

## УЧЕНИЕ Н.И. ВАВИЛОВА О ЕСТЕСТВЕННОМ ИММУНИТЕТЕ РАСТЕНИЙ К ВРЕДНЫМ ОРГАНИЗМАМ И СЕЛЕКЦИЯ ЗЕРНОВЫХ КУЛЬТУР НА УСТОЙЧИВОСТЬ К ТЛЯМ\*

Е.Е. РАДЧЕНКО

Описаны механизмы пассивного и активного иммунитета зерновых культур к злаковым тлям. Обсуждается специфичность взаимодействия насекомых с растениями-хозяевами. Рассмотрены перспективы расширения генетического разнообразия злаков по устойчивости к тлям. Указывается, что процесс адаптации вредителей может быть замедлен за счет целесообразного территориального размещения доноров с разными генами устойчивости в популяционных ареалах насекомого. Результаты изучения устойчивости генетических ресурсов зерновых культур к тлям подтверждают сформулированные Н.И. Вавиловым законы естественного иммунитета растений к вредным организмам.

Ключевые слова: зерновые культуры, тли, естественный иммунитет растений.

Keywords: cereal crops, aphids, natural immunity.

Интенсификация сельского хозяйства привела к существенному увеличению вредоносности тлей на зерновых культурах. Так, потери урожая зернового сорго в нашей стране при массовом размножении обыкновенной злаковой тли *Schizaphis graminum* могут превышать 85 % (1). О потенциальной вредоносности тлей на пшенице и других злаковых свидетельствуют события последних десятилетий, прежде всего в ЮАР и США, где ячменная («русская пшеничная») тля *Diuraphis noxia* (*Brachycolus noxius*) стала основным вредителем колосовых культур.

Генетическая однородность возделываемых сортов способствует ускорению адаптивной микроэволюции вредных организмов. Использование пестицидов широкого действия ведет к нарушению биологического равновесия: наблюдается гибель энтомофагов и массовое размножение вредителей. Кроме того, у тлей отмечено появление резистентности к инсектицидам (2), а некоторые гербициды даже стимулируют размножение сосущих вредителей (3). Селекция устойчивых генотипов растений — радикальный и вместе с тем наиболее дешевый и экологически безопасный способ борьбы с тлями. Основная задача селекции на иммунитет — восстановление генетического разнообразия зерновых культур по устойчивости к вредителям.

Н.И. Вавилов (4) делил естественный (врожденный) иммунитет растений к вредным организмам на родовой и видовой (связан со специализацией паразитов по родам и видам растений-хозяев, обусловлен дивергенцией хозяев и паразитов в процессе эволюции) и сортовой. «Обычный сортовой иммунитет» Николай Иванович подразделял на активный (физиологический), который связан с реакцией клеток хозяина, сопровождается физиологическими и химическими реакциями и новообразованиями, и пассивный, не связанный с ответной реакцией растения на внедрение паразита. В свою очередь, пассивный иммунитет бывает структурным (механическим), обусловленным морфологическими и анатомическими особенностями сортов, и химическим, связанным с наличием в тканях растений определенных веществ. Особую категорию, по существу не имеющую отношения к иммунитету, составляет уход растений от поражения за счет скороспелости.

\* Работа частично финансировалась РФФИ (грант № 12-04-00710).

Иммунитет, по Н.И. Вавилову, — это результат взаимодействия многих слагаемых. В литературе обсуждаются механизмы пассивного, а в последнее время и активного иммунитета зерновых культур к тлям.

Н.А. Михайлова (5) связывает слабое заселение колосьев однозернянки *Triticum monococcum* большой злаковой тлей *Sitobion (Macrosiphum) avenae* с черепицеобразным расположением колосков. Плодовитость *S. avenae*, заселяющей ости, на 22 % меньше по сравнению с таковой у насекомых, питающихся другими частями колоса (6). Наиболее многочисленные колонии тлей А.М. Сумароков (7) наблюдал на мужских соцветиях кукурузы, которые длительное время закрыты верхними листьями, но облегаются ими неплотно.

В опытах Н.Д.В. Lowe (8) линии пшеницы, лишенные воскового налета, были более устойчивы к большой злаковой тле, чем покрытые им. Показано также, что ячмень без воскового налета значительно меньше заселяется розанно-злаковой тлей *Metopolophium dirhodum* (9), а образцы сорго без него менее привлекательны для обыкновенной злаковой тли (10).

Сведения о связи между опушением и устойчивостью растений к злаковым тлям несколько противоречивы. Согласно исследованиям ряда ученых, густота и длина трихом не относятся к признакам, маркирующим устойчивость пшеницы к обыкновенной злаковой (11) и обыкновенной черемуховой (*Rhopalosiphum padi*) (12) тлям. В наших экспериментах длинные трихомы не препятствовали успешному питанию *R. padi*. Вместе с тем не исключено воздействие густого опушения на тлю. Так, наиболее устойчивые образцы Дельфи 400 и Карагандинская 2 характеризуются плотным опушением листьев (13). Листья образца PI 137739, который обладает устойчивостью к *D. noxia*, имеют длинное опушение (14). Невысокая привлекательность для ячменной тли синтетических гексаплоидов (*T. dicoccum* × *Aegilops tauschii*) также связывается с опушением листьев (15).

