

DOI: <https://doi.org/10.17816/ecogen105875>

Научная статья



Генетическое разнообразие образцов ячменя из Монголии по устойчивости к обыкновенной злаковой тле

Е.Е. Радченко¹, Р.А. Абдуллаев¹, Д.Е. Акимова¹, И.Ю. Зайцева²¹ Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова, Санкт-Петербург, Россия;² Санкт-Петербургский государственный аграрный университет, Санкт-Петербург, Россия

Актуальность. Значительный ущерб посевам ячменя в южных регионах Российской Федерации причиняет обыкновенная злаковая тля *Schizaphis graminum* Rondani. Возделывание устойчивых сортов — дешевый, эффективный и экологически безопасный способ борьбы с фитофагом. Специфичность отношений *S. graminum* с ячменем определяет необходимость расширения генетического разнообразия возделываемых сортов.

Цель — исследование эффективности и генетического контроля устойчивости образцов ячменя из Монголии к обыкновенной злаковой тле.

Материалы и методы. Изучили 175 образцов местного ячменя из Монголии по устойчивости к краснодарской популяции тли. Оценили поврежденность устойчивых линий, отобранных из гетерогенных образцов к-3885, к-3904 и к-4080, а также сорта Post (носителя идентифицированного ранее гена *Rsg1*), выделенными из популяции 86 клонами тли. В лабораторных условиях анализировали расщепление по устойчивости к тле гибридов F₂ от скрещивания трех образцов из Монголии с восприимчивым тестером.

Результаты. Выделили 6 гетерогенных образцов, у которых выявлены растения с высокой устойчивостью к вредителю; у 28 образцов поврежденность листовой поверхности устойчивого компонента варьировала от 31 до 60 %. В результате оценки устойчивости четырех образцов ячменя к клонам *S. graminum* выявили 15 фенотипов вирулентности. Образцы к-3885, к-3904 и к-4080 имеют по одному доминантному аллелю устойчивости, которые различаются между собой и отличаются от *Rsg1*.

Выводы. Генетическое разнообразие образцов ячменя из Монголии по устойчивости к обыкновенной злаковой тле невысоко. Генотипы *S. graminum* дифференциально взаимодействуют не только с главными, но и со слабо проявляющимися генами устойчивости ячменя.

Ключевые слова: ячмень; *Schizaphis graminum* Rondani; устойчивость; гены.

Как цитировать:

Радченко Е.Е., Абдуллаев Р.А., Акимова Д.Е., Зайцева И.Ю. Генетическое разнообразие образцов ячменя из Монголии по устойчивости к обыкновенной злаковой тле // Экологическая генетика. 2022. Т. 20. № 3. С. 175–182. DOI: <https://doi.org/10.17816/ecogen105875>

DOI: <https://doi.org/10.17816/ecogen105875>
Research Article

Genetic diversity of barley accessions from Mongolia for greenbug resistance

Evgeny E. Radchenko¹, Renat A. Abdullaev¹, Daria E. Akimova¹, Irina Yu. Zajtseva²

¹ N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, Saint Petersburg, Russia;

² Saint Petersburg State Agrarian University, Saint Petersburg, Russia

BACKGROUND: Significant damage to barley crops in the southern regions of the Russian Federation is caused by the greenbug *Schizaphis graminum* Rondani. Cultivation of resistant varieties is a cheap, efficient and environmentally friendly way to combat the phytophage. The specificity of relations between *S. graminum* and barley is shown, that determines the need to broaden the genetic diversity of cultivated varieties.

AIM: The study of effectiveness and genetic control of the greenbug resistance in barley accessions from Mongolia.

MATERIALS AND METHODS: We studied 175 barley landraces from Mongolia for resistance to the Krasnodar aphid population. We assessed damage to resistant lines selected from heterogeneous accessions k-3885, k-3904, and k-4080, as well as the variety Post (a carrier of the previously identified *Rsg1* gene) by 86 aphid clones isolated from the population. Under laboratory conditions, the aphid resistance segregation of F₂ hybrids was analyzed from crossing three accessions from Mongolia with a susceptible tester.

RESULTS: Five heterogeneous accessions were identified, in which plants with high resistance to the pest were found; in 28 accessions, damage to the leaf surface of the resistant component varied from 31% to 60%. As a result of the assessment of the resistance of four barley accessions to *S. graminum* clones, 15 virulence phenotypes were identified. Accessions k-3885, k-3904 and k-4080 each have one dominant resistance allele, which differ from each other and differ from *Rsg1*.

CONCLUSIONS: The genetic diversity of barley accessions from Mongolia in terms of greenbug resistance is low. The genotypes of *S. graminum* differentially interact not only with the major, but also with weakly manifested barley resistance genes.

