

ИММУНИТЕТ КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ И ИХ ДИКИХ РОДИЧЕЙ

DOI

10.30901/2227-8834-2018-1-103-113

УДК 575.11:633.1:581.573.4

Е. Е. Радченко,
Т. Л. КузнецоваФедеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н. И. Вавилова, Россия, 190000, г. Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, д. 42, 44
e-mail: eugene_radchenko@rambler.ru**Ключевые слова:***Schizaphis graminum* Rondani, сорго, ячмень, гены устойчивости, вирулентность, структура популяций.**Поступление:**

25.09.2017

Принято:

21.03.2018

ОРИГИНАЛЬНАЯ СТАТЬЯ

ВЛИЯНИЕ СМЕНЫ РАСТЕНИЯ-ХОЗЯИНА НА ГЕНЕТИЧЕСКУЮ СТРУКТУРУ КРАСНОДАРСКОЙ ПОПУЛЯЦИИ ОБЫКНОВЕННОЙ ЗЛАКОВОЙ ТЛИ *SCHIZAPHIS GRAMINUM RONDANI* (НОМОПТЕРА, APHIDIDAE)

Актуальность. Обыкновенная злаковая тля *Schizaphis graminum* Rondani повреждает злаки преимущественно в южных регионах страны и наиболее значительный ущерб наносит сорго. Для *S. graminum* характерно дифференциальное взаимодействие с генотипами растения-хозяина. Возможность приспособления к питающему растению обуславливает необходимость изучения внутривидовой изменчивости популяций насекомого. **Материалы и методы.** В 2009–2010 гг. анализировали полиморфизм краснодарской (филиал Кубанская опытная станция ВИР, Гулькевичский район) популяции *S. graminum*. Клоны тли собирали на ячмене в июне, а также на сорго в июне (активная миграция насекомого на поля), июле (максимальная численность) и августе (начало спада численности). Оценивали поврежденность образцов сорго с идентифицированными генами устойчивости к тле: 'Сарваши' (гены устойчивости *Sgr1* + *Sgr2*); 'Shallu' (*Sgr3*); 'Deer' (*Sgr4*); 'Соргоградское' (*Sgr5*); Дурра белая (*Sgr5* + *Sgr6*); 'Сарбам' (*Sgr12*). Дифференциаторы распределили в две группы, каждая из которых содержала три образца: Deer–Сарваши–Сарбам и Shallu–Соргоградское–Дурра белая (White Durra). В каждой группе в случае авирулентности клона тли (устойчивости дифференциатора) образцу присваивали значение 0. В случае вирулентности (восприимчивости сорго) первому образцу присваивали значение 1, второму – 2, третьему – 4. Фенотип вирулентности клона тли обозначали числом из двух цифр, каждая из которых являлась суммой реакций устойчивости (восприимчивости) дифференциаторов. Провели также мониторинг вирулентности тли к устойчивым образцам ячменя. Для оценки внутривидовой изменчивости насекомого использовали такой же подход, как и при работе с сорго. Образцы для обозначения фенотипов вирулентности распределили в две группы в следующем порядке: Post–Herb–Wintermalt и к-16190–к-28129–к-15600. Для оценки изменчивости субпопуляций тли использовали критерии, предложенные Л. А. Животовским. **Результаты и выводы.** Выявлена высокая общая и сезонная изменчивость насекомого по вирулентности к генам устойчивости сорго. В 2009 г., когда на сорго наблюдали высокую численность насекомого, выявили 31 фенотип вирулентности *S. graminum*. В 2010 г. (период депрессии) идентифицировали 27 фенотипов вирулентности тли. Результаты экспериментов свидетельствуют и о достаточно высоком полиморфизме краснодарской популяции *S. graminum* по вирулентности к сортам ячменя. В 2009 г. идентифицировали 16 фенотипов вирулентности, в 2010 г. – 22. Наблюдали отбор из популяции генотипов *S. graminum*, специфически приспособленных к виду растения-хозяина. При размножении на ячмене преимущество в конкуренции имели особи, не обладающие «лишними» генами вирулентности к сорго. Смена хозяина приводила к быстрому накоплению клонов, вирулентных к генам устойчивости сорго *Sgr1* – *Sgr4* и *Sgr12*.

E. E. Radchenko,
T. L. Kuznetsova

N. I. Vavilov All-Russian Institute of
Plant Genetic Resources,
42–44 Bolshaya Morskaya St. St.
Petersburg, 190000, Russia,
e-mail:
eugene_radchenko@rambler.ru

THE EFFECT OF HOST PLANT REPLACEMENT ON THE GENETIC STRUCTURE OF THE KRASNODAR GREENBUG *SCHIZAPHIS GRAMINUM* RONDANI (HOMOPTERA, APHIDIDAE) POPULATION

Key words:

Schizaphis graminum Rondani,
sorghum, barley, resistance
genes, virulence, structure of
populations.

