

**ФЕДЕРАЛЬНЫЙ ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ЦЕНТР
ВСЕРОССИЙСКИЙ ИНСТИТУТ ГЕНЕТИЧЕСКИХ РЕСУРСОВ
РАСТЕНИЙ ИМЕНИ Н.И. ВАВИЛОВА (ВИР)**

**ТРУДЫ
ПО ПРИКЛАДНОЙ БОТАНИКЕ,
ГЕНЕТИКЕ И СЕЛЕКЦИИ, том 182
выпуск 3**

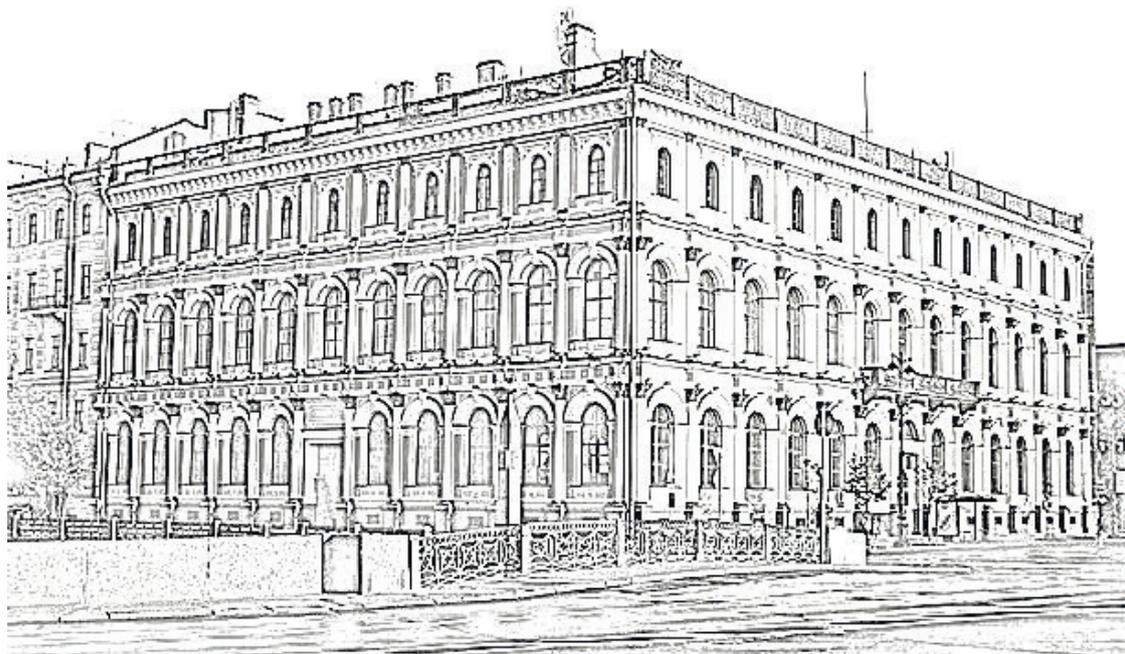
(основаны Р. Э. Регелем в 1908 г.)

**САНКТ-ПЕТЕРБУРГ
2021**

**PROCEEDINGS
ON APPLIED BOTANY, GENETICS
AND BREEDING, vol. 182
issue 3**

(founded by Robert Regel in 1908)

**ST. PETERSBURG
2021**



Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation
Federal Research Center
The N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources (VIR)

**PROCEEDINGS ON APPLIED BOTANY,
GENETICS AND BREEDING**

volume 182
issue 3



EDITOR-IN-CHIEF
E. K. Khlestkina

EDITORIAL BOARD

M. A. Vishnyakova (Deputy Editor-in-Chief), I. G. Loskutov (Deputy Editor-in-Chief), O. P. Mitrofanova (Deputy Editor-in-Chief), L. Yu. Schipilina (Executive Secretary), I. N. Anisimova, N. B. Brutch, I. G. Chukhina, O. B. Dobrovolskaya, V. I. Dorofeev, G. I. Filipenko, T. A. Gavrilenko, K. S. Golokhvast, V. M. Gorina, E. B. Hatefov, V. N. Korzun, T. V. Matveeva, S. S. Medvedev, N. V. Mironenko, I. V. Mitrofanova, E. E. Radchenko, I. D. Rashal, A. V. Rodionov, M. M. Silantyeva, O. V. Soloduhina, E. K. Turuspekov, Yu. V. Ukhatova, N. M. Zoteeva