Keywords: barley; *Schizaphis graminum* Rondani; resistance; genes.

To cite this article:

Radchenko EE, Abdullaev RA, Akimova DE, Zajtseva IYu. Genetic diversity of barley accessions from Mongolia for greenbug resistance. *Ecological genetics*. 2022;20(3):175–182. DOI: <https://doi.org/10.17816/ecogen105875>

ВВЕДЕНИЕ

Значительный ущерб посевам ячменя в южных регионах Российской Федерации причиняет обыкновенная злаковая тля *Schizaphis graminum* Rondani. Степень вредоносности насекомого зависит от сроков заселения растений (наиболее ощутимый вред озимым и яровым посевам насекомое наносит при миграции на поля в фазу всходов), численности и продолжительности питания фитофага [1]. Существенно лимитировать вредоносность тли на ячмене можно с помощью селекции и возделывания устойчивых сортов. Для *S. graminum* показана специфичность отношений с растениями-хозяевами, в том числе и с ячменем [2]. Возможность приспособления к устойчивому хозяину определяет необходимость постоянного поиска новых доноров устойчивости для селекции.

К настоящему времени идентифицировано лишь 4 аллеля двух генов, контролирующих устойчивость ячменя к отдельным биотипам обыкновенной злаковой тли в США. Еще в 1945 г. I.M. Atkins и R.G. Dahms [3] выделили 2 корейских сорта озимого ячменя Omugi и Dobaku, показав высокую наследуемость признака устойчивости. С использованием Omugi было получено довольно много коммерческих сортов. Анализ наследования устойчивости к тле показал, что Omugi, Dobaku, Derbent, Kearney и Will имеют общий доминантный аллель устойчивости, впоследствии обозначенный символом *Rsg1a*, а затем — *Rsg1* [4–7]. Согласно результатам трисомного анализа ген устойчивости сорта Will локализован в центромерном сегменте хромосомы 1 [7], а с помощью молекулярных маркеров locus *Rsg1* картирован на длинном плече хромосомы 3Н [8]. Путем индивидуального отбора из гибридной популяции Harrison × Will отселектирован сорт Post [9], однако гетерогенность этого сорта по устойчивости к тле обусловила необходимость отбора сорта Post 90 [10]. Ген *Rsg1a* эффективен против биотипов тли В–G, I–K, CWR, WWG, но не H [11–14].

Второй доминантный аллель *Rsg2b*, обуславливающий устойчивость к тем же биотипам тли, что и *Rsg1a*, идентифицирован у образца местного ячменя из Пакистана PI 426756 [11, 14, 15]. Экспрессия гена *Rsg2b* несколько ниже по сравнению с *Rsg1a*, то есть для селекции предпочтительнее сорт Post 90 [16]. Вместе с тем в последующих экспериментах PI 426756 был более устойчив к биотипу E по сравнению с сортом Post 90 [17]. Кроме того, ген *Rsg2b*, в отличие от *Rsg1a*, эффективен против изолята тли TX1, то есть наблюдали дифференциальное взаимодействие насекомого и растения-хозяина. На этом основании предложены новые символы генов — *Rsg1* и *Rsg2*. Слабо повреждается биотипами G и J сорт Wintermalt, восприимчивый ко всем остальным внутривидовым формам насекомого [12, 14]. Устойчивостью к биотипу G, помимо Wintermalt, обладают также сорта Colter и Vancroft, которые рекомендуются для селекции [18]. Затем было показано, что Wintermalt и Colter сильно повреждаются биотипом тли TX1 [17].

В настоящее время показана сложность локуса *Rsg1*: образец *Hordeum vulgare* ssp. *spontaneum* WBDC336 (PI 682028) имеет аллель *Rsg1.a3*, который обеспечивает устойчивость к биотипам обыкновенной злаковой тли С, E, H, I, WY81, WY12 MC и WY86 [19]. Установлено также, что образец *H. vulgare* ssp. *spontaneum* WBDC053 (PI 681777) несет аллель *Rsg2.a3*, тесно сцепленный либо аллельный *Rsg2*. WBDC053 устойчив к биотипам В, С, E, I, TX1, WY4A, WY4B, WY81, WY12MC и WY86, однако сильно повреждается биотипами тли F, H, WY10MC и WY10B [20].

Довольно богатый источник пополнения банка эффективных генов устойчивости к *S. graminum* — образцы местного ячменя. Так, среди образцов из стран Восточной и Южной Азии выявлены гетерогенные формы, различающиеся по уровню выраженности устойчивости к краснодарской популяции насекомого. Высокая устойчивость 98 образцов контролируется аллелями, нетождественными *Rsg1*. В результате тестирования 150 образцов из Монголии выявили 3 гетерогенные формы, среди которых 2 образца содержали растения с высокой устойчивостью к тле, 1 образец — с умеренной [21].