Received:

25.09.2017

Accepted:

21.03.2018

Background. The greenbug *Schizaphis graminum* Rondani damages cereal crops mainly in the southern Russia where it is especially harmful to sorghum. This aphid displays differential interaction with genotypes of the host plant. The possibility of adaptation to the host necessitates the study of insect population variations caused by either immigration of virulent clones to the local population, or mutations, or combinative variability in genes responsible for virulence in local populations. **Materials and methods.** The polymorphism of the Krasnodar *S. graminum* population was studied at the Kuban Experimental Station of VIR in 2009 and 2010. The insects were collected from barley in June, and from sorghum crops in June (the period of their active migration to the fields), July (the period of peak abundance), and August (the start of population decline). Damage was assessed in sorghum accessions with the identified genes of resistance to greenbug: ‘Sarvashi’ (resistance genes *Sgr1* + *Sgr2*), ‘Shallu’ (*Sgr3*), ‘Deer’ (*Sgr4*), ‘Sorgogradskoe’ (*Sgr5*), White Durra (*Sgr5* + *Sgr6*), and ‘Capbam’ (*Sgr12*). They were divided into two differentiator groups, each containing three accessions: Deer–Sarvashi–Capbam and Shallu–Sorgogradskoe–White Durra. If the aphid clone was avirulent (i.e. the differentiator was resistant), the accession was assigned grade 0. If the clone proved virulent (the differentiator was susceptible), the first accession in the group was assigned grade 1; the second, grade 2, and the third, grade 4. The virulence phenotype of the aphid clone was coded with a two-digit number, each of the digits being the sum of the resistance (susceptibility) grades of the differentiators. We performed monitoring of greenbugs for their virulence to resistant accessions of barley. The intrapopulation diversity of *S. graminum* was evaluated using the same approach as in the experiments with sorghum. To define virulence phenotypes, the accessions were combined into the following two groups: Post–Herb–Wintermalt and k-16190–k-28129–k-15600. Variation in greenbug subpopulations was evaluated using the indices proposed by Zhivotovsky. **Results and conclusions.** A high level of overall and seasonal variability of the insect in its virulence to sorghum resistance genes was detected. In 2009, when very large quantities of the insect were observed on sorghum crops, 31 phenotypes of greenbug virulence to sorghum resistance genes were identified. In the following year (depression period), 27 aphid virulence phenotypes were identified. The experimental results also testify to a relatively high polymorphism of the Krasnodar *S. graminum* population in its virulence to barley varieties. In 2009, 16 virulence phenotypes were identified, and 22 were identified in 2010. Natural selection of *S. graminum* genotypes specifically adapted to host plant species was observed. During the reproduction of the insect on barley plants, the individuals without “redundant” genes for virulence to sorghum had an advantage in competition. Replacement of the host led to rapid accumulation of the clones virulent to the sorghum resistance *Sgr1* – *Sgr4* and *Sgr12*.

Введение

Примеры образования внутривидовых форм насекомых-фитофагов под влиянием устойчивых сортов хорошо документированы, прежде всего, для тлей. Литературные данные о специфическом взаимодействии обыкновенной злаковой тли (*Schizaphis graminum* Rondani) с генотипами хозяина особенно многочисленны. Впервые различия по способности питаться на определенных сортах пшеницы и ячменя между популяциями *S. graminum* были обнаружены в США в 1947 г. (Dahms, 1948), однако целенаправленные исследования внутривидовой изменчивости фитофага не проводились до 60-х годов прошлого века. С 1961 по 1997 гг. в США было идентифицировано всего лишь 10 биотипов тли, дифференциально взаимодействующих с различными растениями-хозяевами: А – С, Е – К (Harvey et al., 1997), а в 2010 г. появилось сообщение об обнаружении 13-ти новых биотипов (Weng et al., 2010).

Неоднородность популяций насекомого на территории СССР впервые выявили при изучении устойчивости двух образцов сорго к ставропольской и узбекской популяциям (Radchenko, Yakshin, 1990). Была показана (Radchenko, 1994) относительная изоляция популяций *S. graminum* из европейской части России и Азии (Узбекистан, Казахстан). В результате многолетнего (1994–2010 гг.) мониторинга краснодарской (филиал Кубанская опытная станция ВИР – КОС ВИР, Гулькевичский район) популяции *S. graminum* выявили высокую изменчивость насекомого по вирулентности к шести образцам сорго, несущим различные гены устойчивости – как общую, так и сезонную. Всего идентифицировали 42 фенотипа вирулентности тли, ежегодно – 18–36 фенотипов. Установлено также, что под воздействием абиотических факторов может меняться относительная

конкурентоспособность клонов насекомого и, следовательно, изменение условий среды приводит к дифференциальному отбору в популяциях *S. graminum* (Radchenko, Kuznetsova, 2009; Radchenko et al., 2012).

Обыкновенная злаковая тля питается на культурных и дикорастущих злаках в южных регионах России. Наиболее значительный ущерб обычно причиняет сорго. Насекомое зимует на озимых и дикорастущих злаках, весной и в начале лета вредит на зерновых колосовых и овсе, а в июне массово мигрирует на всходы сорго. Сведения о динамике частот генов вирулентности в популяциях фитофага при миграции на другой вид растения-хозяина отсутствуют.

