-9301B (PI 573080, отбор из афганского образца PI 366450) и STARS-9577B (PI 591617, отбор из образца *Ciho* 4165, собранного Н.И. Вавиловым в Афганистане) были рекомендованы для селекции (47, 48). У линии STARS-9301B идентифицирован не полностью доминантный ген устойчивости *Rdn1* (впервые обозначен как *Dnb1*) и доминантный — *Rdn2* (*Dnb2*). Выявлен рецессивный эпистаз *Rdn2* по отношению к *Rdn1* (49). Два общих или тесно сцепленных гена устойчивости к тле обнаружены у линий ячменя из Афганистана PI 366444 и PI 366453. Показано сцепление одного из генов устойчивости с STS-маркером (sequence tagged sites) В-гордеина, локализованным в коротком плече 5-й хромосомы (50). Полагают, что гены устойчивости у этих образцов из Афганистана и STARS-9301B тождественны (49). С использованием 107 молекулярных маркеров идентифицировали локусы количественных признаков у образца STARS-9301B. Локализовали два QTL с сильным эффектом в хромосомах 1Н и 3Н, а также минорный QTL в хромосоме 2Н. Общая вариация признака, обусловленная идентифицированными QTL, составила 59 % (1). Линия STARS-9577B защищена двумя доминантными генами, причем один из них контролирует высокую устойчивость. Аллели во втором локусе обуславливают умеренную устойчивость в том случае, если аллели в первом локусе находятся в рецессивном состоянии (51). Полевые эксперименты показали, что устойчивость, выявленная у образца STARS-9301B в фазу всходов, отчетливо проявляется и у взрослых растений. От скрещивания STARS-9301B с двумя сортами отобрали устойчивые линии ВС₁, которые лишь незначительно уступали по ряду хозяйственно ценных признаков рекуррентным родительским формам (52). В настоящее время уже получены яровые коммерческие сорта Burton и RWA 1758 (доноры устойчивости — соответственно STARS 9301B и STARS 9577B) (53, 54). Оба донора эффективны против пяти биотипов тли, распространенных в США (55).

В широкомасштабные скрещивания вовлечены не только эти две формы, но и остальные 107 образцов. Так, с использованием семи образцов ячменя из Ирана и Афганистана на основе сорта Schuyler отобраны озимые беккроссные линии (56). В 2007 году получены яровые линии: 17 двурядных (17 источников устойчивости, 4 рекуррентных сорта), 19 шестирядных (19 источников устойчивости, 4 рекуррентных сорта), всего — 43 линии с использованием 36 различных (преимущественно из Афганистана и Ирана) источников устойчивости (57, 58). В 2008 году селекционерам предложено еще 7 яровых двурядных линий (5 источников устойчивости, 3 рекуррентных сорта) (59). В условиях высокой численности тли урожай зерна у наиболее устойчивых линий не снижался, а в ряде случаев повышался на 5 %, тогда как средние потери урожая у восприимчивых сортов составляли 58 % (60).

В Мексике на фоне искусственного заселения растений *D. noxia* в

полевых условиях выделили 15 устойчивых яровых форм (61). Лабораторная оценка лучших образцов — (ASE × 2CM) × B76BB и Gloria × Come выявила антибиоз, толерантность (62) и антиксеноз (63) по отношению к фитофагу. Обе формы защищены общим доминантным геном устойчивости к ячменной тле. Реципрокных различий выявлено не было, то есть генетические детерминанты признака локализованы только в ядре (64).

При оценке устойчивости к *D. noxia* у 76 форм ячменя из Ирана выделили 17 образцов и у двух наиболее устойчивых изучили генетический контроль признака. Образец Schz.B-108 имеет доминантный ген устойчивости к тле, а слабая поврежденность у Shz.B-106 обусловлена не полностью доминантным геном (65).

Исследования по генетике устойчивости ячменя к *S. graminum* проводятся в США с 1950-х годов, однако к настоящему времени известны лишь два контролирующих этот признак гена. I.M. Atkins и R.G. Dahms (15) отмечали высокую наследуемость устойчивости у корейских сортов озимого ячменя Omugi и Dobaku. С использованием сорта Omugi выведен сорт Kerr (66). В результате отбора из Composite Cross III (CI 5530), проведенного в 1941 году, получен устойчивый к тле сорт Kearney (67). Анализ наследования признака у перечисленных образцов и ряда других форм показал, что у ячменя сортов Omugi, Dobaku, Derbent, Kearney, CI 5087 имеется общий доминантный ген устойчивости, впоследствии обозначенный как *Rsg1a* (68-71). В результате отбора из комбинации скрещивания Rogers × Kearney получены сорта Will (72) и Nebar (73). Согласно результатам трисомного анализа ген устойчивости у сорта Will локализован в центромерном сегменте 1-й хромосомы (70). Посредством индивидуального отбора из гибридной популяции Harrison × Will отселектирован сорт Post (74). Его гетерогенность по устойчивости к тле обусловила необходимость отбора сорта Post 90 (75).