Упомянутые выше эксперименты были проведены в 2002–2004 гг., с использованием краснодарской популяции тли. Представляет интерес вопрос — каков уровень устойчивости монгольских образцов ячменя к «новой» популяции *S. graminum* почти 20 лет спустя.

Целью работы было исследование эффективности и генетического контроля устойчивости к тле у образцов ячменя, выделившихся в предыдущих опытах.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Изучили устойчивость к краснодарской (филиал Всероссийского института генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова Кубанская опытная станция ВИР — КОС ВИР, Гулькевичский район) популяции обыкновенной злаковой тли 175 образцов ячменя из Монголии. Кроме того, оценили устойчивость к насекомому сорта Post (к-31204, США) с идентифицированным ранее геном устойчивости *Rsg1* и линий, отобранных из гетерогенных монгольских образцов к-3885, к-3904 и к-4080. Анализировали расщепление по устойчивости к *S. graminum* гибридов F₁ и F₂ от скрещивания выделенных форм с восприимчивым сортом Белогорский (к-22089, Россия, Ленинградская обл.).

Работу проводили в световом зале, где поддерживалась температура воздуха 20–25 °С. Насекомых для лабораторных экспериментов собирали на посевах сорго КОС ВИР в июле (период максимальной численности вредителя) на восприимчивом образце сорго [*Sorghum bicolor* (L.) Moench] СЛВ-2, а также на умеренно устойчивых к тле сортах Ефремовское белое и Кубанское красное 1677.

В лаборатории собранные выборки тли клонировали. На смоченную водой вату, помещенную в половинки чашек Петри, раскладывали проросшие семена ячменя

сорта Белогорский, затем на всходы в каждой чашке подсаживали одну самку и закрывали стеклянными изоляторами, верхняя часть которых была затянута мельничным газом. Садки с клонами тли размещали на светоустановках, оборудованных люминесцентными лампами. В нашем распоряжении было 35 клонов, собранных на образце СЛВ-2, 29 — на Кубанском красном 1677, и 22 — на Ефремовском белом.

Для оценки устойчивости коллекционных образцов семена высевали рядами в пластиковые кюветы, наполненные нестерильной почвенной смесью. В каждую кювету помещали по два ряда неустойчивого контроля (сорт Белогорский), 10 рядов испытываемых форм, а также сорт Post. Ювенильные растения заселяли смесью клонов, стряхивая разновозрастных тлей (4–5 особей/растение) на оцениваемые образцы ячменя. В месте питания *S. graminum* растительные ткани некротизируются, что позволяет тестировать поврежденность растений. При гибели контроля (обычно на 10–14-й день после заселения) оценивали устойчивость по шкале от 0 (нет повреждений) до 10. Растения с баллами 1–4 (повреждено до 30 % листовой поверхности) относили к классу устойчивых, 9–10 — восприимчивых [22]. Выделившиеся по устойчивости образцы тестировали повторно.

Оценили поврежденность сорта Post и трех устойчивых линий ячменя из Монголии 86 клонами тли. Для этого опытные образцы и неустойчивый контроль высевали в сосуды с почвой в круговом порядке и закрывали стеклянными изоляторами. Всходы заселяли тлями одного клона из расчета 5 особей на растение и при гибели контроля оценивали устойчивость растений по упомянутой выше шкале. При нечетком проявлении признака эксперимент повторяли.

Для определения числа и характера взаимодействия генов, контролирующих устойчивость, проводили скрещивания устойчивых линий к-3885, к-3904 и к-4080 (материнские формы) и неустойчивого сорта Белогорский (отцовская форма).

Расщепление гибридов F_2 по устойчивости к тле анализировали в лабораторных условиях. Семена высевали

рядами в пластиковые кюветы с почвой. В каждую кювету помещали по 1 ряду P_1 , P_2 , F_1 и по 7–8 рядов F_2 . Семена F_2 представляли собой потомство одного растения F_1 . Через 2–3 дня после появления всходов удаляли ослабленные, поздно взошедшие растения. При появлении второго листа гибриды заселяли тлей (клоном, авирулентным к устойчивым линиям), из расчета 4 особи на растение. Кюветы просматривали через 2 дня и при необходимости проводили дополнительное заселение. В период гибели неустойчивого родителя оценивали поврежденность гибридов. Для уменьшения ошибки классификации фенотипов обычно проводили 2 учета: при отмирании примерно 70 % растений неустойчивой формы и через 2–3 дня, когда лишь единичные растения сорта Белогорский характеризовались баллом повреждения 9. Растения, сходные с отцовской формой (баллы 9, 10), считали гомозиготно неустойчивыми (S). К устойчивому классу (R) относили растения, сходные по степени повреждения с материнской формой. Для определения соответствия полученных (фактических) и теоретически ожидаемых данных использовали критерий χ^2 .