Сведения о веществах, вырабатываемых растениями для защиты от фитофагов, чрезвычайно обширны. Обсуждается роль вторичных метаболитов — терпеноидов, фенолов, флавоноидов, алкалоидов, глюкозинолатов и др. Активную защитную роль выполняют белковые соединения, прежде всего ингибиторы гидролаз фитофагов (протеиназ, β-амилаз и др.) и лектины. Эти вещества присутствуют главным образом в запасующих органах растений, а повреждение насекомыми индуцирует их накопление.

Устойчивость озимой пшеницы к большой злаковой тле тесно коррелирует с «индексом токсичности» — отношением содержания в растении свободных фенолов к количеству свободных аминокислот (16). Детеррентами питания обыкновенной злаковой тли служат и дитерпеновые кислоты. Тестирование 11 кислот показало широкий размах детеррентной активности этих соединений (17).

Различные виды семейства *Gramineae* с относительно высоким содержанием гидроксамовых кислот — 2,4-дигидрокси-7-метокси-(2H)-1,4-бензоксазин-3(4H)-она (ДИМБОА) и 2,4-дигидрокси-(2H)-1,4-бензоксазин-3(4H)-она (ДИБОА) устойчивы к обыкновенной злаковой, розанно-злаковой, большой злаковой и обыкновенной черемуховой тлям. Максимальное количество гидроксамовых кислот у злаков обнаруживается в молодых растениях (18-20). У пшеницы идентифицировали контролирующие синтез ДИМБОА и ДИБОА гены *TaVx1-TaVx5* — ортологи генов *Vx1-Vx5*, идентифицированных ранее у кукурузы. Гены находятся в геномах А, В и D (соответственно *TaVx1A-TaVx5A*, *TaVx1B-TaVx5B* и *TaVx1D-TaVx5D*). Гомологи, локализованные в геноме В, вносят наибольший вклад в биосинтез гидроксамовых кислот у гексаплоидной пшеницы (21-23). В полном

соответствии с открытым Н.И. Вавиловым законом гомологических рядов наследственной изменчивости (24) у дикого вида ячменя *Hordeum lechleri* также идентифицированы ортологи *Bx1-Bx5* — гены *HlBx1-HlBx5*, которые контролируют синтез ДИБОА (25).

В последнее время большое внимание уделяется изучению механизмов индуцируемой (активной, по Н.И. Вавилову) устойчивости пшеницы к тлям. Используя почти изогенные линии пшеницы (восприимчивую и с геном устойчивости *Gb3* к *S. graminum*), Y. Weng с соавт. (26) выявили системную устойчивость растений, индуцированную питанием насекомомо. Показано, что заселение пшеницы *D. noxia* приводит к накоплению в растениях фенолов и PR-белков (pathogenesis-related proteins) (27, 28). Так, фитофаг индуцирует в сортах с геном устойчивости *Dn1* накопление хитиназ и  $\beta$ -1,3-глюканаз, которые играют важную роль в процессах, ведущих к появлению сверхчувствительной реакции у растительной ткани (29-31). При этом основными элиситорами (индукторами) устойчивости, видимо, служат гликопротеины (32).

Узнавание растением питающихся тлей приводит к активации сигнальных систем, при этом многократно повышается концентрация таких соединений, как жасмоновая и салициловая кислоты, этилен и др. (33). Показано, например, что узнавание растениями ячменной тли осуществляется с помощью НАДФ-оксидазной сигнальной системы. Питание *D. noxia* на устойчивом сорте Tugela DN приводило к быстрому накоплению пероксида водорода и салициловой кислоты, а также к повышению активности пероксидазы (34, 35). У заселенных ячменной тлей растениях с экспрессирующимся геном *Dnx* выявлено свыше 180 генов, связанных с сигнальными и защитными функциями. Важная роль в узнавании фитофага может принадлежать липоксигеназной сигнальной системе (36). Заселение растений с геном устойчивости *Dn7* двумя биотипами *D. noxia* приводило к активации нескольких сигнальных систем —  $Ca^{2+}$ -фосфоинозитольной, липоксигеназной, НАДФ-оксидазной. В растениях, на которых питалась ячменная тля биотипа RWA1, выявлена дифференциальная экспрессия большего числа генов по сравнению с растениями, заселенными RWA2 (биотип, спектр вирулентности которого шире) (37, 38).

Тли всегда полиморфны и гетерогонны: в их жизненных циклах наряду с самцами и нормальными самками, которые откладывают зимующие яйца, развивается от 1 до 10-20 и более поколений партеногенетических самок (39). По мнению А.К. Мордвилко (40), эволюция тлей шла параллельно с эволюцией растений от нескольких одинаковых поколений крылатых половых особей к гетерогонии (чередованию обоеполого поколения с девственными). При массовом размножении партеногенетических поколений весной и летом происходит быстрое увеличение популяций тлей. Осеннее амфигонное поколение позволяет насекомым выжить благодаря продуцированию зимующих яиц и служит источником генетической изменчивости. Эти адаптивные механизмы привели к распространению тлей во всем мире, особенно в умеренном климате. Г.Х. Шапошников (41) считает, что не только виды, подвиды, расы и биотипы, но и отдельные клоны и даже особи проявляют неодинаковую хозяйскую специфичность, разную степень предпочтения одних и тех же растений и обладают различной приспособляемостью к новому корму. Одной из причин увеличения пластичности тлей может быть длительное воздействие измененных условий жизни, в особенности пищевого режима.