Считается, что все упомянутые выше образцы защищены геном *Rsg1a*, который контролирует устойчивость к биотипам тли В—G, I—K, CWR, WWG, но не к H (76-79). Этот ген обуславливает индуцированную устойчивость к тле: питание авирулентного биотипа E на растениях почти изогенной линии, несущей *Rsg1a*, изменяло пищевое поведение вирулентного биотипа H (большее число пробных укусов, меньшая продолжительность питания во флоэме) на этих же растениях (80). Имеются данные и о возможном присутствии малых генов устойчивости. Так, у сорта Post проявляется антибиоз и антиксеноз в отношении биотипов C и F, однако при взаимодействии с биотипом E антиксеноз не обнаружен (78, 79).

Второй доминантный ген *Rsg2b*, определяющий устойчивость к тем же биотипам тли, что и *Rsg1a*, идентифицирован у местного образца из Пакистана PI 426756 (76, 79, 81). Уровень экспрессии гена *Rsg2b* немного ниже уровня экспрессии *Rsg1a*, то есть в селекции лучше использовать сорт Post 90 (82). Однако в последующих экспериментах (83) PI 426756 был несколько более устойчив к биотипу E по сравнению с сортом Post 90. Кроме того, ген *Rsg2b* в отличие от *Rsg1a* эффективен против изолята тли TX1, то есть наблюдается дифференциальное взаимодействие насекомого и растения-хозяина. На этом основании предложены новые символы генов — *Rsg1* и *Rsg2*.

Слабо повреждаются биотипами G и J растения сорта Wintermalt, который восприимчив ко всем остальным внутривидовым формам тли (76, 78). Устойчивостью к биотипу G обладают также сорта Colter и Bancroft, рекомендованные для селекции (84). Показано, что сорта Wintermalt и Colter сильно повреждаются биотипом тли TX1 (83).

Изучены 490 местных образцов ячменя из Китая — вероятного центра совместной эволюции *S. graminum* и растений-хозяев. Выделено 93 гетерогенных по устойчивости к насекомому формы. Встречаемость устойчивых форм наиболее высока среди материала из провинций Шаньси и Шэньси. Поврежденность устойчивых компонентов 44 образцов составляла 1-4 балла, умеренная устойчивость выявлена у 49 форм. Для некоторых образцов характерен широкий спектр варьирования поврежденности растений, что может обуславливаться проявлением генов с низкой экспрессивностью и(или) присутствием в популяции тли клонов с различной вирулентностью по отношению к изученным формам. Для 9 образцов — источников высокой устойчивости к *S. graminum* (к-12175, к-16111, к-16118, к-16175, к-16179, к-16219, к-16220, к-18991, к-18996, коллекция Всероссийского НИИ растениеводства им. Н.И. Вавилова — ВИР) характерна высокая однородность по изученному признаку. Клоном тли, вирулентным по отношению к сорту Post с геном устойчивости *Rsg1*, заселили устойчивые образцы к-16111, к-16118, к-16175, к-16179, к-16190, к-16219, к-16220, к-16222, к-18455. Все они слабо повреждались, то есть имели аллели генов устойчивости, отличающиеся от аллелей *Rsg1* (85). Выявили также 10 устойчивых местных образцов ячменя из Индии, КНДР и Непала (86).

Наследование устойчивости к другим видам тлей практически не изучено. Японские ученые использовали дигаплоидные линии для картирования QTL, контролирующей устойчивость к тлям у линии TR306. В течение 2 лет в полевых условиях оценивали заселенность растений насекомыми. Преобладали *R. maidis* и *R. padi*, встречались отдельные колонии *S. graminum* и *Sitobion avenae* Shinji. В коротком плече 1-й хромосомы идентифицировали QTL с сильным эффектом, сцепленный с QTL, который контролирует дату выколашивания. Минорный QTL был локализован в 5-й хромосоме (87).

Показано, что для образцов ячменя CI 5401 и CI 3906-1 характерны антибиоз и толерантность к обыкновенной черемуховой тле (88). Сорта Трумпф, Эльгина и Омуги устойчивы к *R. padi* (89). Образцы Омский 13709, Заларинец, Казанский 6/4, Червонец, Рупал и Офир проявляют антибиоз в отношении *S. avenae* и *R. padi*, а сорта Эльгина и Хадмерслебене 46459/68 сочетают антибиоз и выносливость (90). Антибиоз к *R. padi* выявлен у сортов Норма и Ludo (91). Устойчивостью к *S. avenae* обладает образец CI 16145 (92), антибиозом в отношении *S. avenae* и *M. dirhodum* — образцы ярового ячменя из Индии EB921 и DL107 (93).