Основная цель работы – оценить влияние смены хозяина на вариабельность генетической структуры краснодарской популяции *S. graminum*. Кроме того, исследовали сезонную изменчивость насекомого, собранного в период вегетации сорго, по вирулентности не только к образцам сорго, но и ячменя – культуре, которая не является хозяином фитофага в период сбора субпопуляций.

Материалы и методы

Колонии *S. graminum* собирали в 2009 и 2010 гг. на посевах сорго и ячменя КОС ВИР. В июне 2009 г. насекомых собрали на коллекционных образцах ярового ячменя (коммерческие посева озимых зерновых в это время уже созрели) и на линии зернового сорго Ефремовское белое, а затем – на этом же образце сорго в июле (максимальная численность насекомого) и в августе (начало спада численности). В июне 2010 г. сбор насекомых проводили на подгонах озимого ячменя сорта ‘Вавилон’ (коммерческий посев), а также на линии Ефремовское белое и районированном стандартном сорте ‘Кубанское красное 1677’. В 2010 г. наблюдали депрессию численности тли, в результате

чего собрать *S. graminum* в июле и августе удалось только на 'Кубанском красном 1677'.

Для сбора и транспортировки тли использовали компактные садки-контейнеры. Контейнер представляет собой полый стеклянный цилиндр длиной 10–15 см и диаметром 2 см, один из концов которого затянут капроновой сеткой. Собранных в поле тлей стряхивали на сетку, а в другой конец контейнера вставляли влажный ватный тампон с пророщенными на нем семенами пшеницы. Для получения клонов тлей в лабораторных условиях на смоченную водой вату, помещенную в половинки чашек Петри, раскладывали по несколько проросших семян пшеницы сорта 'Ленинградка'. Через 3–5 дней на всходы в каждой чашке Петри подсаживали одну самку и закрывали стеклянными изоляторами, верхняя часть которых была затянута мельничным газом. Садки с клонами тли размещали на светоустановках, оборудованных люминесцентными лампами (Radchenko, 2008).

В световом зале, где поддерживалась температура воздуха 20–25°C, оценивали поврежденность образцов сорго с идентифицированными генами устойчивости к тле: к-3852, 'Сарваши' (гены устойчивости *Sgr1* + *Sgr2*); к-9921, 'Shallu' (*Sgr3*); к-6694, 'Deer' (*Sgr4*); к-9436, 'Соргоградское' (*Sgr5*); к-1362, Дурра белая (*Sgr5* + *Sgr6*); к-455, 'Сарбам' (*Sgr12*) (Radchenko, Zubov, 2007). Опытные образцы и неустойчивый контроль (линия Низкорослое 81) высевали в сосуды с почвой в круговом порядке и закрывали стеклянными изоляторами. В фазе 2-х листьев всходы заселяли тлями одного клона из расчета 5 особей на растение. При гибели контроля определяли поврежденность растений каждого образца по шкале (Archer et al., 1982): 0 – нет повреждений, 1 – повреждено 1–10% листовой поверхности, 2 – 11–20%, ..., 10 – 91–100%. Растения с баллами 1–4 относили к устойчивым, 9–10 – к восприимчивым. В

случае нечеткого проявления устойчивости эксперимент повторяли.

Полиморфизм субпопуляций оценивали по частотам фенотипов, которые идентифицировали с помощью упомянутых образцов, которые разделили на две группы со строгим порядком внутри групп: Deer–Сарваши–Сарбам и Shallu–Соргоградское–Дурра белая. В каждой группе в случае авирулентности клона тли (устойчивости дифференциатора) образцу присваивали значение 0. В случае вирулентности (восприимчивости сорго) первому образцу присваивали значение 1, второму – 2, третьему – 4. Фенотип вирулентности клона тли обозначали числом из двух цифр, каждая из которых являлась суммой реакций устойчивости (восприимчивости) дифференциаторов.

Аналогичную методику использовали и при изучении полиморфизма *S. graminum* по вирулентности к образцам ячменя. Оценивали устойчивые к ряду идентифицированных в США биотипов насекомого сорта 'Herb', 'Wintermalt и 'Post', который имеет ген устойчивости *Rsg1* (Porter et al., 2007), а также выделенные нами образцы местного ячменя к-16190, к-15600 из Китая и к-28129 из КНДР (Radchenko et al., 2014). Образцы для обозначения фенотипов вирулентности распределили в две группы в следующем порядке: Post–Herb–Wintermalt и к-16190–к-28129–к-15600.

Для оценки изменчивости субпопуляций тли использовали критерии, предложенные Л. А. Животовским (Zhivotovsky, 1982). Внутрипопуляционное разнообразие оценивали с помощью критерия μ (среднее число фенотипов в популяции) по формуле:

$$\mu = (\sqrt{p_1} + \sqrt{p_2} + \dots + \sqrt{p_m})^2$$

где p_1, p_2, \dots, p_m – выборочные значения частот фенотипов, m – число фенотипов. Наряду со средним числом фенотипов определяли показатель h – долю редких фенотипов: $h = 1 - \mu/m$. Если μ дает оценку степени разнообразия популяции, то показатель h оценивает структуру этого

разнообразия. При сравнении популяций использовали критерий сходства г:

$$r = \sqrt{p_1 q_1} + \sqrt{p_2 q_2} + \dots + \sqrt{p_m q_m}$$

где p_i и q_i – частоты фенотипов в сравниваемые годы. Значимость различий популяций по частотам общих фенотипов оценивали по критерию идентичности I:

$$I = \frac{8N_1 N_2}{N_1 + N_2} \left(1 - r - \frac{p^0 + q^0}{4}\right)$$

где p_0 – сумма частот фенотипов 1-й выборки, не представленных во 2-й выборке; q_0 – сумма частот фенотипов 2-й выборки, которые отсутствуют в 1-й.

