

ИММУНИТЕТ КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ И ИХ ДИКИХ РОДИЧЕЙ

Научная статья

УДК 633.16:632.4.01/08

DOI: 10.30901/2227-8834-2023-3-178-186



Генетическое разнообразие образцов ячменя из стран Восточной Азии по устойчивости к мучнистой росе

Р. А. Абдуллаев¹, К. А. Лукина¹, Б. А. Баташева², О. Н. Ковалева¹, Е. Е. Радченко¹¹ Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, Санкт-Петербург, Россия² Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, Дагестанская опытная станция – филиал ВИР, Дербент, Россия,Автор, ответственный за переписку: Ренат Абдуллаевич Абдуллаев, abdullaev.1988@list.ru

Актуальность. Ячмень – одна из древних культур, которую в настоящее время возделывают более чем в 100 странах мира. Высокая адаптивность позволяет выращивать его в неблагоприятных для многих других сельскохозяйственных растений условиях среды. В то же время отрицательное влияние на урожайность и качество зерна могут оказывать грибные болезни. Негативное воздействие на растения ячменя оказывает большое число патогенов. Одним из наиболее вредоносных является грибок *Blumeria graminis* (DC.) Golovin ex Speer f. sp. *hordei* Marchal. Патоген может преодолевать устойчивость сортов, что приводит к значительным потерям урожая. Необходим постоянный поиск новых эффективных источников устойчивости к мучнистой росе для селекции ячменя.

Материал и методы. На взрослой стадии развития растений исследовали 950 коллекционных образцов ячменя из Восточноазиатского центра формообразования культуры. Скрининг и скрещивания экспериментального материала проводили на полях научно-производственной базы «Пушкинские и Павловские лаборатории ВИР» (Санкт-Петербург, Пушкин). Изучение генетического контроля устойчивости ячменя к *B. graminis* выполняли при искусственном заражении растений северо-западной популяцией гриба в климатической камере. При скрининге использовали балловые шкалы.

Результаты и выводы. Слабое развитие *B. graminis* в период колошения наблюдалось на растениях 38 образцов ячменя из Восточноазиатского генцентра. Высокой устойчивостью на всех стадиях развития характеризуются 20 генотипов, которые могут быть использованы в селекционных программах. Гены устойчивости 18 выделенных форм различаются по эффективности на ювенильной стадии развития и в период колошения. Образцы к-3433, к-10931, к-10934, к-11608, к-17545, к-20272, к-20279, к-20354 и к-27867 имеют по одному доминантному гену устойчивости. Образцы к-11608, к-12278 и к-17545 защищены тождественным геном, а устойчивость образца к-3433 обусловлена геном, отличающимся от генов, имеющихся у образцов к-10931 и к-20279.

Ключевые слова: *Hordeum vulgare*, Восточноазиатский генцентр, *Blumeria graminis*, резистентность, степень поражения, гибридологический анализ

Благодарности: исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда (Проект № 21-76-00018, <https://rscf.ru/project/21-76-00018/>).

Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы.

Для цитирования: Абдуллаев Р.А., Лукина К.А., Баташева Б.А., Ковалева О.Н., Радченко Е.Е. Генетическое разнообразие образцов ячменя из стран Восточной Азии по устойчивости к мучнистой росе. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2023;184(3):178-186. DOI: 10.30901/2227-8834-2023-3-178-186

IMMUNITY OF CULTIVATED PLANTS AND THEIR WILD RELATIVES

Original article

DOI: 10.30901/2227-8834-2023-3-178-186

Genetic diversity of barley accessions from East Asian countries in terms of resistance to powdery mildewRenat A. Abdullaev¹, Ksenia A. Lukina¹, Belakhan A. Batasheva², Olga N. Kovaleva¹, Evgeny E. Radchenko¹¹N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, St. Petersburg, Russia²N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, Dagestan Experiment Station of VIR, Derbent, Russia**Corresponding author:** Renat A. Abdullaev, abdullaev.1988@list.ru

Background. Barley is an ancient crop currently cultivated in more than 100 countries. High adaptability makes it possible to cultivate it in environments unfavorable for many other crops. At the same time, fungal diseases can have a negative impact on its grain yield and quality. One of the most harmful is the fungus *Blumeria graminis* (DC.) Golovin ex Speer f. sp. *hordei* Marchal. The pathogen can overcome a cultivar's resistance, resulting in significant harvest losses. There is a need for a constant search for new effective sources of resistance to powdery mildew for barley breeding.