Сведения об устойчивости овса к злаковым тлям весьма скудны. Согласно J.H. Gardenhire (94), устойчивость образца Russian 77 (CI 2898) к биотипу A *S. graminum* контролируется доминантным геном, обозначенным символом *Tg1*. R.L. Wilson с соавт. (95) выявили четыре устойчивых образца: PI 186270 (Аргентина), CI 1579 (Южная Африка), CI 1580 (Шотландия) и CI 4888 (Италия). Изучение наследования устойчивости трех образцов к двум биотипам *S. graminum* показало, что линии PI 186270 и CI 1580 имеют по одному доминантному гену (соответственно *Grb1* и *Grb2*), которые контролируют устойчивость к биотипу C. Линия CI 4888 защищена доминантным геном *Grb3*, эффективным против биотипа B. Показано возможное присутствие малых генов устойчивости к обоим биотипам у всех трех образцов. Цитоплазматическая устойчивость не выявлена (96). Ген устойчивости *Grb2* эффективен также против биотипов E (97), I (77) и лишь отчасти — F—H (78, 98). Этим фактом еще раз подтверждается участие малых генов в контроле устойчивости. Среди 277 образцов овса из Приморского края, Монголии, Китая и Японии мы выделили 85 гетеро-

генных по устойчивости к *S. graminum* форм. Предполагается, что устойчивые формы у этих образцов защищены генами, отличающимися от идентифицированных ранее (99).

Антибиотической устойчивостью к трем видам тлей (*R. padi*, *S. avenae* и *M. dirhodum*) обладают сорта овса Selma и Flamingsstern (100). В Бразилии в полевых условиях образец UPF 86081 слабо заселялся *R. padi* (101). Устойчивостью к *D. noxia* характеризуются сорта Colorado 37 (102), Paramo (62) и Border (103). У сорта Nora выявили антибиоз, антиксеноз и толерантность к ячменной тле (104).

В настоящее время широкое распространение получила интрогрессия генов устойчивости. Важное достоинство такого способа расширения генетического разнообразия — уверенность, что источник этого гена еще не использовался в селекции.

Изучение устойчивости дикого ячменя к *D. noxia* позволило выявить слабо повреждаемые формы среди образцов, относящихся к видам *H. bulbosum*, *H. bogdanii*, *H. chilense*, *H. brevisubulatum* ssp. *violaceum*, *H. maritimum*. Большинство таких форм происходят из стран, для которых фитофаг является эндемичным видом (юг бывшего СССР, Турция, Иран, Афганистан) (105, 106). Последующее изучение показало, что только *H. bogdanii* высокоустойчив к тле (107). В результате оценки антибиоза в отношении *R. padi* у 27 образцов различных видов ячменя выявили, что наиболее устойчивы диплоидные виды, прежде всего *H. bogdanii* (108, 109). К. Geissler с соавт. (110) по устойчивости к этой тле выделяли также образцы *H. brevisubulatum*, *H. violaceum*, *H. jubatum*, *H. bulbosum*, *H. chilense*. У образцов GRA 876 (*H. turkestanicum*) и GRA 647 (*H. bogdanii*) обнаружена устойчивость и к *S. avenae*.

Показано также, что устойчивость межродовых гибридов ячменя и *Elymus trachycaulus* к *D. noxia* имеет доминантный характер (111). J. Weibull сравнивал массу особей *R. padi*, питавшихся на гибридах от скрещивания двух линий *H. vulgare* ssp. *spontaneum* с сортом Golf (112). Популяции F₂, полученные от разных растений F₁, различались между собой по устойчивости, а в ряде случаев были более восприимчивы, чем сорт Golf. Полученные данные интерпретируются как присутствие нескольких генов устойчивости с аддитивным эффектом.

Оценка 21 вида овса позволила выявить высокую степень антибиотической устойчивости к *R. padi* у образцов *Avena barbata* и *A. macrostachya* (109, 113).

Запас эффективных генов устойчивости, особенно в случае истощения генофонда, может пополняться за счет мутантных форм, созданных с помощью традиционных и биотехнологических методов.

При исследовании антиксеноза и антибиоза в отношении *S. graminum* у соматоклональных мутантов ячменя среди 1500 линий регенерантов сорта Golden Promise нашли три линии R₃, меньше повреждаемые насекомым (114). Линии GP639-1 и GP760, выделенные из сорта Golden Promise, значительно превосходили исходные формы по проявлению антиксеноза и антибиоза (6).

Особенность генетического контроля устойчивости зерновых культур к болезням и вредителям — взаимодействие двух сопряженно эволюционирующих систем. Проблема продления срока «полезной жизни» генов, контролирующих этот признак у растений, широко обсуждается уже несколько десятилетий. Рациональная концепция селекции ячменя и овса на устойчивость к злаковым тлям предусматривает прежде всего расширение генетического разнообразия возделываемых сортов. Известны несколь-

ко способов решения этой задачи: чередование в севообороте сортов с разными генами устойчивости; селекция мультилинейных сортов (механических смесей фенотипически сходных линий, различающихся по генам устойчивости); «мозаики» (возделывание одновременно большого числа сортов с разными генами устойчивости в ареале вредителя); пирамидирование (объединение в одном генотипе различных факторов устойчивости).

Таким образом, реализация любой из стратегий селекции на устойчивость к злаковым тлям основана на изучении генетики этого признака и создании доноров, защищенных эффективными генами. Запас генов устойчивости может пополняться за счет исследования мировой коллекции культурных растений, интрогрессии от диких родичей и за счет мутантных форм, причем в настоящее время наиболее важная роль отводится коллекции генетических ресурсов растений.