Результаты и обсуждение

В 2009 г. на сорго наблюдали высокую численность насекомого: поврежденность листовой поверхности стандартного сорта ‘Кубанское красное 1677’ составляла преимущественно 40–50%. Выявили 31 фенотип вирулентности *S. graminum*. Различия между субпопуляциями по среднему числу фенотипов и по доле

редких фенотипов в ряде случаев существенны. Наименее выровнена субпопуляция, собранная в августе. На ячмене доминировал фенотип, авирулентный ко всем сортам-дифференциаторам (табл. 1). Согласно критерию идентичности, все субпопуляции существенно различались между собой, что указывает на высокий сезонный полиморфизм насекомого по вирулентности к сорго (табл. 3).

В 2010 г. численность насекомого на посевах сорго была самой низкой за весь период наблюдений с 1994 г., прежде всего, за счет энтомофагов. Однако и в период депрессии идентифицировали 27 фенотипов вирулентности тли (18 – на сорго, 9 фенотипов были уникальны для июньского сбора на ячмене). Наименее выровнена субпопуляция, собранная в июне на сорте ‘Кубанское красное 1677’. Как и в прошлом году, на ячмене преобладали клоны, авирулентные к устойчивым образцам сорго.

Таблица 1. Фенотипическое разнообразие субпопуляций *Schizaphis graminum* по вирулентности к образцам сорго
Table 1. Phenotypic diversity of *Schizaphis graminum* subpopulations in their virulence to sorghum accessions

Дата сбора	Изучено клонов	Число фенотипов	Доминирующий фенотип	Частота доминирующего фенотипа	Среднее число фенотипов	Доля редких фенотипов
2009 г.						
Субпопуляция, собранная на ячмене						
24.06.2009	30	10	00	0,43	8,14 ± 0,71	0,19 ± 0,07
Субпопуляции, собранные на сорго (Ефремовское белое)						
24.06.2009	66	17	00	0,20	14,06 ± 0,79	0,17 ± 0,05
15.07.2009	95	22	71	0,23	16,39 ± 0,98	0,25 ± 0,04
02.08.2009	100	15	71	0,60	8,83 ± 0,74	0,41 ± 0,05
2010 г.						
Субпопуляция, собранная на ячмене						
21.06.2010	36	18	00	0,14	16,48 ± 0,83	0,08 ± 0,04
Субпопуляция, собранная на сорго (Ефремовское белое)						
21.06.2010	44	9	73	0,57	6,38 ± 0,62	0,29 ± 0,07
Субпопуляции, собранные на сорго (сорт Кубанское красное 1677)						
21.06.2010	34	10	73	0,62	6,58 ± 0,81	0,34 ± 0,08
16.07.2010	16	4	73	0,69	3,10 ± 0,17	0,22 ± 0,10
04.08.2010	45	8	73	0,62	5,42 ± 1,32	0,32 ± 0,17

Весьма любопытно безусловное доминирование на сорго фенотипа 73, который характеризуется вирулентностью ко всем дифференциаторам, за исключением образца Дурра белая (см. табл. 1). Выявлено значимое различие между субпопуляциями, собранными на ячмене и на сорго (табл. 4).

Встречаемость на сорго клонов, вирулентных к образцу Дурра белая (гены устойчивости *Sgr5* и *Sgr6*), варьировала в 2009 г. от 1 до 3%, а в следующем году вирулентные к этому образцу клоны не выявлены (рис. 1). Лишь один собранный на ячмене клон

оказался вирулентным. В первый год изучения к концу сезона существенно снизилась доля клонов, вирулентных к сорту 'Соргоградское' (*Sgr5*). Частоты клонов, вирулентных к остальным образцам сорго, в июле и августе резко увеличились. В 2010 г. наблюдали такой же резкий рост числа клонов, сильно повреждающих 'Соргоградское', а частоты клонов, вирулентных к остальным образцам, варьировали примерно в одних и тех же пределах. Интересно, что на ячмене всегда преобладали клоны, авирулентные к образцам сорго (см. табл. 1).