Генетическая адаптация тлей к кормовым растениям — широко распространенное и документированное явление. Внутривидовые формы тлей,

дифференциально взаимодействующие с генотипами хозяина (биотипы), различаются по вирулентности, то есть по способности преодолевать устойчивость растения (42).

Генетические механизмы отношений паразита и хозяина, а также их совместной эволюции стали понятны после работ Х. Флора (H. Flor), который исследовал генетику устойчивости льна к ржавчине и генетику вирулентности возбудителя этого заболевания *Melampsora lini*.

Согласно постулату Х. Флора «ген-на-ген», каждому гену устойчивости хозяина соответствует специфичный ему ген вирулентности паразита. Мутация вирулентности у паразита обуславливает потерю эффективности гена устойчивости у хозяина (43). По Х. Флору, гены устойчивости обычно доминантны, поскольку эволюционно они более старые, а вирулентность паразита (ведомого партнера) рецессивна. По результатам изучения генетики вирулентности отношения «ген-на-ген» продемонстрированы для значительного числа пар паразит—хозяин, в том числе для систем взаимодействия *S. graminum*—пшеница (42) и *S. graminum*—сорго (44). В последнее время справедливость отношений «ген-на-ген» подтверждают и молекулярные исследования.

Значение специализации и внутривидовой дифференциации паразитов Н.И. Вавилов определил в своей итоговой работе «Законы естественного иммунитета растений к инфекционным заболеваниям», которая была доложена на заседании биологического отделения АН СССР 20 февраля 1940 года и посмертно опубликована в 1961 году. Николай Иванович пишет: «Первой и основной закономерностью, определяющей существование видов и сортов растений, иммунных к тому или другому паразиту, является специализация паразитов, приуроченность их к определенному кругу хозяев, к тому или другому виду или роду диких и культурных растений. В эволюции паразитизма явление специализации представляется основным... Чем уже специализация паразита по родам и видам растений, тем больше шансов на нахождение иммунных форм в пределах отдельных видов» (45).

Злаковые тли — олигофаги, питающиеся на злаках, но могут встречаться и на других однодольных (*Juncaceae*, *Cyperaceae*, *Liliaceae*) (39). Наиболее предпочтительной зерновой культурой обычно оказывается ячмень. Дифференциальное взаимодействие с растениями-хозяевами описано практически для всех экономически важных видов тлей: обыкновенной злаковой (46), ячменной (47), кукурузной *Rhopalosiphum maidis* (48), большой злаковой (49) и обыкновенной черемуховой (50). Наиболее обстоятельно исследована внутривидовая изменчивость самых вредоносных видов — *S. graminum* и *D. noxia*.

Многолетний анализ генетической структуры краснодарской популяции *S. graminum* позволил выявить как общий, так и сезонный полиморфизм насекомого по вирулентности в отношении шести образцов сорго с разными генами устойчивости. Всего идентифицировали 42 фенотипа вирулентности (биотипа) тли, ежегодно — от 18 до 36. Важную роль в сезонной вариации частот фенотипов вирулентности играют абиотические факторы, под воздействием которых может меняться относительная конкурентоспособность клонов тли. Следовательно, изменение условий среды приводит к дифференцированному отбору в популяции *S. graminum* (51).

«Вторым основным законом, определяющим вероятность нахождения иммунных сортов и видов среди данного культурного растения, является наличие или отсутствие резкой генетической дивергенции... Наиболее контрастные различия по иммунитету выявляют растения, цитогенетиче-

ски резко дифференцированные на различные виды» (45). Обсуждая это положение, Н.И. Вавилов указывает, что у пшеницы, которая делится на значительное число хорошо разграниченных ботанических видов, выявляют резко выраженные различия по иммунитету к болезням, тогда как у ячменя, представляющего более узкую генетическую группу, эти различия менее выражены.

Мы изучили 4527 образцов мягкой и твердой пшеницы в различных эколого-географических зонах бывшего СССР по устойчивости к *R. padi* и *S. avenae* и обнаружили только 48 слабо заселяемых форм. В случае с обыкновенной черемуховой тлей достаточно высокий антибиоз (неблагоприятное воздействие растения на насекомых при питании) выявлен у восьми сортов яровой мягкой пшеницы. Генофонд *Triticum aestivum* и *T. durum* относительно беден устойчивыми формами, поэтому возникает необходимость изучать дикорастущие виды пшеницы, пригодные для интрогрессивной селекции. Результаты исследований показали, что генофонд этих представителей рода *Triticum* весьма разнообразен по устойчивости к *S. avenae*. Наиболее устойчивы диплоидные виды с геномами A<sup>u</sup> (*T. urartu*) и A<sup>b</sup> (*T. boeoticum*, *T. monococcum*). Геном D может обеспечивать высокую устойчивость видов пшеницы *T. kiharae* и *T. miguschovae*. Устойчивость, обусловленная геномом G, преодолевается вредителями (52).