ЛИТЕРАТУРА

1. 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, 48(4): 1452-1458.
2. Пайнтер Р. Устойчивость растений к насекомым. М., 1953.
3. Kogan M., Ortman E.F. Antixenosis — a new term proposed to define Painter's «non-preference» modality of resistance. *Bull. Entomol. Soc. Amer.*, 1978, 24: 175-176.
4. Castro A.M., Martin L.M., Dixon A.F.G. Genetic variability in antibiotic resistance to the greenbug *Schizaphis graminum* in *Hordeum chilense*. *Plant Breed.*, 1995, 114(6): 510-514.
5. Castro A.M., Martin A., Martin L.M. Location of genes controlling resistance to greenbug (*Schizaphis graminum*) in *Hordeum chilense*. *Plant Breed.*, 1996, 115(5): 335-338.
6. Radchenko E.E., Tyryshkin L.G. Components of the greenbug (*Schizaphis graminum* Rond.) resistance in wheat and barley somaclonal variants. *Cereal Res. Commun.*, 2004, 32(2): 255-258.
7. Dahms R.G. Comparative tolerance of small grains to greenbugs from Oklahoma and Mississippi. *J. Econ. Entomol.*, 1948, 41(5): 825-826.
8. Flor H.H. The complementary genetic systems in flax and flax rust. *Adv. Gen.*, 1956, 8: 29-54.
9. Scall S., Sivasithamparan K., Karakousis A., Lagudah E.S. Cloning and characterization of a family of disease resistance gene analogs from wheat and barley. *Theor. Appl. Genet.*, 1998, 97(5-6): 937-945.
10. Watson S.J., Dixon A.F.G. Ear structure and the resistance of cereals to aphids. *Crop Prot.*, 1984, 3(1): 67-76.
11. Farrell J.A., Stufkens M.W. Resistance to the rose-grain aphid [*Metopolophium dirhodum* (Walk.)] in non-glaucous spring barley. *N. Z. J. Exp. Agr.*, 1988, 16(3): 305-306.
12. Tsumuki H., Kanehisa K., Kawada K. Leaf surface wax as a possible resistance factor of barley to cereal aphids. *Appl. Entomol. Zool.*, 1989, 24(3): 295-301.
13. Moharramipour S., Tsumuki H., Sato K., Murata S., Kanehisa K. Effects of leaf color, epicuticular wax amount and gramine content in barley hybrids on cereal aphid populations. *Appl. Entomol. Zool.*, 1997, 32(1): 1-8.
14. 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. Appl.*, 1998, 89(2): 111-118.
15. Atkins I.M., Dahms R.G. Reaction of small-grain varieties to green bug attack. *US-DA*, 1945, Techn. bull. № 901.
16. Trehan K.B., Bhatnagar V.K., Sharma R.C., Chandola R.P. Note on genetic stocks of barley (*Hordeum vulgare* L.) resistant to the aphid *Rhopalosiphum maidis* (Fitch.). *Indian J. Agric. Sci.*, 1970, 40(8): 756-758.
17. Морозкина О.С. Злаковая тля (*Toxoptera graminum* Rond.). (Биология, экология, испытание мер борьбы). Ростов-на-Дону, 1930.
18. Maugh T.H. Exploring plant resistance to insects. *Science*, 1982, 216(4547): 722-723.
19. Гендрик Ю.Н., Шапиро И.Д. Злаковые тли. В сб.: Методические рекомендации по оценке устойчивости сельскохозяйственных культур к вредителям. Л., 1978: 33-58.
20. Todd G.W., Getahun A., Cress D.C. Resistance in barley to greenbug, *Schizaphis graminum*. 1. Toxicity of the phenolic and flavonoid compounds and related substances. *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, 1971, 64(3): 718-722.
21. 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 re-