Таблица 2. Фенотипическое разнообразие субпопуляций *Schizaphis graminum* по вирулентности к образцам ячменя
Table 2. Phenotypic diversity of *Schizaphis graminum* subpopulations in their virulence to barley accessions

Дата сбора	Изучено клонов	Число фенотипов	Доминирующий фенотип	Частота доминирующего фенотипа	Среднее число фенотипов	Доля редких фенотипов
2009 г.						
Субпопуляция, собранная на ячмене						
24.06.2009	30	5	70	0,67	3,63 ± 0,41	0,27 ± 0,08
Субпопуляции, собранные на сорго (Ефремовское белое)						
24.06.2009	48	9	60	0,38	6,87 ± 0,55	0,24 ± 0,06
15.07.2009	48	8	60	0,50	5,80 ± 0,52	0,28 ± 0,06
02.08.2009	48	10	60	0,38	7,46 ± 0,63	0,25 ± 0,06
2010 г.						
Субпопуляция, собранная на ячмене						
21.06.2010	36	9	70	0,44	6,51 ± 0,67	0,28 ± 0,07
Субпопуляция, собранная на сорго (Ефремовское белое)						
21.06.2010	44	12	60	0,25	9,95 ± 0,68	0,17 ± 0,06
Субпопуляции, собранные на сорго (сорт Кубанское красное 1677)						
21.06.2010	34	12	66, 70,76	0,18	10,50 ± 0,62	0,13 ± 0,06
16.07.2010	16	5	60	0,31	4,68 ± 0,30	0,06 ± 0,06
04.08.2010	45	16	70	0,27	12,75 ± 0,96	0,20 ± 0,06

Результаты экспериментов свидетельствуют и о достаточно высоком полиморфизме краснодарской популяции *S. graminum* по вирулентности к сортам ячменя. В 2009 г. идентифицировали 16 фенотипов вирулентности, в 2010 г. – 22. Субпопуляции в ряде случаев различались по среднему числу фенотипов и по доле редких фенотипов; смена хозяина обусловила и смену доминирующего фенотипа (табл. 2). Согласно критерию идентичности, в 2009 г. субпопуляция,

собранный на ячмене, существенно отличалась от всех субпопуляций на сорго (табл. 3). Вследствие недостаточности выборки, в 2010 г. значительно различались только субпопуляции, собранные на ячмене и на сорго в один и тот же день, а также питавшиеся на сорго в июне и августе (табл. 4).

В течение всего периода мониторинга большинство клонов тли были вирулентны к сортам ячменя 'Herb' и 'Wintermalt', а 40–60% сильно повреждали 'Post'. На сорго в

2009 г. частоты клонов, вирулентных к образцам ячменя из второй группы, были невелики и несколько повысились к концу сезона (рис. 2). На ячмене все клоны были авирулентны к образцам к-16190 и к-28129 и лишь один клон из тридцати изученных сильно повреждал образец к-15600. В 2010 г. на ячмене вирулентные к образцу к-16190 клоны не выявлены.

переходе на сорго 15,9% (Ефремовское белое) и 23,5% ('Кубанское красное 1677') клонов сильно повреждали к-16190, а к концу сезона частота вирулентных клонов снизилась до 5,9%. Сходная тенденция – и для клонов, вирулентных к образцам к-28129 и к-15600, однако в данном случае снижение частот к концу сезона было менее заметным.

Таблица 3. Сходство субпопуляций *Schizaphis graminum* в 2009 г.
Table 3. Similarity of *Schizaphis graminum* subpopulations in 2009

Сравниваемые субпопуляции	Степень сродства			
	по генам вирулентности к образцам сорго		по генам вирулентности к образцам ячменя	
	г	I	г	I
июнь, ячмень – июнь, сорго	0,67	31,89*	0,77	24,44**
июнь, ячмень – июль, сорго	0,27	82,08**	0,68	31,13**
июнь, ячмень – август, сорго	0,15	96,37**	0,68	28,76**
июнь, сорго – июль, сорго	0,45	108,34**	0,94	1,10
июль, сорго – август, сорго	0,78	68,40**	0,81	19,25
июнь, сорго – август, сорго	0,34	154,82**	0,88	13,73

Примечание *P < 0,05; **P < 0,01.

Таблица 4. Сходство между субпопуляциями *Schizaphis graminum* в 2010 г.
Table 4. Similarity of *Schizaphis graminum* subpopulations in 2010

Сравниваемые субпопуляции	Степень сродства			
	по генам вирулентности к образцам сорго		по генам вирулентности к образцам ячменя	
	г	I	г	I
июнь, ячмень – июль, сорго (Е)	0,41	60,98*	0,71	28,0*
июль, ячмень – июль, сорго (К)	0,32	63,44*	0,51	37,73*
июль, ячмень – июль, сорго (К)	0,14	47,85*	0,77	11,72
июль, ячмень – август, сорго (К)	0,31	72,92*	0,80	19,72
июль, сорго (Е) – июль, сорго (К)	0,77	18,41	0,71	23,13
июль, сорго (Е) – июль, сорго (К)	0,79	10,25	0,79	12,48
июль, сорго (Е) – август, сорго (К)	0,88	11,57	0,69	41,56*
июль, сорго (К) – июль, сорго (К)	0,85	7,07	0,53	21,54
июль, сорго (К) – август, сорго (К)	0,83	13,13	0,72	21,65
июль, сорго (К) – август, сорго (К)	0,83	8,36	0,79	12,44