Была выполнена оценка поврежденности обыкновенной злаковой тлей свыше 5 тыс. образцов сорго, относящихся к четырем хозяйственным группам (зерновое, сахарное, веничное, травянистое) из всех центров формообразования культуры, а также 110 диких образцов. Высокоустойчивые образцы обнаружены среди культивируемых видов. Прежде всего, это хлебное сорго и суданская трава. Идентифицировали 15 генов устойчивости к насекомому, причем 10 из них — новые, ранее не использовавшиеся в селекции. В то же время дифференциальное взаимодействие с фитофагом не выявлено лишь для образцов, защищенных генами *Sgr7-Sgr11*, то есть очевидна необходимость дальнейшего поиска образцов сорго с новыми генами устойчивости. Показано также, что генофонд рода характеризуется широким распространением слабо экспрессирующихся генов устойчивости (53, 54).

К сожалению, до сих пор не существует общепринятой классификации рода *Sorghum*. Разные исследователи выделяли от одного до нескольких десятков видов. Видовая принадлежность многих форм не определена. Обычно в большей степени повреждаются образцы, относящиеся к видам *S. guineense*, *S. nervosum*, *S. caffrorum*, *S. nigricans*. Если рассматривать устойчивость к вредителю по хозяйственным группам, то наиболее сильно в полевых условиях повреждается сахарное сорго, несколько меньше — зерновое, далее следуют веничное и травянистое. Вместе с тем устойчивые образцы находили в пределах каждой из этих групп. Известно, что все культивируемые виды сорго скрещиваются между собой. Их гибриды с дикорастущими видами также обычно фертильны. Поэтому, на наш взгляд, поиск тесной связи между ботаническими видами и устойчивостью к вредителю здесь не имеет смысла. Анализ дикорастущих форм, в отличие от пшеницы, показал бесперспективность интрогрессии генов устойчивости (53).

«Третий основной закон распределения иммунитета заключается в соответствии реакции иммунитета к паразитическим заболеваниям с экологическим типом растения. ... Наиболее контрастные различия по иммунитету выявляются ... в наиболее контрастных условиях среды» (45).

В наших исследованиях по устойчивости редких видов пшеницы

обнаруживалась связь экологического типа растений с устойчивостью к большой злаковой тле. Так, заселенность колосьев образцов *T. dicoccut* варьировала в широких пределах. Европейские (subsp. *dicoccut*) и марокканские (subsp. *maroccanum*) полбы были неустойчивы к тле. Среди восточных (subsp. *asiaticum*) и эфиопских (subsp. *abyssinicum*) полб выявлены относительно слабо заселяемые образцы: к-13635, к-13483, к-43872 (Армения), к-6391 (Азербайджан), к-14380 (Турция), к-19622 (Эфиопия) и др. *T. monosoccut* в целом устойчив к *S. avenae*, однако в условиях Дагестана отмечено значительное варьирование признака. Наиболее сильно заселялись образцы, относящиеся к горной западноевропейской и средиземноморской экологическим группам: к-40063, к-41931, к-46746 (Германия), к-20498 и к-21038 (Италия) (52).

Как считал Н.И. Вавилов, «...иммунитет вырабатывается под влиянием естественного отбора только в тех условиях, которые содействуют развитию инфекции, и, как правило, выявляется только там, где имеется в наличии тот или другой паразит, в отношении которого отбор вырабатывает иммунитет» (45), что несколько расходится с последующей трактовкой этого положения о преимущественном нахождении иммунных форм на первичной родине хозяина.

Мы нашли наиболее устойчивые к обыкновенной злаковой тле формы сорго среди местных образцов из Китая, а не из Африки (первичной родины культуры), что, по-видимому, связано с давностью взаимоотношений насекомого и растения-хозяина. По мнению Г.Х. Шапошникова (41), вероятный центр происхождения большинства групп тлей — горные районы Маньчжурско-Китайской и Индийской подобластей. Эксперименты с ячменем и овсом также показали высокую частоту устойчивых к этому фитофагу форм среди образцов из Юго-Восточной Азии. Изучив 490 образцов ячменя (преимущественно местных форм) из Китая, мы выявили 93 устойчивых к *S. graminum*. Наиболее высокая встречаемость таких форм обнаружена в материале из провинций Шэньси (47,1 % от числа изученных) и Шаньси (34,9 %) в Центральном природном районе Китая (55). Из 277 образцов овса из Приморского края, Монголии, Китая и Японии выделили 85 гетерогенных по устойчивости к *S. graminum* форм. Предполагается, что устойчивые компоненты у этих образцов защищены генами, отличающимися от идентифицированных ранее (56).