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты оценки устойчивости коллекции образцов ячменя из Монголии к «старой» и «новой» популяциям *S. graminum* в целом совпадают (табл. 1). В 2021 г. отмечено большее число образцов, у которых выявлены растения с высокой (3 балла) устойчивостью к вредителю. Видимо, данные образцы не выделили в 2004 г. вследствие низкой частоты этого фенотипического класса. В 2021 г. выделено также 28 гетерогенных образцов, у которых проявление устойчивого компонента варьировало в пределах 5–7 баллов (повреждено от 31 до 60 % листовой поверхности).

Значительная изменчивость признака может обуславливаться проявлением генов с низкой экспрессивностью и/или присутствием в популяции *S. graminum* клонов с различной вирулентностью к изученным формам. Заселение чистых линий, выделенных из гетерогенных

Таблица 1. Образцы ячменя из Монголии, выделившиеся по устойчивости к обыкновенной злаковой тле

№ по каталогу ВИР	Образец	Разновидность	Устойчивость, балл	
			2004 г.	2021 г.
3885	Местный	<i>Pallidum, coeleste, violaceum, himalayense</i>	4–6, 8, 9	7–9
3904	«	<i>Coeleste</i>	4–6, 8, 9	5, 7, 8
3926	«	<i>Pallidum</i>	10	3, 7, 8
4080	«	<i>Coeleste, revelatum</i>	5, 7–10	4–10
21731	«	<i>Revelatum, coeleste</i>	10	3, 8, 10
21737	«	<i>Coeleste</i>	6, 7	3, 7, 8
22089		Белогорский (контроль)	9, 10	9, 10

Таблица 2. Частота вирулентных к образцам ячменя клонов *S. graminum*, собранных на трех сортах сорго, %

Образец ячменя	Сорт сорго		
	СЛВ-2	Ефремовское белое	Кубанское красное 1677
Post	22,9	40,9	41,4
к-3904	20,0	31,8	44,8
к-4080	25,7	54,5	55,2
к-3885	28,6	45,5	48,3

Таблица 3. Фенотипическое разнообразие краснодарской популяции *S. graminum*

Фенотип вирулентности	Частота фенотипа, %	Образцы ячменя			
		Post	к-3904	к-4080	к-3885
1	34,8	R	R	R	R
2	7,0	S	R	R	R
3	2,3	R	S	R	R
4	4,6	R	R	S	R
5	7,0	R	R	R	S
6	7,0	R	R	S	S
7	1,2	S	S	R	R
8	3,5	R	S	S	R
9	3,5	S	R	R	S
10	1,2	S	R	S	R
11	7,0	R	S	S	S
12	3,5	S	R	S	S
13	1,2	S	S	R	S
14	4,6	S	S	S	R
15	11,6	S	S	S	S

Примечание. R — устойчивость, S — восприимчивость образца.

образцов к-3885, к-3904 и к-4080, смесью клонов (популяцией) тли обуславливало поврежденность растений от 2 до 8 баллов. При заселении этих линий клонами насекомого наблюдали три фенотипических класса: устойчивый (1–4 балла, проявление генов с высокой экспрессивностью у данного образца к данному клону), умеренно устойчивый (5–8 баллов, действие генов со слабым фенотипическим проявлением) и восприимчивый (9–10 баллов, вирулентность данного клона и к главным, и к малым генам устойчивости). Следовательно, подтвердились оба предположения: выделены линии, защищенные генами устойчивости к тле с отчетливым и слабым фенотипическим проявлением, которые дифференциально взаимодействуют с генотипами насекомого.

Частота выявления на образцах сорго клонов тли, вирулентных к образцам ячменя с отчетливо проявляющимися генами устойчивости, существенно различалась: при питании в поле на умеренно устойчивых сортах сорго

шло отчетливое накопление в сравнении с восприимчивым образцом СЛВ-2 (превышение в 1,6–2,2 раза) вирулентных к образцам ячменя клонов *S. graminum* (табл. 2). Эффективность генов устойчивости невысокая: 32–45 % клонов в краснодарской популяции насекомого вирулентны к образцам из Монголии и к сорту Post.