Примечание. Е – Ефремовское белое, К – Кубанское красное 1677, * P < 0,01

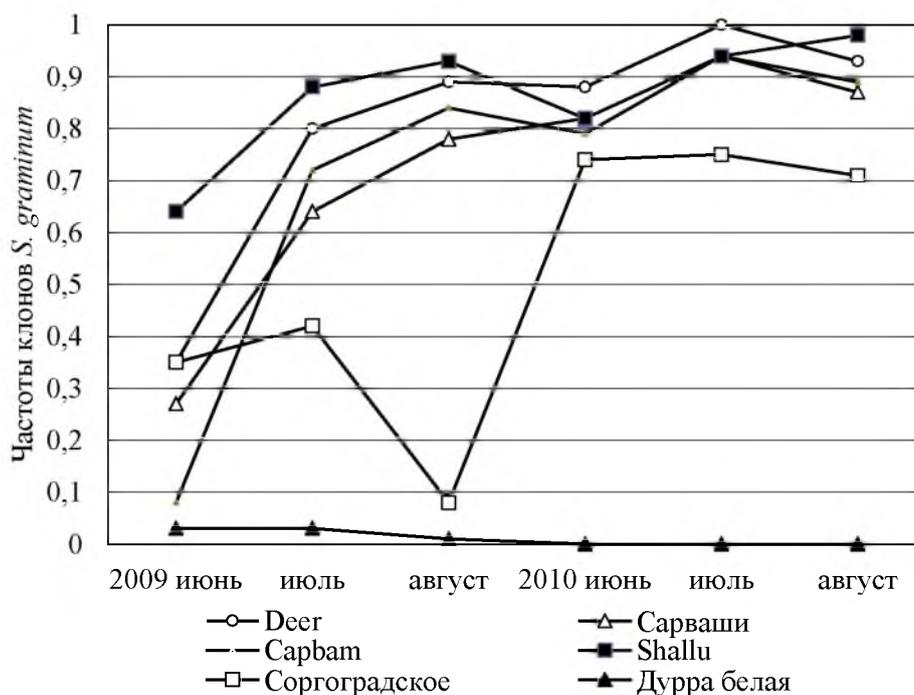


Рис. 1. Динамика частот клонов *Schizaphis graminum* из краснодарской популяции, вирулентных к устойчивым образцам сорго
Fig. 1. Frequency dynamics of *Schizaphis graminum* clones from the Krasnodar population virulent to resistant sorghum accessions

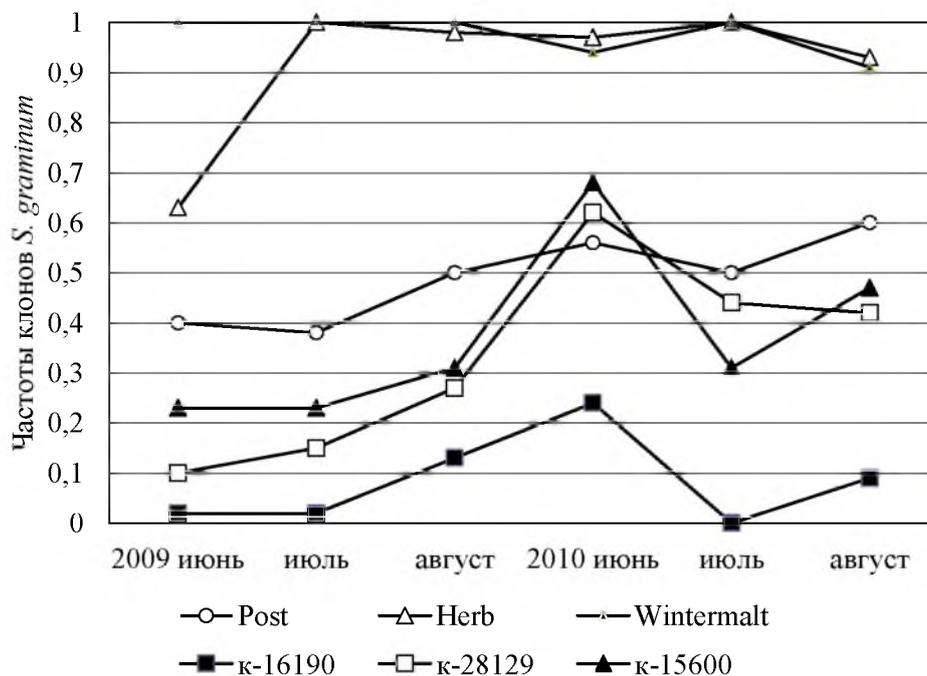


Рис. 2. Динамика частот клонов *Schizaphis graminum* из краснодарской популяции, вирулентных к устойчивым образцам ячменя
Fig. 2. Frequency dynamics of *Schizaphis graminum* clones from the Krasnodar population virulent to resistant barley accessions

Как и в предыдущих исследованиях (Radchenko, Kuznetsova, 2009; Radchenko et. al., 2012), результаты анализа клонов, собранных в одном пункте, демонстрируют высокую изменчивость *S. graminum* по признаку вирулентности к *Sgr*-генам устойчивости сорго – как общую, так и сезонную. Мы установили также, что в период питания на сорго популяция фитофага лабильна и по вирулентности к образцам ячменя. Изменение частот вирулентных к устойчивым образцам ячменя клонов *S. graminum* позволяет предположить, что при размножении на ячмене и других злаках изменяется и соотношение частот вирулентности к генам устойчивости сорго. Следует отметить, что сезонная изменчивость тли, собранной на сорго, по вирулентности к образцам ячменя, то есть культуры, которая в июне уже созревает и не является хозяином тли в период сбора субпопуляций, вызвана главным образом абиотическими факторами. Изменение условий среды может обуславливать дифференциальный отбор в популяции *S. graminum* (Radchenko, Kuznetsova, 2009; Radchenko et. al., 2012).