Наши исследования подтверждают и четвертый закон естественного иммунитета: «...групповой, или комплексный, иммунитет является вполне реальным фактом, широко распространенным в природе» (45). Так, выявлены образцы однозернянки *T. monosoccut*, сочетающие устойчивость к трем видам тлей: *R. padi*, *S. avenae* и *S. graminum* (52). Данные литературы подтверждают, что *T. monosoccut* обладает комплексной устойчивостью к целому ряду вредителей и болезней: злаковым тлям, пшеничному трипсу, вредной черепашке, злаковым мухам, пилильщикам, пьавице, мучнистой росе, головневым грибам, ржавчинам и др. (45, 57, 58). По образному выражению Н.И. Вавилова, однозернянки являются «аккумуляторами комплексного иммунитета». В настоящее время интрогрессивная селекция стала наиболее эффективным способом создания высокоустойчивых к вредителям и болезням форм пшеницы.

Исходя из вышеуказанных закономерностей, Н.И. Вавилов сформулировал пятый и шестой законы. «Зная эволюцию данного культурного растения, ...можно предвидеть в значительной мере местонахождение интересующих селекционера иммунных форм» (45). «Эколого-географические правильности в выявлении иммунитета являются сравнительно об-

щими, присущими различным растениям, относящимся нередко к разным родам и даже семействам. Формирование восприимчивых или иммунных конституций охватывает не только отдельные виды или культуры, но целые группы их, связанные в своей эволюции с одной и той же территорией» (45).

Эти закономерности подтверждают обсуждавшиеся выше результаты изучения устойчивости сорго, ячменя и овса к обыкновенной злаковой тле. Еще один пример — устойчивость к ячменной тле, которую наиболее часто обнаруживают у форм пшеницы (59) и ячменя (60), происходящих из Центральной Азии и зоны Каспийского моря, где вредитель представляет собой эндемичный вид.

Рассматривая проблему иммунитета во всем ее многообразии, Николай Иванович придавал большое значение практической направленности своих исследований. Почти столетие назад молодой Н.И. Вавилов писал: «Создание устойчивых к грибным заболеваниям сортов хлебных злаков составляет одну из очередных задач современной селекции сельскохозяйственных растений. Первый шаг на пути к разрешению этой задачи — подробное изучение существующих форм хлебных злаков в отношении их к паразитическим грибам» (61). Н.И. Вавилов указывал на редкость устойчивых форм среди образцов зерновых культур, подчеркивал огромную значимость родственных видов в создании иммунных форм культурных растений, отмечал возможность и необходимость использования мутагенеза в селекции на устойчивость.

Результаты наших исследований показали, что и большие, и малые гены устойчивости зерновых культур к тлям дифференциально взаимодействуют с генотипами вредителей. Следовательно, возможность приспособления насекомых очевидна в обоих случаях.

Таким образом, наша концепция селекции зерновых культур на устойчивость к злаковым тлям предусматривает прежде всего расширение генетического разнообразия возделываемых сортов. В зависимости от особенностей культуры эффективны разные способы этого расширения (например, для пшеницы — в основном, интрогрессия, для сорго — поиск устойчивых форм среди культивируемых видов). Процесс адаптации вредителей к устойчивым сортам можно замедлить и за счет целесообразного территориального размещения доноров с разными генами устойчивости в популяционных ареалах насекомого. Подобный подход требует знаний о генетической структуре популяций вредных организмов, их изменчивости, связи популяций между собой. Необходимо длительное изучение изменчивости популяций тлей по вирулентности по отношению к растениям-хозяевам. Тем не менее, создание «нерегулярной», то есть ничем не регламентированной мозаики сортов, вполне возможно в настоящее время.

#### Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Б а д у л и н А.В., Л ю б и м е н к о Т.А. Обыкновенная злаковая тля — вредитель сорго. Защита растений, 1998, 5: 25.
2. T e e t e s G.L., S c h a e f e r C.A., G i p s o n J.R., M c I n t y r e R.G., I a t h a m E.E. Greenbug resistance to organophosphorous insecticides on the Texas High Plains. J. Econ. Entomol., 1975, 68(2): 214-216.
3. H i n z B., D a e b e l e r F. Wirkung von Herbiziden auf Getreideblattläuse an Winterweizen. Nachrichtenbl. Pflanzenschutz DDR., 1980, 34(10): 214-215.
4. В а в и л о в Н.И. Учение об иммунитете растений к инфекционным заболеваниям. (Применительно к запросам селекции). Теоретические основы селекции растений. М.-Л., 1935, т. 1: 893-990.
5. М и х а й л о в а Н.А. Некоторые вопросы иммунитета растений к насекомым. Журнал общей биологии, 1977, 38(1): 48-56.