EDITORIAL COUNCIL

O. S. Afanasenko, G. A. Batalova, A. Berville, L. A. Bespalova, A. Börner, A. Diederichsen, M. V. Duka, G. V. Eremin, N. Friesen, N. P. Goncharov, K. Hammer, V. Holubec, A. V. Kilchevsky, M. M. Levitin, A. I. Morgunov, H. A. Muminjanov, I. A. Tikhonovich

Editor in charge of this issue: *E. K. Khlestkina, E. A. Sokolova*
translator: *A. G. Krylov*

ST. PETERSBURG

2021

Министерство науки и высшего образования Российской Федерации
Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений
имени Н.И. Вавилова (ВИР)

**ТРУДЫ ПО ПРИКЛАДНОЙ БОТАНИКЕ,
ГЕНЕТИКЕ И СЕЛЕКЦИИ**

**том 182
выпуск 3**



ГЛАВНЫЙ РЕДАКТОР
Е. К. Хлесткина

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

*М. А. Вишнякова (зам. главного редактора), И. Г. Лоскутов (зам. главного редактора),
О. П. Митрофанова (зам. главного редактора), Л. Ю. Шипилина (ответственный секретарь),
И. Н. Анисимова, Н. Б. Брач, Т. А. Гавриленко, К. С. Голохваст, В. М. Горина, О. Б. Добровольская,
В. И. Дорофеев, Н. М. Зотеева, В. Н. Корзун, Т. В. Матвеева, С. С. Медведев, Н. В. Мироненко,
И. В. Митрофанова, Е. Е. Радченко, И. Д. Рашаль, А. В. Родионов, М. М. Силантьева,
О. В. Солодухина, Е. К. Туруспекоев, Ю. В. Ухатова, Г. И. Филипенко, Э. Б. Хатефов, И. Г. Чухина*

РЕДАКЦИОННЫЙ СОВЕТ

*О. С. Афанасенко, Г. А. Баталова, А. Бервилле, А. Бёрнер, Л. А. Беспалова, В. Голубец,
Н. П. Гончаров, А. Дидериксен, М. В. Дука, Г. В. Еремин, А. В. Кильчевский, М. М. Левитин,
А. И. Моргунов, Х. А. Муминджанов, И. А. Тихонович, Н. В. Фризен, К. Хаммер*

Ответственные редакторы выпуска: *Е. К. Хлесткина, Е. А. Соколова*
переводчик: *А. Г. Крылов*

САНКТ-ПЕТЕРБУРГ

2021

ТРУДЫ ПО ПРИКЛАДНОЙ БОТАНИКЕ, ГЕНЕТИКЕ И СЕЛЕКЦИИ. Т. 182, вып. 3. СПб., 2021. 192 с.

Обсуждаются особенности сохранения *ex situ* генофонда дикорастущих видов Prunoideae Focke (косточковые). Подведены итоги мобилизации генетических ресурсов плодовых, ягодных и орехоплодных культур в Беларуси. Определены: динамика активности пероксидазы и ее изоформ в листьях разных сортов яблони; компонентный состав эфирного масла североамериканских видов рода *Pinus* L., интродуцированных на Южном берегу Крыма; концентрация осмотика ПЭГ 6000 для определения засухоустойчивости генотипов проса в период прорастания семян. Дана оценка гибридов картофеля по признаку потемнения мякоти клубней в условиях Кировской области; адаптивного потенциала ячменя в условиях Северного Зауралья; образцов люпина узколистного (*Lupinus angustifolius* L.) из коллекции ВИР в условиях Беларуси; фитосанитарному состоянию коллекции люпина узколистного ВИР на северо-западе Российской Федерации; устойчивости образцов местного ячменя из Узбекистана к обыкновенной злаковой тле. Изучены: влияние погодных условий разных лет на биохимический состав масла льна. Исследованы хозяйственно ценные признаки североамериканских видов яблони для использования в селекции. Проанализированы: генетическое разнообразие алжирской популяции арахиса; вариабельность микросателлитных локусов сортов яблони селекции ВИР; устойчивость синтетической гексаплоидной пшеницы к возбудителю бурой ржавчины. Рассмотрены линии генетической коллекции подсолнечника ВИР, устойчивые к ложной мучнистой росе. Создан исходный материал для селекции раннеспелых кустовых и короткоплетистых сортов мускатной тыквы (*Cucurbita moschata* Duch. ex Poir.). Продемонстрирована возможность использования сортов и линий ICARDA в селекции яровой твердой пшеницы (*Triticum durum* Desf.) Нижнего Поволжья. Охарактеризована вирулентность *Puccinia striiformis* West. на образцах пшеницы и тритикале в коллекционных посевах ВИР в Дербенте и Пушкине. В условиях юга Узбекистана выявлены особенности антоэкологии *Lonicera japonica* Thunb. Публикуется русский текст эссе М. А. Вишняковой к испанскому изданию книги Н. И. Вавилова «Пять континентов».