Весной численность *S. graminum* обычно невелика, собрать достаточное для анализа число клонов тли на пшенице, ячмене или овсе нам не удалось. Насекомых собирали лишь на созревающем ячмене, в период миграции на молодые растения сорго. Сравнение этих и «сорговых» субпопуляций, собранных в один и тот же день, позволило выявить разительные различия между ними (см. табл. 3, 4).

Наблюдали отбор из популяции генотипов *S. graminum*, специфически приспособленных к виду растения-хозяина. При размножении насекомого-олигофага на ячмене преимущество в конкуренции имели особи, не обладающие «лишними» генами вирулентности к сорго. Так, сорта-дифференциаторы сорго были устойчивы к 43% клонов, собранных на

ячмене в июне 2009 г. (см. табл. 1). При этом все клоны оказались авирулентными к двум сортам – Дурра белая и ‘Deer’, а частоты вирулентности к другим образцам варьировали всего лишь от 0,166 (‘Сарваши’) до 0,366 (‘Shallu’). Смена хозяина привела к быстрому накоплению клонов, вирулентных, прежде всего, к генам устойчивости *Sgr1 – Sgr4* и *Sgr12*. На сорго в июне 2009 г. уже 63,6% клонов были вирулентны к сорту ‘Shallu’ и 34,8% – к образцу ‘Deer’ (см. рис. 1). В 2010 г. 22,2% собранных на ячмене клонов не повреждали сорт ‘Deer’, а в эту же дату сбора на сорго 88,2% (сорт ‘Кубанское красное 1677’) и 86,4% (Ефремовское белое) клонов характеризовались вирулентностью к ‘Deer’.

Заключение

Многочисленные исследования о влиянии генов вирулентности на приспособленность фитопатогенов привели к противоречивым результатам: избыточная (не требующаяся для поражения коммерческих сортов) вирулентность либо снижает конкурентоспособность, либо нейтральна, либо ее повышает (Levitin, 1986; Djakov, 1998). В наших опытах клоны насекомого, сильно повреждающие образцы с генами устойчивости *Sgr1 – Sgr4* и *Sgr12*, быстро вытесняли на сорго доминировавший ранее «нулевой» фенотип (см. табл. 1, рис. 1). Сорт ‘Кубанское красное 1677’ и линия Ефремовское белое, на которых собирали тлю, не имеют генов устойчивости сортов-дифференциаторов, но комплементарные им гены вирулентности насекомого, которые, казалось бы, являются «лишними», повышали конкурентоспособность фитофага на сорго.

С другой стороны, редко встречающаяся в популяции тли вирулентность к образцу Дурра белая (гены устойчивости *Sgr5 + Sgr6*) снижала конкурентоспособность

S. graminum. Ранее нами было показано, что клоны из краснодарской популяции тли, вирулентные к *Sgr5* и *Sgr6*, менее плодовиты по сравнению с авирулентными и вытесняются при репродукции модельных популяций на восприимчивой линии сорго (Radchenko et al., 2007). Образец Дурра белая сохраняет устойчивость к тле уже свыше 25 лет, что может объясняться, по крайней мере, отчасти, влиянием мутации вирулентности на жизнеспособность насекомого. Если потеря функции гена авирулентности имеет вредные и трудно преодолеваемые в эволюции последствия для своего носителя, то соответствующий ген устойчивости хозяина контролирует долго сохраняющуюся устойчивость. Сорт 'Соргоградское' защищен одним из этих двух генов – *Sgr5*. При вспышке размножения тли наблюдали существенное снижение частоты клонов, сильно повреждающих 'Соргоградское', однако в период депрессии эти клоны преобладали (см. рис. 1).

Исследования динамики популяций фитопатогенных грибов показывают, что в неблагоприятные для развития

болезней годы преобладают расы, имеющие мало генов вирулентности, а в годы эпифитотий – «сложные», высоковирулентные (Djakov, 1998). В наших опытах, напротив, депрессия численности насекомого на сорго была сопряжена с безусловным доминированием фенотипа 73, который характеризуется вирулентностью к пяти образцам сорго из шести изученных (см. табл. 1). Очевидно, клоны *S. graminum* с широким спектром вирулентности оказались более приспособлены к выживанию в неблагоприятных условиях.

Смена растения-хозяина привела к существенному изменению структуры популяции *S. graminum* и по вирулентности к образцам ячменя, особенно в благоприятный для размножения насекомого год (см. табл. 3, 4). Частоты вирулентных к сортам-дифференциаторам клонов в 2009 г. повысились (значительно – к сорту 'Herb'), а в период депрессии, наоборот, несколько снизились. В целом же сезонные различия между субпопуляциями были менее выражены по сравнению с изменением структуры популяции по вирулентности к устойчивым образцам сорго.