- lation to host plant resistance. J. Econ. Entomol., 1962, 55(1): 46-56.
22. 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., 1962, 55(1): 57-62.
 23. Juneja P.S., Gholson R.K., Burton R.L., Starks K.J. The chemical basis for greenbug resistance in small grains. I. Benzyl alcohol as a possible resistance factor. Ann. Entomol. Soc. Amer., 1972, 65(4): 961-964.
 24. Juneja P.S., Gholson R.K. Acidic metabolites of benzyl alcohol in greenbug resistant barley. Phytochemistry, 1976, 15(5): 647-648.
 25. 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 Physiol., 1975, 56(3): 385-389.
 26. Grün S., Frey M., Gierl A. Evolution of the indole alkaloid biosynthesis in the genus *Hordeum*. Distribution of gramine and DIBOA and isolation of the benzoxazinoid biosynthesis genes from *Hordeum lechleri*. Phytochemistry, 2005, 66(11): 1264-1272.
 27. Dreyer D.L., Campbell B.C. Chemical basis of host-plant resistance to aphids. Plant Cell Environ., 1987, 10(5): 353-361.
 28. Moharramipour S., Murata S., Kanehisa K., Tsumuki H. Relationship between gramine concentration and cereal aphid populations in seedling and maturation stages in barley lines. Bull. Res. Inst. Bioresour. Okayama Univ., 1996, 4(1): 49-58.
 29. Zúñiga G.E., Salgado M.S., Corcuera L.J. Role of indole alkaloid in the resistance of barley seedlings to aphids. Phytochemistry, 1985, 24(5): 945-947.
 30. Moharramipour S., Takeda K., Sato K., Yoshida H., Tsumuki H. Inheritance of gramine content in barley. Euphytica, 1999, 106(2): 181-185.
 31. Moharramipour S., Yoshida H., Sato K., Takeda K., Iida T., Tsumuki H. Mapping cereal aphid resistance in Steptoe/Morex doubled haploid population. Barley Gen. Newsl., 1997, 27: 48-50.
 32. Yoshida H., Iida T., Sato K., Moharramipour S., Tsumuki H. Mapping a gene for gramine synthesis in barley. Barley Genet. Newsl., 1997, 27: 22-24.
 33. Ehman I., Tuveson S., Johansson M. Does indole alkaloid gramine confer resistance in barley to aphid *Rhopalosiphum padi*? J. Chem. Ecol., 2000, 26(1): 233-255.
 34. Velozo J.A., Alvarez R.I., Wächter G.A., Timmermann B.N., Corcuera L.J. Increase in gramine content in barley infested by the aphid *Schizaphis graminum* R. Phytochemistry, 1999, 52(6): 1059-1061.
 35. Chen M.-S. Inducible direct plant defense against insect herbivores: a review. Insect Sci., 2008, 15(2): 101-114.
 36. Smith C.M., Boyko E.V. The molecular bases of plant resistance and defense responses to aphid feeding: current status. Entomol. Exp. Appl., 2007, 122(1): 1-16.
 37. Casaretto J.A., Corcuera L.J. Proteinase inhibitor accumulation in aphid-infested barley leaves. Phytochemistry, 1998, 49(8): 2279-2286.
 38. Argandoña V.H., Chaman M., Cardemil L., Mucóz O., Zúñiga G.E., Corcuera L.J. Ethylene production and peroxidase activity in aphid-infested barley. J. Chem. Ecol., 2001, 27(1): 53-68.
 39. Miller H.L., Neese P.A., Ketrings D.L., Dillwith J.W. Involvement of ethylene in aphid infestation of barley. J. Plant Growth Regul., 1994, 13(4): 167-171.
 40. Forslund K., Pettersson J., Bryngelsson T., Jonsson L. Aphid infestation induces PR-proteins differently in barley susceptible or resistant to the birdcherry-oat aphid (*Rhopalosiphum padi*). Physiologia Plantarum, 2000, 110(4): 496-502.
 41. Saheed S.A., Cierlik I., Larsson K.A.E., Delp G., Bradley G., Jonsson L.M.V., Botha C.E.J. Stronger induction of callose deposition in barley by Russian wheat aphid than bird cherry-oat aphid is not associated with differences in callose synthase or β -1,3-glucanase transcript abundance. Physiologia Plantarum, 2009, 135(2): 150-161.
 42. Belefant-Miller H., Porter D.R., Pierce M.L., Mort A.J. An early indicator of resistance in barley to Russian wheat aphid. Plant Physiol., 1994, 105(4): 1289-1294.
 43. Webster J.A., Baker C.A., Porter D.R. Detection and mechanisms of Russian wheat aphid (*Homoptera: Aphididae*) resistance in barley. J. Econ. Entomol., 1991, 84(2): 669-673.
 44. Mornhinweg D.W., Porter D.R., Webster J.A. Genetic diversity for Russian wheat aphid resistance in USDA-ARS barley germplasm lines. Barley Genet. Newsl., 1997, 27: 7.
 45. Mornhinweg D.W., Porter D.R., Webster J.A. Inheritance of Russian wheat aphid resistance in spring barley germplasm line STARS-9577B. Crop Sci., 2002, 42(6): 1891-1893.
 46. Bonman J.M., Bockelman H.E., Jackson L.F., Steffenson B.J. Disease and insect resistance in cultivated barley accessions from the USA National small grains collection. Crop Sci., 2005, 45(4): 1271-1280.
 47. Mornhinweg D.W., Porter D.R., Webster J.A. Registration of STARS-9301B Russian wheat aphid resistant barley germplasm. Crop Sci., 1995, 35(2): 603.
 48. Mornhinweg D.W., Porter D.R., Webster J.A. Registration of STARS-9577B