Materials and methods. A set of 950 barley accessions from the East Asian center of the crop's morphogenesis were studied at the adult stage of plant development. They were screened and crossed in the fields of Pushkin and Pavlovsk Laboratories of VIR (St. Petersburg, Russia). Genetic control of barley resistance to *B. graminis* was analyzed in a climate chamber under artificial infection pressure with the northwestern population of the fungus. Scoring scales were used for screening.

Results and conclusions. Weak development of *B. graminis* during the heading phase was observed on plants of 38 barley accessions from the East Asian center. High resistance at all stages of development was manifested by 20 genotypes that can be used in breeding programs. Resistance genes in 18 selected forms differed in their effectiveness at the seedling stage of development and during the heading phase. Accessions k-3433, k-10931, k-10934, k-11608, k-17545, k-20272, k-20279, k-20354 and k-27867 had one dominant resistance gene each. Accessions k-11608, k-12278, and k-17545 are protected by the identical gene, while the resistance of k-3433 is induced by a gene that differs from the genes present in accessions k-10931 and k-20279.

Keywords: *Hordeum vulgare*, East Asian center of crop diversity, *Blumeria graminis*, resistance, damage score, hybridological analysis

Acknowledgements: the study was financially supported by the Russian Science Foundation (Project No. 21-76-00018, <https://rscf.ru/project/21-76-00018/>).

The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work.

For citation: Abdullaev R.A., Lukina K.A., Batasheva B.A., Kovaleva O.N., Radchenko E.E. Genetic diversity of barley accessions from East Asian countries in terms of resistance to powdery mildew. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2023;184(3):178-186. DOI: 10.30901/2227-8834-2023-3-178-186

Введение

Ячмень – одна из древних зерновых культур, которую в настоящее время возделывают более чем в 100 странах мира (Giraldo et al., 2019). Высокая адаптивность позволяет выращивать его в неблагоприятных (холод, засуха, малоплодородные почвы) для многих других сельскохозяйственных растений условиях окружающей среды (Gürel et al., 2016). В то же время существенное влияние на урожайность и качество зерна могут оказывать грибные болезни. Известно большое число патогенов, оказывающих негативное воздействие на растения ячменя (Malik et al., 2021). Одним из наиболее вредоносных является возбудитель мучнистой росы – гриб *Blumeria graminis* (DC.) Golovin ex Speer f. sp. *hordei* Marchal (Zawieja et al., 2017). Патоген может приводить к значительному снижению урожая культуры, которое может составлять 30–50% (Gong et al., 2013; Tratwal, Vocianowski, 2014). Недавние исследования показали, что болезнь оказывает существенное влияние на полегание, а это в свою очередь усложняет процесс уборки и приводит к дополнительным потерям (Dahiya et al., 2018; Marzani et al., 2022). Наиболее выгодным и экологически безопасным способом борьбы с болезнью для увеличения сбора зерна ячменя считается селекция на иммунитет (Radchenko et al., 2020).

Устойчивость растений к мучнистой росе может снижаться за счет изменения структуры популяции гриба путем мутаций и рекомбинаций. Использование в селекционных программах небольшого количества генов может привести к отбору вирулентных клонов патогена и потере устойчивости прежде эффективных доноров резистентности (Czembor H., Czembor J., 2001). В полевых условиях на северо-западе России было изучено 243 генотипа ячменя из стран Восточной Азии, среди которых умеренной устойчивостью к возбудителю мучнистой росы характеризовались 6 образцов (Radchenko et al., 2004), многие из которых спустя 20 лет оказались восприимчивы к патогену на стадии проростков (Abdullaev et al., 2022). Таким образом, возникает постоянная необходимость поиска новых эффективных источников устойчивости ячменя к *B. graminis* для вовлечения их в селекцию.

Большим разнообразием по многим ценным признакам характеризуются образцы из центров происхождения и доместикации сельскохозяйственных культур. Ранее, в лабораторных условиях, провели скрининг 950 образцов ячменя из Восточноазиатского центра формообразования и выявили 37 генотипов, поражение которых на ювенильной стадии развития растений не превышало двух баллов (Abdullaev et al., 2022).

Цель данной работы – изучить разнообразие ячменей из Восточной Азии по устойчивости к *B. graminis* во взрослой фазе развития растений и исследовать генетический контроль данного признака.

Материал и методы

Материалом для изучения служили 950 коллекционных образцов ячменя, которые поступили в коллекцию ВИР (Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, Санкт-Петербург) из стран Восточноазиатского центра происхождения и доместикации культурных растений. Выращивание, скрининг по устойчивости к болезни взрослых растений и гибридизацию изучаемо-

го материала проводили на экспериментальном поле научно-производственной базы «Пушкинские и Павловские лаборатории ВИР» (ППЛ ВИР, Санкт-Петербург, Пушкин, 2021–2022 гг.).