Табл. 49, рис. 56, библиогр. 500 назв.

Для ресурсоведов, ботаников, генетиков, селекционеров, преподавателей вузов биологического и сельскохозяйственного профиля.

PROCEEDINGS ON APPLIED BOTANY, GENETICS AND BREEDING. Vol. 182, iss. 3. SPb., 2021. 192 p.

Specific features of *ex situ* conservation are clarified for the genetic diversity of Prunoideae Focke (stone fruit) wild species. The efforts to mobilize fruit, small fruit and nut crop genetic resources in Belarus are summarized. Dynamics in the activity of peroxidase and its isoforms is assessed in leaves of different apple cultivars. Component composition of essential oil has been analyzed in the North American *Pinus* L. species introduced to the southern coast of Crimea. The osmotic PEG 6000 concentrations have been identified for assessing drought resistance in millet genotypes during the seed germination phase. Potato hybrids have been evaluated according to tuber flesh darkening in Kirov Province, and the adaptability potential in barley has been studied under the conditions of the Northern Trans-Urals. Phytosanitary monitoring of VIR's narrow-leaved lupine (*Lupinus angustifolius* L.) collection has been carried out in the northwest of Russia. Narrow-leaved lupine accessions from VIR have been tested in Belarus. Greenbug resistance has been examined in barley landraces from Uzbekistan. The impact of weather conditions in different years on the biochemical composition of linseed oil has been estimated. Agronomic traits useful for breeding have been assessed in North American apple-tree species. Genetic diversity of the Algerian peanut population, microsatellite loci variability in VIR's apple cultivars, and leaf rust resistance of synthetic hexaploid wheat have been analyzed. Lines resistant to downy mildew in VIR's sunflower genetic collection are discussed. Source material has been developed for breeding early bushy and short-vined cultivars of *Cucurbita moschata* Duch. ex Poir. Cultivars and lines of spring durum wheat (*Triticum durum* Desf.) from ICARDA are shown to be useful for breeding in the Lower Volga region. Virulence of *Puccinia striiformis* West. has been tested on VIR's wheat and triticale accessions sown in Derbent and Pushkin. Anthecological features of *Lonicera japonica* Thunb. are identified for the environments of Southern Uzbekistan. The Russian translation of M. A. Vishnyakova's essay that introduced the Spanish edition of Nikolai Vavilov's *Five Continents* is published.

Tabl. 49, fig. 56, ref. 500.

Addressed to genetic resources experts, geneticists, plant breeders and lecturers of biological and agricultural universities and colleges.

CONTENTS

FROM THE EDITORIAL BOARD

Vavilov N.I. – Editor-in-Chief of <i>Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding</i> (1921–1940)	9
---	---

MOBILIZATION AND CONSERVATION OF THE GENETIC DIVERSITY OF CULTIVATED PLANTS AND THEIR WILD RELATIVES

Eremin G.V., Eremin V.G., Chepinoga I.S., Gasanova T.A. Genetic diversity of wild stone fruit species: specific aspects of <i>ex situ</i> conservation	12
Kazlouskaya Z.A., Fralova L.V., Taranau A.A., Yakimovich V.A., Palubiatka I.G. Mobilization of fruit, small fruit and nut crop genetic resources in Belarus	20