- Russian wheat aphid resistant barley germplasm. *Crop Sci.*, 1999, 39(3): 882-883.
49. Mornhinweg D.W., Porter D.R., Webster J.A. Inheritance of Russian wheat aphid resistance in spring barley germplasm. *Crop Sci.*, 1995, 35(5): 1368-1371.
 50. Nieto-Lopez R.M., Blake T.K. Russian wheat aphid resistance in barley: inheritance and linked molecular markers. *Crop Sci.*, 1994, 34(3): 655-659.
 51. Mornhinweg D.W., Porter D.R., Webster J.A. Inheritance of Russian wheat aphid resistance in spring barley germplasm line STARS-9577B. *Crop Sci.*, 2002, 42(6): 1891-1893.
 52. Bregitzer P., Mornhinweg D.W., Jones B.L. Resistance to Russian wheat aphid damage derived from STARS 9301B protects agronomic performance and malting quality when transferred to adapted barley germplasm. *Crop Sci.*, 2003, 43(6): 2050-2057.
 53. Bregitzer P., Mornhinweg D.W., Hammon R., Stack M., Baltensperger D.D., Hein G.L., O'Neill M.K., Whitmore J.C., Fiedler D.J. Registration of «Burton» barley. *Crop Sci.*, 2005, 45(3): 1166.
 54. Bregitzer P., Mornhinweg D.W., Obert D.E., Windes J. Registration of «RWA 1758» wheat aphid-resistant spring barley. *J. Plant Registr.*, 2008, 2(1): 5-9.
 55. Puterka G.J., Burd J.D., Mornhinweg D.W., Haley S.D., Peairs F.B. Response of resistant and susceptible barley to infestations of five *Diuraphis noxia* (Homoptera: Aphididae) biotypes. *J. Econ. Entomol.*, 2006, 99(6): 2151-2155.
 56. Mornhinweg D.W., Brewer M.J., Porter D.R. Effect of Russian wheat aphid on yield components of field grown susceptible and resistant spring barley. *Crop Sci.*, 2006, 46(1): 36-42.
 57. Mornhinweg D.W., Bregitzer P., Porter D.R. Registration of seventeen spring two-rowed barley germplasm lines resistant to Russian wheat aphid. *J. Plant Registr.*, 2007, 1(2): 135-136.
 58. Mornhinweg D.W., Bregitzer P., Porter D.R. Registration of nineteen spring six-rowed barley germplasm lines resistant to Russian wheat aphid. *J. Plant Registr.*, 2007, 1(2): 137-138.
 59. Mornhinweg D.W., Bregitzer P., Porter D.R. Registration of seven spring two-rowed barley germplasm lines resistant to Russian wheat aphid. *J. Plant Registr.*, 2008, 2(3): 230-234.
 60. Mornhinweg D.W., Obert D.E., Wesenberg D.M., Erickson C.A., Porter D.R. Registration of seven winter feed barley germplasms resistant to Russian wheat aphid. *Crop Sci.*, 2006, 46(4): 1826-1827.
 61. Calhoun D.S., Burnett P.A., Robinson J., Vivar H.E. Field resistance to Russian wheat aphid in barley: I. Symptom expression. *Crop Sci.*, 1991, 31(6): 1464-1467.
 62. Robinson J., Vivar H.E., Burnett P.A., Calhoun D.S. Resistance to Russian wheat aphid (Homoptera: Aphididae) in barley genotypes. *J. Econ. Entomol.*, 1991, 84(2): 674-679.
 63. Robinson J. Modes of resistance in barley seedlings to six aphid (Homoptera: Aphididae) species. *J. Econ. Entomol.*, 1992, 85(6): 2510-2515.
 64. Robinson J., Delgado F., Vivar H.E., Burnett P.A. Inheritance of resistance to Russian wheat aphid in barley. *Euphytica*, 1992, 62(3): 213-217.
 65. Assad M.T., Ravary Z., Pourhadji A., Ahmadi A.A., Emam Y. Evaluation and inheritance of resistance to Russian wheat aphid in barley. *J. Agr. Sci.*, 1999, 133(3): 297-301.
 66. Starks K.J., Burton R.L. Greenbugs: determining biotypes, culturing, and screening for plant resistance with notes on rearing parasitoids. USDA, 1977, Techn. bull. № 1556.
 67. Johnson I.J. Registration of barley varieties. *Agronomy J.*, 1953, 45(7): 320-322.
 68. Gardenhire J.H. Inheritance and linkage studies on greenbug resistance in barley (*Hordeum vulgare* L.). *Crop Sci.*, 1965, 5(1): 28-29.
 69. Gardenhire J.H., Chada H.L. Inheritance of greenbug resistance in barley. *Crop Sci.*, 1961, 1: 349-352.
 70. Gardenhire J.H., Tuleen N.A., Stewart K.W. Trisomic analysis of greenbug resistance in barley, *Hordeum vulgare* L. *Crop Sci.*, 1973, 13(6): 684-685.
 71. Smith O.D., Schlehuber A.M., Curtis B.C. Inheritance studies of greenbug (*Toxoptera graminum* Rond.) resistance in four varieties of winter barley. *Crop Sci.*, 1962, 2: 489-491.
 72. Jackson B.R., Schlehuber A.M. Will barley. *Crop Sci.*, 1965, 5(2): 195.
 73. Schmidt J.W., Dreier A.F. Registration of Nebar barley. *Crop Sci.*, 1976, 16(3): 444.
 74. Edwards L.H., Smith E.L., Pass H., Morgan G.H. Registration of Post barley. *Crop Sci.*, 1985, 25(2): 363.
 75. Mornhinweg D.W., Edwards L.H., Smith E.L., Morgan G.H., Webster J.A., Porter D.R., Carver B.F. Registration of «Post 90» barley. *Crop Sci.*, 2004, 44(6): 2263.
 76. Anstead J.A., Burd J.D., Shufraan K.A. Over-summering and biotypic diversity of *Schizaphis graminum* (Homoptera: Aphididae) populations on noncultivated grass hosts. *Environ. Entomol.*, 2003, 32(3): 662-667.