Образцы высевали на метровых делянках с междурядьем 15 см в первой декаде июня. Поздние сроки посева способствовали сильному распространению мучнистой росы. В качестве восприимчивого контроля использовали районированный на северо-западе России сорт 'Белогорский' (к-22089, Ленинградская обл.), который высевали через каждые тридцать изучаемых образцов. Оценку устойчивости экспериментального материала проводили в фазы колошения и молочной спелости колоса по рекомендованной ВИР шкале. Баллы 1, 3 характеризовали генотипы как восприимчивые; 5 – умеренно устойчивые/восприимчивые; 7 и 9 соответствовали реакции устойчивости (Loskutov et al., 2012).

Условия проведения опытов в течение двух лет изучения (2021–2022 гг.) сильно различались, причем условия 2021 г. отличались от среднесезонных данных наиболее существенно. Так, в мае выпало 139,0 мм осадков, что почти в три раза превышает многолетние данные. Начиная с третьей декады июля до конца августа (период созревания ячменя) выпало 183,8 мм, что также значительно превышает норму. Напротив, в период с 29 мая до 20 июля (53 дня, период всходов и кущения) выпало всего лишь 23,6 мм осадков, а температура воздуха в этот период практически ежедневно превышала норму. Июнь 2021 г. стал самым жарким за всю историю метеонаблюдений, пять дней подряд, с 19 по 23 июня, было установлено пять суточных рекордов по температуре (табл. 1). Погодные условия в 2022 г. отличались от среднесезонных данных незначительно.

Скрещивания выделившихся по устойчивости опытных образцов проводили по общепринятой методике (Merezhko et al., 1973). Изучение наследования устойчивости ячменя к мучнистой росе осуществляли в климатической камере. Для определения числа и характера взаимодействия генов, контролирующих устойчивость, анализировали гибриды, полученные между выделившимися образцами и неустойчивым сортом 'Белогорский' (к-22089). В пластиковые кюветы, заполненные смоченной водой ватой, высевали родительские формы и гибриды F_1 (по одному рядку), а также по 7 рядков F_2 . Инокуляцию растений возбудителем мучнистой росы проводили через неделю (фаза второго листа). Степень поражения экспериментального материала оценивали дважды – в момент сильного поражения и гибели неустойчивой родительской формы или, при изучении аллельных отношений, восприимчивого контроля (сорт 'Белогорский'). Для инокуляции использовали сборную северо-западную популяцию гриба, собранную на полях ППЛ ВИР в 2018–2022 гг. Для учета степени поражения растений грибом применяли общепринятую шкалу (Mains, Dietz, 1930). Баллы 0, 1 и 2 характеризовали генотипы как устойчивые (R), 3 и 4 – как восприимчивые (S). Соответствие полученных и теоретически предполагаемых данных определяли с использованием критерия χ^2 для 95-процентного уровня вероятности (Dospekhov, 1985).

Результаты и обсуждение

В 2021–2022 гг. на экспериментальном поле ППЛ ВИР изучили устойчивость 950 образцов ячменя из стран Восточной Азии к возбудителю мучнистой росы. В 2021 г.

Таблица 1. Погодные условия (Санкт-Петербург, Пушкин; 2021–2022 гг.)*
Table 1. Weather conditions (Pushkin, St. Petersburg; 2021–2022)*

| Годы изучения | Параметры | Метеорологические условия | | | |
|---------------------|-------------------|---------------------------|------|------|--------|
| | | Май | Июнь | Июль | Август |
| 2021 | Температура, °С | 12,1 | 21,4 | 23,1 | 16,9 |
| | Сумма осадков, мм | 139,0 | 22,0 | 50,0 | 135 |
| 2022 | Температура, °С | 10,0 | 17,6 | 19,9 | 20,6 |
| | Сумма осадков, мм | 26,0 | 47,0 | 84,0 | 113,0 |
| Средние многолетние | Температура, °С | 11,5 | 16,1 | 19,1 | 17,4 |
| | Сумма осадков, мм | 47,0 | 69,0 | 76,0 | 87,0 |

Примечание: * «Погода и климат. Справочно-информационный портал»

Note: * Weather and Climate. Reference and Information Portal

наблюдала умеренное развитие *B. graminis*, а в 2022 г. – эпифитотийный уровень распространения гриба. Степень поражения восприимчивого сорта 'Белогорский' по всему посеву составляла 3 балла в 2021 г. и 1 балл – в 2022 г. В результате скрининга образцов в 2021 г. выявили 182 высокоустойчивых (7–9 баллов) образца, тогда как в 2022 г. высокоустойчивыми оказались только 42 генотипа. Большое количество резистентных ячменей в 2021 г., вероятно, связано с жарким летом и следовательно более слабым по сравнению с последующим годом развитием мучнистой росы. Наиболее восприимчивыми (1–3 балла) в 2022 г. оказались 707 образцов, сред-