6. А с р е м а н Т.М., Д и х о н А.Ф.Г. The role of awns in the resistance of cereals to the grain aphid, *Sitobion avenae*. Ann. Appl. Biol., 1986, 109(2): 375-381.
7. С у м а р о к о в А.М. К вопросу о фенологической устойчивости кукурузы к кукурузной тле. Новые приемы борьбы с вредителями и болезнями кукурузы. Днепропетровск, 1979: 23-25.
8. L o w e H.J.B. Glasshouse and field assessments of resistance to grain aphid, *Sitobion avenae*, in winter wheat. Ann. Appl. Biol., 1984, 104(Suppl.): 108-109.
9. F a r r e l l J.A., S t u f k e n s M.W. Resistance to the rose-grain aphid [*Metopolophium dirhodum* (Walk.)] in non-glaucous spring barley. N. Z. J. Exp. Agr., 1988, 16(3): 305-306.
10. P e i r e t t i R.A., A r a j A., W e i b e l D.E., S t a r k s K.J., M c N e w R.W. Relationship of «bloomless» (*bm bm*) sorghum to greenbug resistance. Crop Sci., 1980, 20(2): 173-176.
11. S t a r k s K.J., M e r k l e O.G. Low level resistance in wheat to greenbug. J. Econ. Entomol., 1977, 70(3): 305-306.
12. P a p p M., M e s t e r h a z y A. Resistance to bird cherry-oat aphid (*Rhopalosiphum padi* L.) in winter wheat varieties. Euphytica, 1993, 67(1-2): 49-57.
13. P а д ч е н к о Е.Е. Опущение листьев пшеницы в связи с устойчивостью к обыкновенной черемуховой тле. Сб. науч. тр. по прикл. бот., ген. и сел., 1991, 142: 84-88.
14. N i X., Q u i s e n b e r r y S.S. Effect of wheat leaf epicuticular structure on host selection and probing rhythm of Russian wheat aphid (*Homoptera: Aphididae*). J. Econ. Entomol., 1997, 90(5): 1400-1407.
15. L a g e J., S k o v m a n d B., A n d e r s e n S.B. Resistance categories of synthetic hexaploid wheats resistant to the Russian wheat aphid (*Diuraphis noxia*). Euphytica, 2004, 136(3): 291-296.
16. С и е р и е л а А. Biochemical basis of winter wheat resistance to the grain aphid, *Sitobion avenae*. Entomol. Exp. Appl., 1989, 51(3): 269-275.
17. R o s e A.F., J o n e s K.C., H a d d o n W.F., D r e y e r D.L. Grindelane diterpenoid acids from *Grindelia humilis*: feeding deterrence of diterpene acids towards aphids. Phytochemistry, 1981, 20(9): 2249-2253.
18. A r g a n d o n a V.H., N i e m e y e r H.M., C o r c u e r a L.J. Effect of content and distribution of hydroxamic acids in wheat on infestation by the aphid *Schizaphis graminum*. Phytochemistry, 1981, 20(4): 673-676.
19. T h a c k r a y D.J., W r a t t e n S.D., E d w a r d s P.J., N i e m e y e r H.M. Resistance to the aphids *Sitobion avenae* and *Rhopalosiphum padi* in *Gramineae* in relation to hydroxamic acid levels. Ann. Appl. Biol., 1990, 116(3): 573-582.
20. Z ú c i g a G.E., A r g a n d o n a V.H., N i e m e y e r H.M., C o r c u e r a L.J. Hydroxamic acid content in wild and cultivated *Gramineae*. Phytochemistry, 1983, 22(12): 2665-2668.
21. N o m u r a T., I s h i h a r a A., I m a i s h i H., E n d o T.R., O h k a w a H., I w a m u r a H. Molecular characterization and chromosomal localization of cytochrome P450 genes involved in the biosynthesis of cyclic hydroxamic acids in hexaploid wheat. Mol. Genet. Genomics, 2002, 267(2): 210-217.
22. N o m u r a T., I s h i h a r a A., I m a i s h i H., O h k a w a H., E n d o T.R., I w a m u r a H. Rearrangement of the genes for the biosynthesis of benzoxazinones in the evolution of Triticeae species. Planta, 2003, 217(5): 776-782.
23. N o m u r a T., I s h i h a r a A., Y a n a g i t a R.C., E n d o T.R., I w a m u r a H. Three genomes differentially contribute to the biosynthesis of benzoxazinones in hexaploid wheat. Proc. Nat. Acad. Sci., 2005, 102(45): 16490-16495.
24. В а в и л о в Н.И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. Л., 1987.
25. G r ü n S., F r e y M., G i e r l A. Evolution of the indole alkaloid biosynthesis in the genus *Hordeum*. Distribution of gramine and DIBOA and isolation of the benzoxazinoid biosynthesis genes from *Hordeum lechleri*. Phytochemistry, 2005, 66(11): 1264-1272.
26. W e n g Y., M i c h e l s G.J. Jr., L a z a r M.D., R u d d J.C. Spatial and temporal distribution of induced resistance to greenbug (*Homoptera: Aphididae*) herbivory in preconditioned resistant and susceptible near isogenic plants of wheat. J. Econ. Entomol., 2005, 98(3): 1024-1031.
27. V a n d e r W e s t h u i z e n A.J., P r e t o r t u s Z. Biochemical and physiological responses of resistant and susceptible wheat to Russian wheat aphid infestation. Cereal Res. Commun., 1995, 23(3): 305-313.
28. V a n d e r W e s t h u i z e n A.J., P r e t o r t u s Z. Protein composition of wheat apoplastic fluid and resistance to the Russian wheat aphid. Aust. J. Plant Physiol., 1996, 23(5): 645-648.
29. B e r n e r J.M., V a n d e r W e s t h u i z e n A.J. Inhibition of xanthine oxidase activity results in the inhibition of Russian wheat aphid-induced defense enzymes. J. Chem. Ecol., 2010, 36(12): 1375-1380.
30. V a n d e r W e s t h u i z e n A. J., Q i a n X.-M., B o t h a A.-M. Differential induction of apoplastic peroxidase and chitinase activities in susceptible and resistant wheat cultivars by Russian wheat aphid infestation. Plant Cell Rep., 1998, 8(1): 132-137.
31. V a n d e r W e s t h u i z e n A.J., Q i a n X.-M., W i l d i n g M., B o t h a A.-M. Purification and immunocytochemical localization of a wheat beta-1,3-glucanase induced by