В результате оценки устойчивости четырех образцов ячменя к 86 клонам *S. graminum* выявили 15 фенотипов вирулентности (по 12 — среди клонов, собранных на СЛВ-2 и Кубанском красном, 10 — на Ефремовском белом). Доминировал фенотип, авирулентный ко всем образцам ячменя (табл. 3). Два фенотипа вирулентности (10-й и 14-й) отмечены лишь среди сборов на Кубанском красном 1677, а 7-й фенотип был уникален для образца СЛВ-2.

Клоны обыкновенной злаковой тли с различными фенотипами вирулентности («тест-клоны») позволяют идентифицировать гены устойчивости у выделенных

Таблица 4. Расщепление по устойчивости к *S. graminum* гибридов F₂ от скрещивания устойчивых образцов ячменя с восприимчивым тестером

Комбинация скрещивания	Изучено растений	Соотношение фенотипов R : S		χ^2	p
		фактическое	теоретическое		
к-3885 × Белогорский	125	93 : 32	3 : 1	0,024	0,8–0,9
к-3904 × Белогорский	207	147 : 60	3 : 1	1,754	0,1–0,2
к-4080 × Белогорский	294	225 : 69	3 : 1	0,367	0,5–0,75

Примечание. $\chi^2_{0,05} = 3,84$. R — устойчивость, S — восприимчивость образца.

форм ячменя. Если хотя бы один клон, авирулентный к тестеру данного гена устойчивости, повреждает изучаемый сорт, это означает, что сорт не имеет функционального аллеля данного гена. При заселении опытных образцов *S. graminum* с фенотипом вирулентности 2 сорт Post был восприимчив, а образцы из Монголии устойчивы к вредителю. Это означает, что образцы к-3904, к-4080 и к-3885 имеют аллели генов устойчивости, отличающиеся от идентифицированного ранее гена *Rsg1*. Сравнение взаимодействия опытных образцов с тлей, имеющей фенотипы вирулентности 3, 4 и 5, указывает на различие генетического контроля признака у всех местных форм из Монголии. Подкрепляет эти выводы и попарное сравнение устойчивости образцов к тле с фенотипами вирулентности 6–14.

При анализе гибридов F₂ поврежденность линий, выделенных из образцов к-3904, к-4080 и к-3885, варьировала от 1 до 5 баллов. У гибрида F₁ к-4080 × Белогорский устойчивость доминировала: поврежденность растений составляла 2–3 балла. В двух других случаях уровень устойчивости гетерозигот был несколько ниже (2–7 баллов), что свидетельствует о неполном доминировании признака. В популяциях F₂ полученное соотношение фенотипов соответствовало теоретически ожидаемому 3R : 1S (табл. 4), то есть образцы местного ячменя из Монголии несут по одному доминантному аллелю устойчивости.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Генетическое разнообразие образцов ячменя из Монголии по устойчивости к обыкновенной злаковой тле высоко. Выделили 6 гетерогенных образцов, у которых выявлены растения с высокой устойчивостью к вредителю; у 28 образцов поврежденность листовой поверхности устойчивого компонента варьировала от 31 до 60 %. В результате оценки устойчивости чистых линий, отобранных из гетерогенных образцов к-3885, к-3904 и к-4080, а также сорта Post (носитель идентифицированного ранее гена *Rsg1*) к 86 клонам тли выявили 15 фенотипов вирулентности. Образцы к-3885, к-3904 и к-4080 имеют по одному доминантному аллелю устойчивости,

которые различаются между собой и отличаются от *Rsg1*. Показано, что генотипы *S. graminum* дифференциально взаимодействуют не только с главными, но и со слабо проявляющимися генами устойчивости линий ячменя.

ДОПОЛНИТЕЛЬНАЯ ИНФОРМАЦИЯ

Вклад авторов. Все авторы внесли равный вклад в разработку концепции, проведение исследования и подготовку статьи, прочли и одобрили финальную версию перед публикацией. Вклад каждого автора: Е.Е. Радченко — концепция и дизайн исследования, анализ полученных данных, написание текста; Р.А. Абдуллаев — анализ полученных данных, написание текста; Д.Е. Акимова — сбор и обработка материалов, написание текста, обзор литературы; И.Ю. Зайцева — сбор и обработка материалов, написание текста.

Конфликт интересов. Авторы декларируют отсутствие явных и потенциальных конфликтов интересов, связанных с публикацией настоящей статьи.

Источник финансирования. Исследование выполнено при поддержке Российского научного фонда (проект № 21-76-00018, <https://rscf.ru/project/21-76-00018/>).