77. Harvey T.L., Kofoed K.D., Martin T.J., Sloderbeck P.E. A new greenbug virulent to E-biotype resistant sorghum. *Crop Sci.*, 1991, 31(6): 1689-1691.
78. 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, 81(6): 1754-1759.
79. Webster J.A., Starks K.J. Sources of resistance in barley to two biotypes of the greenbug *Schizaphis graminum* (Rondani), *Homoptera: Aphididae*. *Prot. Ecol.*, 1984, 6(1): 51-55.
80. Hays D.B., Porter D.R., Webster J.A., Carver B.F. Feeding behavior of biotypes E and H greenbug (*Homoptera: Aphididae*) on previously infested near-isolines of barley. *J. Econ. Entomol.*, 1999, 92(5): 1223-1229.
81. Merkle O.G., Webster J.A., Morgan G.H. Inheritance of a second source of greenbug resistance in barley. *Crop Sci.*, 1987, 27(2): 241-243.
82. Porter D.R., Mornhinweg D.W. Characterization of greenbug resistance in barley. *Plant Breed.*, 2004, 123(5): 493-494.
83. Porter D.R., Burd J.D., Mornhinweg D.W. Differentiating greenbug resistance genes in barley. *Euphytica*, 2007, 153(1-2): 11-14.
84. Porter D.R., Mornhinweg D.W. New sources of resistance to greenbug in barley. *Crop Sci.*, 2004, 44(4): 1245-1247.
85. Радченко Е.Е., Звейнек И.А. Наследственное разнообразие коллекции ячменя из Китая по устойчивости к обыкновенной злаковой тле. Тез. докл. межд. науч.-практ. конф. «Генетические ресурсы культурных растений». СПб, 2001: 392-394.
86. Радченко Е.Е., Звейнек И.А., Тырышкин Л.Г., Коновалова Г.С., Семенова А.Г., Хохлова А.П. Ячмень. Устойчивость образцов из Юго-Восточной Азии к вредителям и болезням. Каталог мировой коллекции ВИР. СПб, 2004, вып. 751.
87. Moharramipour S., Tsumuki H., Sato K., Yoshida H. Mapping resistance to cereal aphids in barley. *Theor. Appl. Genet.*, 1997, 94(5): 592-596.
88. Hsu S.-J., Robinson A.G. Resistance of barley varieties to the aphid *Rhopalosiphum padi* (L.). *Can. J. Plant Sci.*, 1962, 42(2): 247-251.
89. Манькова Г.С. Изучение устойчивости сортов ячменя к тле *Rhopalosiphum padi* L. Мат. VII Всес. совещание по иммунитету сельскохозяйственных растений к болезням и вредителям. Новосибирск, 1981: 148.
90. Гендрик Ю.Н. Доноры устойчивости ячменя к злаковым тлям. Мат. VII Всес. совещание по иммунитету сельскохозяйственных растений к болезням и вредителям. Новосибирск, 1981: 98.
91. Радченко Е.Е., Перов А.А. Устойчивость сортов ячменя к обыкновенной черемуховой тле. Мат. конф., посвященной 100-летию научной селекции в России. М., 2003: 143-144.
92. Lowe H.J.B. Resistance to aphids in immature wheat and barley. *Ann. Appl. Biol.*, 1980, 95(1): 129-135.
93. Lowe H.J.B. Detection of resistance to aphids in cereals. *Ann. Appl. Biol.*, 1978, 88(3): 401-406.
94. Gardenhire J.H. Inheritance of greenbug resistance in oats. *Crop Sci.*, 1964, 4(4): 443.
95. Wilson R.L., Starks K.J., Pass H., Wood E.A., Jr. Resistance in four oat lines to two biotypes of the greenbug. *J. Econ. Entomol.*, 1978, 71(6): 886-887.
96. Boozaya-Angoon D., Starks K.J., Edwards L.H., Pass H. Inheritance of resistance in oats to two biotypes of the greenbug. *Environ. Entomol.*, 1981, 10(4): 557-559.
97. 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, 76(4): 877-880.
98. Kandler S.D., Spomer S.M. Biotypic status of six greenbug (*Homoptera: Aphididae*) isolates. *Environ. Entomol.*, 1986, 15(3): 567-572.
99. Radchenko E.E. Greenbug resistance in local oat samples from East Asia. *Agrifood Research Reports*, 51 (Proc. 7th Int. oat conference, MTT Agrifood research, Finland, 2004): 188.
100. Kuo-Sell H.-L. Resistance of wheats, triticales and oats to the aphids *Metopolophium dirhodum*, *Sitobion avenae* and *Rhopalosiphum padi* (*Homoptera: Aphididae*). *Meded. Fac. landbouwwetensch. Univ. Gent.*, 1994, 59(2B): 505-514.
101. Ronquim J.C., Pacheco J.M., Ronquim C.C. Occurrence and parasitism of aphids (*Hemiptera: Aphididae*) on cultivars of irrigated oat (*Avena* spp.) in Sro Carlos, Brazil. *Braz. Arch. Biol. Technol.*, 2004, 47(2): 163-169.
102. Quick J.S., Nkongolo K.K., Meyer W., Peairs F.B., Weaver B. Russian wheat aphid reaction and agronomic and quality traits of a resistant wheat. *Crop Sci.*, 1991, 31(1): 50-53.
103. Quisenberry S.S., Schotzko D.J. Russian wheat aphid (*Homoptera: Aphididae*) population development and plant damage on resistant and susceptible wheat. *J. Econ. Entomol.*, 1994, 87(6): 1761-1768.
104. 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, 80(4): 944-949.