- Russian wheat aphid infestation. South African J. Sci., 2002, 98(3/4): 197-202.
32. Mohase L., Van der Westhuizen A.J. Glycoproteins from Russian wheat aphid infested wheat induce defence responses. Z. Naturforsch., 2002, 57(9-10): 867-873.
  33. Smith C.M., Boyko E.V. The molecular bases of plant resistance and defense responses to aphid feeding: current status. Entomol. Exp. Appl., 2007, 122(1): 1-16.
  34. Mohase L., Van der Westhuizen A.J. Salicylic acid is involved in resistance responses in the Russian wheat aphid-wheat interaction. J. Plant Physiol., 2002, 159(6): 585-590.
  35. Moloi M.J., Van der Westhuizen A.J. The reactive oxygen species are involved in resistance responses of wheat to the Russian wheat aphid. J. Plant Physiol., 2006, 163(11): 1118-1125.
  36. Smith C.M., Liu X., Wang L.J., Liu X., Chen M.-S., Starkey S., Bai J. Aphid feeding activates expression of a transcriptome of oxylipin-based defense signals in wheat involved in resistance to herbivory. J. Chem. Ecol., 2010, 36(3): 260-276.
  37. Botha A.-M., Swanevelder Z.H., Lapitan N.L.V. Transcript profiling of wheat genes expressed during feeding by two different biotypes of *Diuraphis noxia*. Environ. Entomol., 2010, 39(4): 1206-1231.
  38. Lapitan N.L.V., Hess A., Wang H., Van Eck L., Scofield S., Botha A.M. Different sets of wheat genes are used in *Dn7*-mediated resistance to feeding by two biotypes of Russian wheat aphid. Proc. The 11<sup>th</sup> International Wheat Genetics Symposium. Sydney, 2008, 3: 765-767.
  39. Шапошников Г.Х. Подотряд *Aphidinea* — тли. В кн.: Определитель насекомых Европейской части СССР. Т. 1. Низшие, древнекрылые, с неполным превращением /Под ред. Г.Я. Бей-Биенко. М.-Л., 1964: 489-616.
  40. Мордвилко А.К. Эволюция циклов и происхождение гетерерии (миграций) у тлей. Защита растений от вредителей. Л., 1925, 2(7): 476-484.
  41. Шапошников Г.Х. Эволюция тлей в связи со специализацией и сменой хозяев. Автореф. докт. дис. Л., 1967.
  42. Puterka G.J., Peters D.C. Inheritance of greenbug, *Schizaphis graminum* (Rondani), virulence to *Gb2* and *Gb3* resistance genes in wheat. Genome, 1989, 32(1): 109-114.
  43. Flor H.H. The complementary genetic systems in flax and flax rust. Adv. Genet., 1956, 8: 29-54.
  44. Puterka G.J., Peters D.C. Genetics of greenbug (*Homoptera: Aphididae*) virulence to resistance in sorghum. J. Econ. Entomol., 1995, 88(2): 421-429.
  45. Вавилов Н.И. Законы естественного иммунитета растений к инфекционным заболеваниям. (Ключи к нахождению иммунных форм). Избранные труды. М.-Л., 1964, т. 4: 430-488.
  46. Dahms R.G. Comparative tolerance of small grains to greenbugs from Oklahoma and Mississippi. J. Econ. Entomol., 1948, 41(5): 825-826.
  47. Nkongolo K.K., Quick J.S., Meyer W.L., Pairs F.B. Russian wheat aphid resistance of wheat, rye, and triticale in greenhouse tests. Cereal Res. Commun., 1989, 17(3-4): 227-232.
  48. Wilde G., Fesse H. A new corn leaf aphid biotype and its effect on some cereal and small grains. J. Econ. Entomol., 1973, 66(2): 570-571.
  49. Радченко Е.Е. Внутривидовая дифференциация большой злаковой тли в связи с селекцией на устойчивость к вредителю. Сб. науч. тр. по прикл. бот., ген. и сел., 1987, 110: 76-81.
  50. Радченко Е.Е. Внутривидовая изменчивость обыкновенной черемуховой тли. Сб. науч. тр. по прикл. бот., ген. и сел., 1993, 147: 49-53.
  51. Радченко Е.Е., Кузнецова Т.Л., Зубов А.А. Многолетний сезонный полиморфизм краснодарской популяции обыкновенной злаковой тли по вирулентности к образцам сорго с различными генами устойчивости. Экология, 2012, 43(3): 182-187.
  52. Радченко Е.Е. Наследственное разнообразие пшеницы по устойчивости к злаковым тлям. Вест. защиты растений, 2000, 1: 36-42.
  53. Радченко Е.Е., Якшин Г.В. Наследственное разнообразие сорго по устойчивости к обыкновенной злаковой тле. Сб. науч. тр. по прикл. бот., ген. и сел., 2001, 159: 24-34.
  54. Радченко Е.Е. Наследование устойчивости образцов зернового сорго и суданской травы к обыкновенной злаковой тле. Генетика, 2006, 42(1): 65-70.
  55. Радченко Е.Е., Звейнек И.А. Наследственное разнообразие коллекции ячменя из Китая по устойчивости к обыкновенной злаковой тле. Тез. докл. Межд. науч.-практ. конф. «Генетические ресурсы культурных растений». СПб, 2001: 392-394.
  56. Radchenko E.E. Greenbug resistance in local oat samples from East Asia. Agrifood research reports, 51. Proc. 7<sup>th</sup> Int. Oat Conference. Finland, 2004: 188.
  57. Чесноков П.Г. Устойчивость зерновых культур к насекомым. М., 1956.
  58. Михайлова Н.А., Шуровенков Ю.Б. Эволюция взаимоотношений растений и насекомых и устойчивость пшеницы. С.-х. биол., 1978, 13(3): 442-451.
  59. Souza E., Smith C.M., Schotzko D.J., Zemetra R.S. Greenhouse evaluation of red winter wheats for resistance to the Russian wheat aphid (*Diuraphis noxia* Mordvilko). Euphytica, 1991, 57(3): 221-225.