ней степенью (5 баллов) устойчивости к патогену характеризовался 201 образец. Не поражались или поражались слабо во взрослой фазе развития в течение двух лет наблюдений растения 38 образцов ячменя (30 из Японии, 7 из Китая, 1 из Непала). У 21 образца устойчивость к патогену сохранялась в течение всего периода онтогенеза, а у 15 образцов выявлена резистентность в полевых условиях и восприимчивость в лаборатории (табл. 2). Гетерогенные в фазу второго листа при изучении в климатической камере образцы к-3513 и к-27515 слабо (7 баллов) поражались мучнистой росой в поле при естественной эпифитотии.

Таблица 2. Наиболее устойчивые к *Blumeria graminis* на взрослой стадии развития образцы ячменя из стран восточной Азии (Санкт-Петербург, Пушкин; 2021–2022 гг.)

Table 2. Barley accessions most resistant to *Blumeria graminis* at the adult stage of development from the countries of East Asia (Pushkin, St. Petersburg; 2021–2022)

| Номер по каталогу ВИР / VIR catalogue No. | Образец / Accession | Происхождение / Origin | Разновидность / Variety | Поражение, балл / Damage, score | |
|---|---------------------|------------------------|---|---------------------------------|----------------------------------|
| | | | | Проростки / Seedlings | Взрослые растения / Adult plants |
| 3433 | Местный | Китай | <i>pallidum</i> | 1 | 7 |
| 3513 | Местный | Китай | <i>parallelum, pyramidatum</i> | 0, 3* | 7 |
| 10931 | Wase golden | Япония | <i>nutans</i> | 1 | 7 |
| 10934 | Hokudai N1 | Япония | <i>erectum, nutans</i> | 1 | 7 |
| 11173 | Местный | Япония | <i>pyramidatum</i> | 3 | 7 |
| 11608 | Местный | Япония | <i>nutans, nigricans</i> | 0 | 7 |
| 12278 | Shansi | Китай | <i>erectum</i> | 0 | 9 |
| 12294 | Местный | Китай | <i>pallidum</i> | 3 | 7 |
| 17545 | Jap.456 | Япония | <i>erectum</i> | 0 | 9 |
| 18437 | Местный | Китай | <i>coeleste, himalayense, nudijaponicum</i> | 3 | 7 |
| 20238 | Kirinehoku N1 | Япония | <i>erectum</i> | 1 | 7 |

Таблица 2. Окончание
Table 2. The end

| Номер по каталогу ВИР / VIR catalogue No. | Образец / Accession | Происхождение / Origin | Разновидность / Variety | Поражение, балл / Damage, score | |
|---|---------------------|------------------------|---------------------------------------|---------------------------------|----------------------------------|
| | | | | Проростки / Seedlings | Взрослые растения / Adult plants |
| 20272 | Коа | Япония | <i>erectum</i> | 0 | 9 |
| 20279 | Kinai N 5 | Япония | <i>erectum</i> | 1 | 9 |
| 20289 | Kairyohadaka | Япония | <i>subnudipyramidatum</i> | 4 | 7 |
| 20300 | Hayajirohadaka | Япония | <i>subnudipyramidatum</i> | 4 | 7 |
| 20354 | Wasetaukdu gool | Япония | <i>erectum</i> | 0 | 7 |
| 20469 | Tokushimamochimugi | Япония | <i>chungense</i> | 4 | 7 |
| 21310 | Kagoshimawasahadaka | Япония | <i>subnudipyramidatum</i> | 4 | 7 |
| 21325 | Shikokuhadaka N 7 | Япония | <i>subnudipyramidatum, brevisetum</i> | 0 | 7 |
| 21336 | Oita nezire N 10 | Япония | <i>subnudipyramidatum</i> | 4 | 7 |
| 21398 | Okayamahadaka N 1 | Япония | <i>subnudipyramidatum</i> | 3 | 7 |
| 21443 | Nihonichi | Япония | <i>subnudipyramidatum</i> | 4 | 7 |
| 21458 | Kochinko N 1 | Япония | <i>subnudipyramidatum</i> | 4 | 7 |
| 21473 | Chayahadaka N 77 | Япония | <i>subnudipyramidatum</i> | 4 | 7 |
| 23346 | Kairyobozumugi | Япония | <i>brevisetum</i> | 1 | 7 |
| 23348 | Japanische Nackt | Япония | <i>brevisetum</i> | 3 | 7 |
| 23866 | Gamma 4 | Япония | <i>erectum</i> | 0 | 7 |
| 23867 | Gamma 8 | Япония | <i>erectum</i> | 1 | 7 |
| 23932 | NB1301 | Непал | <i>parallelum</i> | 0 | 7 |
| 24934 | Местный | Китай | <i>medicum</i> | 0 | 7 |
| 26742 | Beerhadaka | Япония | <i>nudum</i> | 0 | 7 |
| 27074 | Shiratama hadaka | Япония | <i>subnudipyramidatum</i> | 4 | 7 |
| 27515 | Ayamehadaka | Япония | <i>subnudipyramidatum</i> | 1, 3* | 7 |
| 27867 | Nirasaki Nija 10 | Япония | <i>erectum</i> | 0 | 7 |
| 27869 | Azuma Golden | Япония | <i>erectum</i> | 0 | 7 |
| 28779 | Nirasaki Nijo 12 | Япония | <i>erectum</i> | 0 | 7 |
| 29531 | Nirasaki wase | Япония | <i>erectum</i> | 0 | 7 |
| 29730 | Xima La 6 | Китай | <i>coeleste</i> | 4 | 7 |
| 'Белогорский' (контроль, к-22089, Ленинградская обл., Россия) | | | | 4 | 1 |