105. Clement S.L., Lester D.G. Screening wild *Hordeum* species for resistance to Russian wheat aphid. Cereal Res. Commun., 1990, 18(3): 173-177.
106. Kindler S.D., Springer T.L. Resistance to Russian wheat aphid in wild *Hordeum* species. Crop Sci., 1991, 31(1): 94-97.
107. Kindler S.D., Jensen K.B., Springer T.L. An overview: resistance to the Russian wheat aphid (*Homoptera: Aphididae*) within the perennial *Triticeae*. J. Econ. Entomol., 1993, 86(5): 1609-1618.
108. Weibull J. Screening for resistance against *Rhopalosiphum padi* (L.). 2. *Hordeum* species and interspecific hybrids. Euphytica, 1987, 36(2): 571-576.
109. Weibull J. Resistance in the wild crop relatives *Avena macrostachya* and *Hordeum bogdani* to the aphid *Rhopalosiphum padi*. Entomol. Exp. Appl., 1988, 48(3): 225-232.
110. Geissler K., Proeseler G., Lehmann C.O. Resistenzeigenschaften im Gersten- und Weizensortiment Gatersleben. 28. Prüfung von Gersten auf ihr Verhalten gegenüber den Blattlausarten *Rhopalosiphum padi* (L.) und *Macrosiphum (Sitobion) avenae* (F.). Kulturpflanze, 1989, 37: 155-161.
111. Aung T. Intergeneric hybrids between *Hordeum vulgare* and *Elymus trachycaulus* resistant to Russian wheat aphid. Genome, 1991, 34(6): 954-960.
112. Weibull J. Resistance to *Rhopalosiphum padi* (Homoptera: Aphididae) in *Hordeum vulgare* subsp. *spontaneum* and in hybrids with *H. vulgare* subsp. *vulgare*. Euphytica, 1994, 78(1-2): 97-101.
113. Weibull J. Screening for resistance against *Rhopalosiphum padi* (L.). 1. *Avena* species and breeding lines. Euphytica, 1986, 35(3): 993-999.
114. Radchenko E.E., Tyryshkin L.G. Somaclonal variability in barley for greenbug resistance. Proc. 8th Int. Barley Genetics Symp. Vol. II. Contributed Papers. Adelaide, South Australia, 2000: 166-167.

ГНУ Всероссийский НИИ растениеводства
им. Н.И. Вавилова Россельхозакадемии,
190000 г. Санкт-Петербург, ул. Большая Морская, 44,
e-mail: Eugene_Radchenko@rambler.ru

Поступила в редакцию
27 мая 2009 года

APHID RESISTANCE IN BARLEY AND OAT (review)

E.E. Radchenko

S u m m a r y

Data on barley and oat 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 plant genetic resources research, introgression and development of mutant forms are discussed. Extensive reference materials on aphid resistance inheritance in barley and oat as well as utilization of resistance sources in breeding practice are reviewed.

Новые книги

Довбан К.И. **Зеленое удобрение в современном земледелии: вопросы теории и практики.** Минск: изд-во «Беларуская навука», 2009, 404 с.

Обобщены результаты длительных научных исследований автора и опыт передовых хозяйств в стране и за рубежом по применению зеленого удобрения в современном земледелии. Описывается значение сидерации как источника постоянно возобновляемого органического вещества и азота в почве, роль и значение зеленого удобрения как биологической основы природоохранных технологий в снижении водной и ветровой эрозии, миграции подвижных элементов питания в глубокие слои почвы, фитосанитарное значение сидератов в полях севооборота и в водоохраных зонах. Особое внимание уделяется вопросам повышения урожайности сельскохозяйственных культур и их качества, получе-

нию экологически чистой, биологически здоровой продукции растениеводства. Монография будет полезным справочником для научных работников, организаторов производства и фермерских хозяйств, агрономов всех специальностей, преподавателей и студентов специализированных вузов.

Минкевич И.И., Дорофеева Т.Б., Ковязин В.Ф. **Фитопатология. Болезни древесных и кустарниковых пород.** СПб: изд-во «Лань», 2011, 160 с.

В учебном пособии обобщены данные об основных заболеваниях древесных и кустарниковых пород (в том числе используемых для озеленения городов), их возбудителях и абиотических факторах, составлении прогнозов болезней древесных и кустарниковых пород, иммунитете растений, методах защиты от болезней и их профилактике.