STUDYING AND UTILIZATION OF PLANT GENETIC RESOURCES

Gorlachova O.V., Gorbachova S.N., Lutenko V.S., Anceferova O.V. Identification of PEG 6000 concentrations for assessing drought resistance in millet genotypes during the seed germination phase.	30
Mishko A.E., Lutskiy E.O. Dynamics in the activity of peroxidase and its isoforms in leaves of different apple cultivars.....	37
Sakhno T.M., Plugatar Y.V., Shevchuk O.M., Feskov S.A., Bulavin I.V. Component composition of essential oil in the North American <i>Pinus</i> L. species introduced to the Southern Coast of Crimea.....	44
Sintsova N.F., Lyskova I.V., Kratyuk E.I., Arkhipov V.M. Evaluation of potato hybrids according to tuber flesh darkening and other useful agronomic characters under the conditions of Kirov Province.	54
Tetyannikov N.V., Bome N.A. Analysis of the genotype × environment interactions and assessment of the adaptability potential in barley under the conditions of the Northern Trans-Urals.	63

COLLECTIONS OF THE WORLD'S CROP GENETIC RESOURCES FOR THE DEVELOPMENT OF PRIORITY PLANT BREEDING TRENDS

Anokhina V.S., Ramanchuk I.Yu., Sauk I.B., Egorova G.P., Vishnyakova M.A. Complex assessment of narrow-leaved lupine (<i>Lupinus angustifolius</i> L.) accessions from the VIR collection in Belarus.....	74
Barsukova O.N. North American apple-tree species: sources of useful agronomic traits for breeding.....	86
Popova G.A., Rogalskaya N.B., Knyazeva N.V., Trofimova V.M., Shelenga T.V., Porokhvinova E.A., Brutch N.B. The impact of weather conditions in different years on the biochemical composition of linseed oil	91

GENETICS OF CULTIVATED PLANTS AND THEIR WILD RELATIVES

Gavrilova V.A., Stupnikova T.G., Makarova L.G., Alpatieva N.V., Karabitsina Yu.I., Kuznetsova E.B., Anisimova I.N. Lines resistant to downy mildew in the sunflower genetic collection at VIR.....	101
Djehim H., Bellil I., Khelifi D. Genetic diversity of the Algerian peanut population analyzed using morphological markers and seed storage proteins	111
Khakimova A.G., Gulyaeva E.I., Mitrofanova O.P. Resistance of synthetic hexaploid wheat to the leaf rust pathogen.....	125

DOMESTIC PLANT BREEDING AT THE PRESENT STAGE

- Gaponov S.N., Shutareva G.I., Tsetva N.M., Tsetva I.S., Milovanov I.V.**
Cultivars and lines from ICARDA in spring durum wheat (*Triticum durum* Desf.) breeding in the Lower Volga region.....137
- Elatzkova A.G.**
Identification and development of source material for breeding early bushy and short-vined cultivars
of *Cucurbita moschata* Duch. ex Poir143

IDENTIFICATION OF THE DIVERSITY OF CULTIVATED PLANTS AND THEIR WILD RELATIVES FOR SOLVING FUNDAMENTAL AND APPLIED PROBLEMS

- Shlyavas A.V., Trifonova A.A., Chepinoga I.S., Sidnin A.S., Boris K.V.**
Microsatellite loci variability in apple cultivars developed at VIR151

SYSTEMATICS, PHYLOGENY AND GEOGRAPHY OF CULTIVATED PLANTS AND THEIR WILD RELATIVES

- Djumayev Kh.K., Tkachenko K.G.**
Anthecological features of *Lonicera japonica* Thunb. in the environments of Southern Uzbekistan159

IMMUNITY OF CULTIVATED PLANTS AND THEIR WILD RELATIVES

- Abdullaev R.A., Vishnyakova M.A., Egorova G.P., Radchenko E.E.**
Phytosanitary monitoring of the narrow-leaved lupine collection of VIR in the northwest of Russia167
- Shaydayuk E.L., Yakovleva D.R., Abdullaev K.M., Pyukkenen V.P., Gulyaeva E.I.**
Population genetics studies of *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* in Dagestan and Northwestern Russia.....174

BRIEF REPORTS

- Radchenko E.E., Dyatlova K.D., Akimova D.E., Zveinek I.A.**
Greenbug resistance in barley landraces from Uzbekistan182