Примечание: * - гетерогенный образец
Note: * - heterogeneous accession

У десяти образцов ярового ячменя (к-3433, к-10931, к-10934, к-11608, к-12278, к-17545, к-20272, к-20279, к-20354, к-27867), выделившихся по устойчивости к заболеванию на всех стадиях роста, был изучен характер наследования признака устойчивости к *B. graminis* при помощи гибридологического анализа. Растения F₁, полученные от скрещивания упомянутых выше генотипов с восприимчивым контролем, были резистентны к патогену, что указывает на доминантный характер наследования признака. Расщепление гибридов F₂ соответствовало моногенному доминантному контролю признака у 9 изученных форм (к-3433, к-10931, к-10934, к-11608, к-17545, к-20272, к-20279, к-20354, к-27867). Проведенные реципрокные скрещивания сорта 'Белогорский' с образцами к-3433, к-10931, к-17545, к-20279 не выявили влияния женского или мужского гаметофитов на характер наследования (табл. 3).

ный против популяции *B. graminis*. В нашем распоряжении не было F₂ от скрещивания к-12278 с восприимчивым тестером. Этот образец может нести несколько генов устойчивости, однако один из них тождествен доминантному гену, имеющемуся у к-11608 и к-17545. Этот доминантный аллель отличается от аллеля, которым защищен образец к-20279 (расщепление по двум доминантным генам в F₂ к-17545 × к-20279 и к-20279 × к-11608).

Таким образом, можно утверждать, что образцы к-11608, к-12278 и к-17545 имеют один идентичный ген устойчивости, эффективный против популяции *B. graminis*, а устойчивость образца к-3433 обусловлена доминантным геном, отличающимся от генов, имеющих у образцов к-10931 и к-20279.

Оценка устойчивости коллекции ячменя из Восточно-азиатского центра происхождения и доместикации куль-

Таблица 3. Расщепление по устойчивости к *Blumeria graminis* гибридов F₂ от скрещивания выделившихся образцов ярового ячменя с восприимчивым тестером

Table 3. Segregation for *Blumeria graminis* resistance in F₂ hybrids from crossing the selected spring barley accessions with a susceptible tester

| Комбинация скрещивания / Cross combination | Изучено растений / Total number of plants | Соотношение фенотипов R : S / Ratio of phenotypes R : S | | χ ² |
|---|---|--|-------------------------|----------------|
| | | наблюдаемое / observed | ожидаемое / expected | |
| Белогорский × к-3433 | 280 | 200 : 80 | 3 : 1 | 1,91* |
| Белогорский × к-10931 | 198 | 147 : 51 | 3 : 1 | 0,06 |
| Белогорский × к-17545 | 389 | 283 : 106 | 3 : 1 | 1,05 |
| Белогорский × к-20279 | 499 | 390 : 109 | 3 : 1 | 2,65 |
| Белогорский × к-27867 | 316 | 238 : 78 | 3 : 1 | 0,02 |
| к-3433 × Белогорский | 203 | 141 : 62 | 3 : 1 | 3,32 |
| к-10931 × Белогорский | 165 | 127 : 38 | 3 : 1 | 0,34 |
| к-10934 × Белогорский | 273 | 199 : 74 | 3 : 1 | 0,64 |
| к-11608 × Белогорский | 437 | 338 : 99 | 3 : 1 | 1,28 |
| к-17545 × Белогорский | 212 | 160 : 52 | 3 : 1 | 0,03 |
| к-20272 × Белогорский | 214 | 160 : 54 | 3 : 1 | 0,006 |
| к-20279 × Белогорский | 337 | 248 : 89 | 3 : 1 | 1,16 |
| к-20354 × Белогорский | 92 | 73 : 19 | 3 : 1 | 0,92 |