60. Webster J.A., Baker C.A., Porter D.R. Detection and mechanisms of Russian wheat aphid (*Homoptera: Aphididae*) resistance in barley. *J. Econ. Entomol.*, 1991, 84(2): 669-673.
61. Вавилов Н.И. Материалы к вопросу об устойчивости хлебных злаков против паразитических грибов. Труды селекционной станции при Московском с.-х. институте, 1913, 1: 1-110.

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

Поступила в редакцию  
10 мая 2012 года

## N.I. VAVILOV'S THEORY ON NATURAL IMMUNITY OF PLANTS TO HARMFUL ORGANISMS AND BREEDING OF CEREAL CROPS FOR APHID RESISTANCE

*E.E. Radchenko*

### S u m m a r y

The data on mechanisms of cereal crops active and passive resistance to cereal aphids are presented. The specificity of interaction between the insects and host plants is discussed. The prospects for broadening of cereal genetic diversity for aphid resistance are considered. It is shown that adaptation process of harmful organisms can be slow down by means of rational territorial distribution of donors with different resistance genes in population areas of insect. The results of studies on cereal crops genetic resources for aphid resistance completely confirm the laws on natural immunity of plants to harmful organisms which were stated by N.I. Vavilov.

### ВНИМАНИЮ ЧИТАТЕЛЕЙ! Вышла в свет книга:



**Ковальский В.В. Проблемы биогеохимии микроэлементов и геохимической экологии. Избранные труды /Отв. ред., авт. вступ. ст. Л.К. Эрнст; сост. Ю.В. Ковальский. М.: Россельхозакадемия, 2009, 357 с.**

Автор книги — выдающийся ученый биогеохимик, биохимик и эколог, член-корреспондент ВАСХНИЛ (РАСХН), лауреат Ленинской премии и премии имени В.И. Вернадского АН СССР Виктор Владиславович Ковальский (1899-1984). Ему принадлежит одно из ведущих мест в развитии учения о микроэлементах, в изучении биологических и биогеохимических процессов, протекающих при их участии в животном организме и природной среде.

Представленные труды посвящены проблемам геохимической экологии и биогеохимического районирования биосферы — новым направлениям, созданным автором. В них также обсуждаются вопросы биогеохимии микроэлементов, космических ритмов изменчивости живых органических систем, системной организованности биогенного цикла химических элементов, включающей все звенья биогеохимической пищевой цепи химических элементов, их пороговые концентрации в природных и техногенных условиях и биологические реакции организмов (в том числе эндемические заболевания человека, животных и растений).

Во вступительной статье академика РАСХН Л.К. Эрнста отмечается, что оригинальные труды В.В. Ковальского — фундаментальный вклад в сельскохозяйственную науку и естествознание. В частности, подчеркивается, что В.В. Ковальский первый в СССР стал изучать проблемы биохимии и биогеохимии микроэлементов в животноводстве, теоретически обосновал и разработал способы практического их применения в сельском хозяйстве и медицине.

В книге выделены три тематических раздела: «Биогеохимия микроэлементов и биогеохимические провинции», «Геохимическая экология и биогеохимическое районирование», «Геохимическая среда и жизнь». В четвертом разделе приведены биографические сведения о жизни и деятельности В.В. Ковальского, указатель избранных научных трудов по биогеохимии микроэлементов, геохимической экологии и биогеохимическому районированию (более 350 публикаций). Здесь же представлена литература о жизни и деятельности В.В. Ковальского.

Труды В.В. Ковальского по геохимической экологии и биогеохимическому районированию биосферы имеют не только научное, но и важное практическое значение, необычайно созвучны современным проблемам, стоящим перед страной. Книга предназначена для специалистов в области сельского хозяйства, биогеохимии, биохимии, медицины, экологии, биотехнологии и т.д., а также для преподавателей и студентов высших учебных заведений.

**Отзывы о книге просьба направлять по e-mail: yukovalsky@mail.ru**