ADDITIONAL INFORMATION

Author contribution. Thereby, all authors made equal contribution to the conception of the work, acquisition, analysis, interpretation of data for the work, drafting and revising the work, final approval of the version to be published and agree to be accountable for all aspects of the work. Contribution of each author: E.E. Radchenko — concept and design of the study, analysis of the data obtained, writing the text; R.A. Abdullaev — analysis of the data obtained, writing the text; D.E. Akimova — collection and processing of materials, writing text, literature review; I.Yu. Zaitseva — collection and processing of materials, writing text.

Competing interests. The authors declare that they have no competing interests.

Funding source. This work was supported by the Research Foundation Flanders (project No. 21-76-00018, <https://rscf.ru/project/21-76-00018/>).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Pike K.S., Schaffner R.L. Development of autumn populations of cereal aphids, *Rhopalosiphum padi* (L.) and *Schizaphis graminum* (Rondani) (Homoptera: Aphididae) and their effects on winter wheat in Washington state // *J Econ Entomol.* 1985. Vol. 78, No. 3. P. 676–680. DOI: 10.1093/jee/78.3.676
2. 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 Ecol.* 2012. Vol. 43, No. 3. P. 204–209. DOI: 10.1134/S1067413612030137
3. Atkins I.M., Dahms R.G. Reaction of small-grain varieties to green bug attack. US Department of Agriculture. Technical bulletin No. 901. 1945. 30 p.
4. Gardenhire J.H., Chada H.L. Inheritance of greenbug resistance in barley // *Crop Sci.* 1961. Vol. 1, No. 5. P. 349–352. DOI: 10.2135/cropsci1961.0011183X000100050016x
5. Smith O.D., Schlehner A.M., Curtis B.C. Inheritance studies of greenbug (*Toxoptera graminum* Rond.) resistance in four varieties of winter barley // *Crop Sci.* 1962. Vol. 2, No. 6. P. 489–491. DOI: 10.2135/cropsci1962.0011183X000200060014x
6. Gardenhire J.H. Inheritance and linkage studies on greenbug resistance in barley (*Hordeum vulgare* L.) // *Crop Sci.* 1965. Vol. 5, No. 1. P. 28–29. DOI: 10.2135/cropsci1965.0011183X000500010011x
7. Gardenhire J.H., Tuleen N.A., Stewart K.W. Trisomic analysis of greenbug resistance in barley, *Hordeum vulgare* L // *Crop Sci.* 1973. Vol. 13, No. 6. P. 684–685. DOI: 10.2135/cropsci1973.0011183X001300060029x
8. Azhaguvel P., Mornhinweg D., Vidya-Saraswathi D., et al. Molecular mapping of greenbug (*Schizaphis graminum*) resistance gene *Rsg1* in barley // *Plant Breed.* 2014. Vol. 133, No. 2. P. 227–233. DOI: 10.1111/pbr.12143
9. Edwards L.H., Smith E.L., Pass H., Morgan G.H. Registration of Post barley // *Crop Sci.* 1985. Vol. 25, No. 2. P. 363. DOI: 10.2135/cropsci1985.0011183X002500020041x
10. Mornhinweg D.W., Edwards L.H., Smith E.L., et al. Registration of "Post 90" barley // *Crop Sci.* 2004. Vol. 44, No. 6. P. 2263. DOI: 10.2135/cropsci2004.2263
11. Webster J.A., Starks K.J. Sources of resistance in barley to two biotypes of the greenbug *Schizaphis graminum* (Rondani), Homoptera: Aphididae // *Protection Ecology.* 1984. Vol. 6, No. 1. P. 51–55.
12. Puterka G.J., Peters D.C., Kerns D.L., et al. Designation of two new greenbug (Homoptera: Aphididae) biotypes G and H // *J Econ Entomol.* 1988. Vol. 81, No. 6. P. 1754–1759. DOI: 10.1093/jee/81.6.1754
13. Harvey T.L., Kofoed K.D., Martin T.J., Sloderbeck P.E. A new greenbug virulent to E-biotype resistant sorghum // *Crop Sci.* 1991. Vol. 31, No. 6. P. 1689–1691. DOI: 10.2135/cropsci1991.0011183X003100060062x
14. Anstead J.A., Burd J.D., Shufran K.A. Over-summering and biotypic diversity of *Schizaphis graminum* (Homoptera: Aphididae) populations on noncultivated grass hosts // *Environ Entomol.* 2003. Vol. 32, No. 3. P. 662–667. DOI: 10.1603/0046-225X-32.3.662
15. Merkle O.G., Webster J.A., Morgan G.H. Inheritance of a second source of greenbug resistance in barley // *Crop Sci.* 1987. Vol. 27, No. 2. P. 241–243. DOI: 10.2135/cropsci1987.0011183X002700020023x
16. Porter D.R., Mornhinweg D.W. Characterization of greenbug resistance in barley // *Plant Breed.* 2004. Vol. 123, No. 5. P. 493–494. DOI: 10.1111/j.1439-0523.2004.01019.x
17. Porter D.R., Burd J.D., Mornhinweg D.W. Differentiating greenbug resistance genes in barley // *Euphytica.* 2007. Vol. 153, No. 1–2. P. 11–14. DOI: 10.1007/s10681-006-9193-5
18. Porter D.R., Mornhinweg D.W. New sources of resistance to greenbug in barley // *Crop Sci.* 2004. Vol. 44, No. 4. P. 1245–1247. DOI: 10.2135/cropsci2004.1245
19. Xu X., Mornhinweg D.W., Bai G., et al. *Rsg1.a3*: A new allele conferring unique resistance to greenbug Biotype H at the *Rsg1* locus in *Hordeum vulgare* ssp. *Spontaneum* // *Crop Sci.* 2021. Vol. 61, No. 5. P. 3578–3585. DOI: 10.1002/csc2.20581
20. Xu X., Mornhinweg D., Bernardo A., et al. Characterization of *Rsg2.a3*: A new greenbug resistance allele at the *Rsg2* locus from wild barley (*Hordeum vulgare* ssp. *spontaneum*) // *Crop J.* 2022. In press. DOI: 10.1016/j.cj.2022.01.010
21. 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. P. 117–120. DOI: 10.3103/S1068367414020177
22. Радченко Е.Е. Злаковые тли. В кн.: Радченко Е.Е., Кривченко И.И., Солодухина О.В., и др. Изучение генетических ресурсов зерновых культур по устойчивости к вредным организмам. Методическое пособие / под ред. Е.Е. Радченко. Москва: Россельхозакадемия, 2008. С. 214–257.