Примечание: * Здесь и далее: χ²_{0,05} = 3,84

Note: * Here and afterwards: χ²_{0,05} = 3.84

Для изучения аллельных отношений генов устойчивости 6 выделившихся образцов (к-3433, к-10931, к-11608, к-12278, к-17545, к-20279) скрещивали между собой. Расщепление по фенотипу в четырех популяциях гибридов F₂ (к-17545 × к-20279, к-20279 × к-3433, к-20279 × к-11608, к-10931 × к-3433) соответствовало 15R : 1S, что указывает на различие генов, контролирующих устойчивость у родительских компонентов гибридов ячменя (табл. 4). В комбинациях к-17545 × к-11608 и к-11608 × к-12278 расщепление не было выявлено (176R : 0S и 165R : 0S соответственно), следовательно образцы к-11608, к-12278 и к-17545 имеют общий ген, эффектив-

турных растений позволила выделить достаточно большое количество резистентных к мучнистой росе образцов не только на ювенильной стадии развития, но также и у взрослых растений в поле. Среди 37 генотипов, показавших устойчивость к *B. graminis* в фазе всходов (Abdullaev et al., 2022), 16 сильно поражались в фазе колошения и, напротив, у 18 изученных образцов с сильным проявлением заболевания при искусственном заражении проростков наблюдали лишь единичные пустулы патогена на листьях взрослых растений (см. табл. 2). Очевидно, отсутствие или сильное развитие мицелия на разных этапах онтогенеза ячменя обуславливается раз-

Таблица 4. Расщепление по устойчивости к *Blumeria graminis* гибридов F₂ от скрещивания устойчивых образцов ярового ячменя между собой**Table 4.** Segregation of resistance to *Blumeria graminis* in F₂ hybrids from crossing resistant spring barley accessions with each other

| Комбинация скрещивания/ Cross combination | Изучено растений/ Total number of plants | Соотношение фенотипов R : S / Ratio of phenotypes R : S | | χ ² |
|--|---|--|-------------------------|----------------|
| | | наблюдаемое / observed | ожидаемое / expected | |
| к-17545 × к-20279 | 450 | 430 : 20 | 15 : 1 | 2,51 |
| к-17545 × к-11608 | 176 | 176 : 0 | - | - |
| к-20279 × к-3433 | 117 | 110 : 7 | 15 : 1 | 0,014 |
| к-20279 × к-11608 | 389 | 367 : 22 | 15 : 1 | 0,23 |
| к-11608 × к-12278 | 165 | 165 : 0 | - | - |
| к-10931 × к-3433 | 197 | 185 : 12 | 15:1 | 0,001 |

личными генетическими системами, контролирующими признак устойчивости растений к *B. graminis*.

Среди пяти генотипов, выделившихся на экспериментальном поле ППЛ ВИР в условиях естественной эпифитотии в 2001–2002 гг. (Radchenko et al., 2004), три (к-12302, к-15582 и к-15869) оказались восприимчивы (3 балла) к *B. graminis* в 2021–2022 гг., образец к-12224 характеризовался умеренной устойчивостью (5 баллов) и лишь к-3513 слабо (7 баллов) поражен грибом в поле. Потеря резистентности образцов к-12302, к-15582 и к-15869 указывает на изменение состава популяции патогена.

Большую ценность для селекции представляют генотипы, сочетающие сразу несколько признаков, имеющих важное хозяйственное значение. Так, выделенные нами образцы ячменя из Японии к-17545 (Jar.456) и к-20279 (Kinai 5), у которых идентифицирован один эффективный доминантный ген устойчивости к *B. graminis*, являются носителями аллеля *eam8.k*, контролирующего нечувствительность к продолжительности фотопериода ячменя (Zveinek et al., 2022; Zakhrabekova et al., 2012).