References/Литература

- Archer T. L., Onken A. B., Matheson R. L., Bynum E. D. Jr. Nitrogen fertilizer influence on greenbug (Homoptera: Aphididae) dynamics and damage to sorghum // *J. Econ. Entomol.*, 1982, vol. 75, no. 4, pp. 695–698. <https://doi.org/10.1093/jee/75.4.695>.
- Dahms R. G. Comparative tolerance of small grains to greenbugs from Oklahoma and Mississippi // *J. Econ. Entomol.*, 1948, vol. 41, no. 5, pp. 825–826. <https://doi.org/10.1093/jee/41.5.825>.
- Djakov Ju. T. Population biology of phytopathogenic fungi // Moscow: Muravei, 1998, 382 p. [in Russian] (Дьяков Ю. Т. Популяционная биология фитопатогенных грибов. М.: Муравей, 1998. 382 с.).
- Harvey T. L., Wilde G. E., Kofoid K. D. Designation of a new greenbug biotype K, injurious to resistant sorghum // *Crop Sci.*, 1997, vol. 37, no. 3, pp. 989–991. DOI:10.2135/cropsci1997.0011183X003700030047x.
- Levitin M. M. Genetic grounds of plant pathogenic fungi variability // Leningrad: Agropromizdat, 1986, 208 p. [in Russian] (Левитин М. М. Генетические основы изменчивости фитопатогенных грибов. Л.: Агропромиздат, 1986. 208 с.).
- Porter D. R., Burd J. D., Mornhinweg D. W. Differentiating greenbug resistance genes in barley // *Euphytica*, 2007, vol. 153, no. 1–2, pp. 11–14. DOI: 10.1007/s10681-006-9193-5.
- Radchenko E. E. Genetics of aphid resistance of grain cultures and breeding problems // *Russ. J. Genetics*, 1994, vol. 30, no. 10, pp. 1191–1196.
- Radchenko E. E. Cereal aphids // In: The study of the genetic resources of cereal crops for resistance to harmful organisms. Moscow: Rosselchoz-akademia, 2008, pp. 214–257 [in Russian] (Радченко Е. Е. Злаковые тли // В кн.: Изучение генетических ресурсов зерновых культур по устойчивости к вредным организмам. Методическое пособие. М.: Россельхозакадемия, 2008. С. 214–257).
- Radchenko E. E., Kuznetsova T. L. Polymorphism of the Krasnodar greenbug population for virulence to host plants. *Proceedings on applied botany, genetics and breeding*, 2009, vol. 166, pp. 214–220 [in Russian] (Радченко Е. Е., Кузнецова Т. Л. Полиморфизм краснодарской популяции обыкновенной злаковой тли по вирулентности к растениям-хозяевам // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. 2009. Т. 166. С. 214–220).
- Radchenko E. E., Kuznetsova T. L., Zubov A. A. Long-term seasonal polymorphism of the Krasnodar greenbug population for virulence to sorghum varieties carrying different resistance genes // *Russ. J. Ecology*, 2012, vol. 43, no. 3, pp. 204–209. DOI: 10.1134/S1067413612030137.
- Radchenko E. E., Kuznetsova T. L., Zveinek I. A., Kovaleva O. N. Greenbug resistance in barley accessions from East and South Asia // *Russ. Agric. Sci.*, 2014, vol. 40, no. 2, pp. 117–120. DOI:10.3103/S1068367414020177.
- Radchenko E. E., Yakshin G. V. Sorghum accessions resistant to greenbug // *Sel. Semenovod.*, 1990, no. 1, pp. 26–27. [in Russian] (Радченко Е. Е., Якушин Г. В. Устойчивые к обыкновенной злаковой тле образцы сорго // Селекция и семеноводство. 1990. № 1. С. 26–27).
- Radchenko E. E., Zubov A. A. Genetic diversity of sorghum in greenbug resistance // *Russ. Agric. Sci.*, 2007, vol. 33, no. 4, pp. 223–225. DOI:10.3103/S1068367407040039.
- Radchenko E. E., Zubov A. A., Berim M. N. Effect of virulence genes complementary to the effective resistance genes in sorghum on fitness of the greenbug, *Schizaphis graminum* Rondani (Homoptera, Aphididae) // *Entomological Review*, 2007, vol. 87, no. 9, pp. 1174–1179. DOI: 10.1134/S0013873807090072.
- Weng Y., Perumal A., Burd J. D., Rudd J. C. Biotypic diversity in greenbug (Homoptera: Aphididae): microsatellite-based regional divergence and host-adapted differentiation // *J. Econ. Entomol.*, 2010, vol. 103, no. 4, pp. 1454–1463. DOI: 10.1603/EC09291.
- Zhivotovsky L. A. Indices of population variation in polymorphic characters // In: *Fenetika populyatsii (Phenetics of Populations)*. Moscow: Nauka, 1982, pp. 38–44. [in Russian] (Животовский Л. А. Показатели популяционной изменчивости по полиморфным признакам // В кн.: Фенетика популяций. М.: Наука, 1982. С. 38–44).