REFERENCES

1. Pike KS, Schaffner RL. Development of autumn populations of cereal aphids, *Rhopalosiphum padi* (L.) and *Schizaphis graminum* (Rondani) (Homoptera: Aphididae) and their effects on winter wheat in Washington state. *J Econ Entomol.* 1985;78(3):676–680. DOI: 10.1093/jee/78.3.676
2. Radchenko EE, Kuznetsova TL, Zubov AA. Long term seasonal polymorphism of the Krasnodar greenbug population for virulence to sorghum varieties carrying different resistance genes. *Russ J Ecol.* 2012;43(3):204–209. DOI: 10.1134/S1067413612030137
3. Atkins IM, Dahms RG. *Reaction of small-grain varieties to green bug attack.* US Department of Agriculture. Technical bulletin No. 901. 1945. 30 p.
4. Gardenhire JH, Chada HL. Inheritance of greenbug resistance in barley. *Crop Sci.* 1961;1(5):349–352. DOI: 10.2135/cropsci1961.0011183X000100050016x
5. Smith OD, Schlehner AM, Curtis BC. Inheritance studies of greenbug (*Toxoptera graminum* Rond.) resistance in four varieties of winter barley. *Crop Sci.* 1962;2(6):489–491. DOI: 10.2135/cropsci1962.0011183X000200060014x
6. Gardenhire JH. Inheritance and linkage studies on greenbug resistance in barley (*Hordeum vulgare* L.). *Crop Sci.* 1965;5(1):28–29. DOI: 10.2135/cropsci1965.0011183X000500010011x
7. Gardenhire JH, Tuleen NA, Stewart KW. Trisomic analysis of greenbug resistance in barley, *Hordeum vulgare* L. *Crop Sci.* 1973;13(6):684–685. DOI: 10.2135/cropsci1973.0011183X001300060029x