Заключение

В результате изучения 950 коллекционных форм ячменя из Восточноазиатского генцентра при естественной эпифитотии мучнистой росы выявлено значительное разнообразие образцов по резистентности к патогену. Слабое развитие мучнистой росы в период колосения наблюдали на растениях 38 образцов. Высокой устойчивостью на проростковой и взрослой стадиях развития характеризуется 21 генотип. Эти образцы могут быть рекомендованы для использования в селекционных программах. Гены устойчивости значительного числа исследованных образцов различаются по стабильности проявления признака на разных этапах развития растений. Установлено, что образцы к-3433, к-10931, к-10934, к-11608, к-17545, к-20272, к-20279, к-20354, к-27867 имеют по одному доминантному гену устойчивости. Генотипы к-11608, к-12278 и к-17545 защищены тождественным геном, а устойчивость образца к-3433 обусловлена доминантным геном, отличающимся от имеющихся у образцов к-10931 и к-20279.

References / Литература

- Abdullaev R.A., Anisimova I.N., Kovaleva O.N., Radchenko E.E. Juvenile resistance of barleys from the East Asian center of crop origin and domestication to powdery mildew. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2022;183(3):188-193. [in Russian] (Абдуллаев Р.А., Анисимова И.Н., Ковалева О.Н., Радченко Е.Е. Ювенильная устойчивость ячменей из Восточноазиатского центра происхождения и доместикации культурных растений к мучнистой росе. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2022;183(3);188-193). DOI: 10.30901/2227-8834-2022-3-188-193
- Czembor H.J., Czembor J.H. Resistance to powdery mildew in barley cultivars and breeding lines included in 1998–2000 Polish registration trials. *Plant Breeding and Seed Science*. 2001;45(1):21-41.
- Dahiya S., Kumar S., Chaudhary C., Chaudhary C. Lodging: Significance and preventive measures for increasing crop production. *International Journal of Chemical Studies*. 2018;6(1);700-705.
- Dospikhov V.A. Methodology of field trial (Metodika polevogo opyta). Moscow: Agropromizdat; 1985. [in Russian] (Доспехов В.А. Методика полевого опыта. Москва: Агропромиздат; 1985).
- Giraldo P., Benavente E., Manzano-Agugliaro F., Gimenez E.J.A. Worldwide research trends on wheat and barley: A bibliometric comparative analysis. *Agronomy*. 2019;9(7):352. DOI: 10.3390/agronomy9070352
- Gong X., Li C., Zhang G., Yan G., Lance R., Sun D. Novel genes from wild barley *Hordeum spontaneum* for barley improvement. In: G. Zhang, C. Li, X. Lui (eds). *Advance in Barley Sciences: Proceedings of 11th International Barley Genetics Symposium*. Dordrecht: Springer; 2013. p.69-86. DOI: 10.1007/978-94-007-4682-4_6
- Gürel F.; Öztürk Z.N.; Uçarlı C., Rosellini D. Barley genes as tools to confer abiotic stress tolerance in crops. *Frontiers in Plant Science*. 2016;7:1137. DOI: 10.3389/fpls.2016.01137
- Loskutov I.G., Kovaleva O.N., Blinova E.V. Guidelines for the study and preservation of the world collection of barley and oats (Metodicheskiye ukazaniya po izucheniyu i sokhraneniyyu mirovoy kolleksii yachmenya i ovsa). St. Petersburg: VIR; 2012. [in Russian] (Лоскутов И.Г., Ковалева О.Н., Блинова Е.В. Методические указания по

- изучению и сохранению мировой коллекции ячменя и овса. Санкт-Петербург: ВИР; 2012).
- Mains E.B., Dietz S.M. Physiologic forms of barley mildew *Erysiphe graminis hordei*. *Phytopathology*. 1930;20(3):229-239.
- Malik R., Kumar P., Verma R.P.S., Sheoran S., Kumar D., Kumar L. et al. Molecular strategies for managing disease resistance in barley. In: C. Kole (ed.) *Genomic Designing for Biotic Stress Resistant Cereal Crops*. Cham: Springer; 2021. p.177-212. DOI: 10.1007/978-3-030-75879-0_4
- Marzani Q.A., Amin M.M., Fateh S.A. Evaluation the effects of powdery mildew caused by *Blumeria graminis* f. sp. *hordei* and cultivar on the barley lodging. *European Journal of Plant Pathology*. 2022;165(3):233-240. DOI: 10.1007/s10658-022-02601-y
- Merezhko A.F., Ezrokhin L.M., Yudin A.E. Guidelines for an effective pollination technique for cereal crops (Metodicheskiye ukazaniya po effektivnomu metodu opyleniya zernovykh kultur). Leningrad: VIR; 1973. [in Russian] (Мережко А.Ф., Эзрохин Л.М., Юдин А.Е. Методические указания по эффективному методу опыления зерновых культур. Ленинград: ВИР; 1973).
- Radchenko E.E., Abdullaev R.A., Anisimova I.N. Genetic diversity of cereal crops for powdery mildew resistance. *Ecological Genetics*. 2020;18(1):59-78. DOI: 10.17816/ecogen14530
- Radchenko E.E., Zveinek I.A., Tyryshkin L.G., Konovalova G.S., Semenova A.G., Khokhlova A.P. Catalogue of the VIR global collection. Issue 751. Barley. Pest and disease resistance of accessions from South-East Asia (Katalog mirovoy kollektsii VIR. Vypusk 751. Yachmen. Ustoychivost obraztsov iz Yugo-Vostochnoy Azii k vreditelyam i boleznyam). St. Petersburg: VIR; 2004. [in Russian] (Радченко Е.Е., Звейнек И.А., Тырышкин Л.Г., Коновалова Г.С., Семенова А.Г., Хохлова А.П. Каталог мировой коллекции ВИР. Выпуск 751. Ячмень. Устойчивость образцов из Юго-Восточной Азии к вредителям и болезням. Санкт-Петербург: ВИР; 2004).
- Tratwal A., Bocianowski J. *Blumeria graminis* f. sp. *hordei* virulence frequency and the powdery mildew incidence on spring barley in the Wielkopolska province. *Journal of Plant Protection Research*. 2014;54(1):28-35. DOI: 10.2478/jppr-2014-0005
- Zakhrabekova S., Gough S.P., Braumann I., Müller A.H., Lundqvist J., Ahmann K. et al. Induced mutations in circadian clock regulator *Mat-a* facilitated short-season adaptation and range extension in cultivated barley. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2012;109(11):4326-4331. DOI: 10.1073/pnas.1113009109
- Zawieja B., Bakinowska E., Bichoński A., Pilarczyk W. Impact of cereal diseases on the qualitative traits of spring barley breeding lines. *Biometrical Letters*. 2017;54(1):77-90. DOI: 10.1515/bile-2017-0005
- Zveinek I.A., Abdullaev R.A., Matvienko I.I., Radchenko E.E., Alpatieva N.V. Identification of the *eam8* allele associated with photoperiod insensitivity in barley accessions from Japan. *Ecological Genetics*. 2022;20(2):101-109. [in Russian] (Звейнек И.А., Абдуллаев Р.А., Матвиенко И.И., Радченко Е.Е., Алпатьева Н.В. Идентификация аллеля *eam8*, ассоциированного со слабой чувствительностью к фотопериоду, у образцов ячменя из Японии. *Экологическая генетика*. 2022;20(2):101-109). DOI: 10.17816/ecogen106033

Информация об авторах

Ренат Абдуллаевич Абдуллаев, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44, abdullaev.1988@list.ru, <https://orcid.org/0000-0003-1021-7951>

Ксения Андреевна Лукина, аспирант, младший научный сотрудник, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44, k.lukina@vir.nw.ru, <https://orcid.org/0000-0001-5477-8684>

Белакхан Абдурашидовна Баташева, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, Дагестанская опытная станция – филиал ВИР, 368612 Россия, Республика Дагестан, Дербентский район, село Вавилово, kostek-kum@rambler.ru, <https://orcid.org/0000-0002-2266-281X>

Ковалева Ольга Николаевна, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44, o.kovaleva@vir.nw.ru, <https://orcid.org/0000-0002-3990-6526>

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

Information about the authors

Renat A. Abdullaev, Cand. Sci. (Biology), Senior Researcher, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, abdullaev.1988@list.ru, <https://orcid.org/0000-0003-1021-7951>

Ksenia A. Lukina, Postgraduate Student, Associate Researcher, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, k.lukina@vir.nw.ru, <https://orcid.org/0000-0001-5477-8684>

Belakhan A. Batasheva, Dr. Sci. (Biology), Leading Researcher, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, Dagestan Experimental Station of VIR, Vavilovo Village, Derbent District 368612, Republic of Dagestan, Russia, kostek-kum@rambler.ru, <https://orcid.org/0000-0002-2266-281X>

Olga N. Kovaleva, Cand. Sci. (Biology), Leading Researcher, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, o.kovaleva@vir.nw.ru, <https://orcid.org/0000-0002-3990-6526>

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

Вклад авторов: все авторы сделали эквивалентный вклад в подготовку публикации.

Contribution of the authors: the authors contributed equally to this article.

Конфликт интересов: авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Conflict of interests: the authors declare no conflicts of interests.

Статья поступила в редакцию 14.04.2023; одобрена после рецензирования 05.05.2023; принята к публикации 04.09.2023.
The article was submitted on 14.04.2023; approved after reviewing on 05.05.2023; accepted for publication on 04.09.2023.