8. Azhaguvel P, Mornhinweg D, Vidya-Saraswathi D, et al. Molecular mapping of greenbug (*Schizaphis graminum*) resistance gene *Rsg1* in barley. *Plant Breed.* 2014;133(2):227–233. DOI: 10.1111/pbr.12143
9. Edwards LH, Smith EL, Pass H, Morgan GH. Registration of Post barley. *Crop Sci.* 1985;25(2):363. DOI: 10.2135/cropsci1985.0011183X002500020041x
10. Mornhinweg DW, Edwards LH, Smith EL, et al. Registration of "Post 90" barley. *Crop Sci.* 2004;44(6):2263. DOI: 10.2135/cropsci2004.2263
11. Webster JA, Starks KJ. Sources of resistance in barley to two biotypes of the greenbug *Schizaphis graminum* (Rondani), Homoptera: Aphididae. *Protection Ecology.* 1984;6(1):51–55.
12. Puterka GJ, Peters DC, Kerns DL, et al. Designation of two new greenbug (Homoptera: Aphididae) biotypes G and H. *J Econ Entomol.* 1988;81(6):1754–1759. DOI: 10.1093/jee/81.6.1754
13. Harvey TL, Kofoed KD, Martin TJ, Sloderbeck PE. A new greenbug virulent to E-biotype resistant sorghum. *Crop Sci.* 1991;31(6):1689–1691. DOI: 10.2135/cropsci1991.0011183X003100060062x
14. Anstead JA, Burd JD, Shufran KA. Over-summering and biotypic diversity of *Schizaphis graminum* (Homoptera: Aphididae) populations on noncultivated grass hosts. *Environ Entomol.* 2003;32(3):662–667. DOI: 10.1603/0046-225X-32.3.662
15. Merkle OG, Webster JA, Morgan GH. Inheritance of a second source of greenbug resistance in barley. *Crop Sci.* 1987;27(2):241–243. DOI: 10.2135/cropsci1987.0011183X002700020023x
16. Porter DR, Mornhinweg DW. Characterization of greenbug resistance in barley. *Plant Breed.* 2004;123(5):493–494. DOI: 10.1111/j.1439-0523.2004.01019.x
17. Porter DR, Burd JD, Mornhinweg DW. Differentiating greenbug resistance genes in barley. *Euphytica.* 2007;153(1–2):11–14. DOI: 10.1007/s10681-006-9193-5
18. Porter DR, Mornhinweg DW. New sources of resistance to greenbug in barley. *Crop Sci.* 2004;44(4):1245–1247. DOI: 10.2135/cropsci2004.1245
19. Xu X, Mornhinweg DW, Bai G, et al. *Rsg1.a3*: A new allele conferring unique resistance to greenbug Biotype H at the *Rsg1* locus in *Hordeum vulgare* ssp. *Spontaneum*. *Crop Sci.* 2021;61(5):3578–3585. DOI: 10.1002/csc2.20581
20. Xu X, Mornhinweg D, Bernardo A, et al. Characterization of *Rsg2.a3*: A new greenbug resistance allele at the *Rsg2* locus from wild barley (*Hordeum vulgare* ssp. *spontaneum*). *Crop J.* 2022. In press. DOI: 10.1016/j.cj.2022.01.010
21. Radchenko EE, Kuznetsova TL, Zveinek IA, Kovaleva ON. Greenbug resistance in barley accessions from East and South Asia. *Russ Agric Sci.* 2014;40(2):117–120. DOI: 10.3103/S1068367414020177
22. Radchenko EE. Zlakovye tli. In: Radchenko EE, Krivchenko II, Solodukhina OV, et al. *Izuchenie geneticheskikh resursov zernovykh kul'tur po ustoichivosti k vrednym organizmam. Metodicheskoe posobie.* Radchenko EE, editor. Moscow: Rossel'khozakademiya, 2008. P. 214–257. (In Russ.)

ОБ АВТОРАХ

***Евгений Евгеньевич Радченко**, д-р биол. наук, гл. научн. сотр.; адрес: Россия, 190000, Санкт-Петербург, ул. Большая Морская, д. 42, 44;
ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-3019-0306>;
eLibrary SPIN: 1667-0530; Scopus: 7005353107;
e-mail: eugene_radchenko@rambler.ru

Ренат Абдуллаевич Абдуллаев, канд. биол. наук, ст. научн. сотр.;
ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-1021-7951>;
Scopus: 57211915135; e-mail: abdullaev.1988@list.ru

Дарья Евгеньевна Акимова, аспирант;
ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-0657-1715>;
e-mail: nezabutkabitter@yandex.ru

Ирина Юрьевна Зайцева, студентка;
ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-8283-9747>;
e-mail: irzajtseva@yandex.ru

AUTHORS' INFO

***Evgeny E. Radchenko**, Dr. Sci. (Biol.), Main Research Associate; address: 42, 44, Bolshaya Morskaya st., Saint Petersburg, 190000, Russia;
ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-3019-0306>;
eLibrary SPIN: 1667-0530; Scopus: 7005353107;
e-mail: eugene_radchenko@rambler.ru

Renat A. Abdullaev, Cand. Sci. (Biol.), Senior Research Associate;
ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-1021-7951>;
Scopus: 57211915135; e-mail: abdullaev.1988@list.ru

Daria E. Akimova, Postgraduate Student;
ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-0657-1715>;
e-mail: nezabutkabitter@yandex.ru

Irina Yu. Zajtseva, Student;
ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-8283-9747>;
e-mail: irzajtseva@yandex.ru

* Автор, ответственный за переписку / Corresponding author