HISTORY OF AGROBIOLOGICAL RESEARCH AND VIR. NAMES OF RENOWN

- Vishnyakova M.A.**
The man standing on the globe.....186

СОДЕРЖАНИЕ

ОТ РЕДАКЦИИ

Вавилов Н. И. – главный редактор «Трудов...» (1921–1940)	9
--	---

МОБИЛИЗАЦИЯ И СОХРАНЕНИЕ ГЕНЕТИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ И ИХ ДИКИХ РОДИЧЕЙ

Еремин Г.В., Еремин В.Г., Чепинога И.С., Гасанова Т.А. Особенности сохранения генофонда дикорастущих видов косточковых культур <i>ex situ</i>	12
Козловская З.А., Фролова Л.В., Таранов А.А., Якимович О.А., Полубяtko И.Г. Мобилизация генетических ресурсов плодовых, ягодных и орехоплодных культур в Беларуси	20

ИЗУЧЕНИЕ И ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ГЕНЕТИЧЕСКИХ РЕСУРСОВ РАСТЕНИЙ

Горлачева О.В., Горбачева С.Н., Лютенко В.С., Анцыферова О.В. Подбор концентрации осмотика ПЭГ 6000 для определения засухоустойчивости генотипов проса в период прорастания семян	30
Мишко А.Е., Луцкий Е.О. Динамика активности пероксидазы и ее изоформ в листьях разных сортов яблони	37
Сахно Т.М., Плугатарь Ю.В., Шевчук О.М., Феськов С.А., Булавин И.В. Компонентный состав эфирного масла североамериканских видов рода <i>Pinus</i> L., интродуцированных на Южном берегу Крыма	44
Синцова Н.Ф., Лыскова И.В., Кратюк Е.И., Архипов В.М. Оценка гибридов картофеля по признаку потемнения мякоти клубней и других хозяйственно ценных признаков в условиях Кировской области	54
Тетяников Н.В., Боме Н.А. Анализ взаимодействия «генотип × среда» и оценка адаптивного потенциала ячменя в условиях Северного Зауралья	63

КОЛЛЕКЦИИ МИРОВЫХ ГЕНЕТИЧЕСКИХ РЕСУРСОВ КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ ДЛЯ РАЗВИТИЯ ПРИОРИТЕТНЫХ НАПРАВЛЕНИЙ СЕЛЕКЦИИ

Анохина В.С., Романчук И.Ю., Саук И.Б., Егорова Г.П., Вишнякова М.А. Комплексная оценка образцов люпина узколистного (<i>Lupinus angustifolius</i> L.) из коллекции ВИР в условиях Беларуси	74
Барсукова О.Н. Североамериканские виды яблони – источники хозяйственно ценных признаков для использования в селекции	86
Попова Г.А., Рогальская Н.Б., Князева Н.В., Трофимова В.М., Шеленга Т.В., Пороховинова Е.А., Брач Н.Б. Влияние погодных условий разных лет на биохимический состав масла льна	91

ГЕНЕТИКА КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ И ИХ ДИКИХ РОДИЧЕЙ

Гаврилова В.А., Ступникова Т.Г., Макарова Л.Г., Алпатьева Н.В., Карабицина Ю.И., Кузнецова Е.Б., Анисимова И.Н. Линии генетической коллекции подсолнечника ВИР, устойчивые к ложной мучнистой росе	101
Джегхим Х., Беллиль И., Кхелифи Д. Генетическое разнообразие алжирской популяции арахиса, изученной с использованием морфологических маркеров и запасных белков семян	111
Хакимова А.Г., Гульятеева Е.И., Митрофанова О.П. Устойчивость синтетической гексаплоидной пшеницы к возбудителю бурой ржавчины	125

ОТЕЧЕСТВЕННАЯ СЕЛЕКЦИЯ НА СОВРЕМЕННОМ ЭТАПЕ

Гапонов С.Н., Шутарева Г.И., Цетва Н.М., Цетва И.С., Милованов И.В.
Сорта и линии ICARDA в селекции яровой твердой пшеницы (*Triticum durum* Desf.) Нижнего Поволжья137

Елацкова А.Г.
Выявление и создание исходного материала для селекции раннеспелых кустовых и короткоплетистых сортов мускатной тыквы (*Cucurbita moschata* Duch. ex Poir.).....143

ИДЕНТИФИКАЦИЯ ГЕНЕТИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ И ИХ ДИКИХ РОДИЧЕЙ ДЛЯ РЕШЕНИЯ ФУНДАМЕНТАЛЬНЫХ И ПРИКЛАДНЫХ ПРОБЛЕМ

Шлявас А.В., Трифонова А.А., Чепинога И.С., Сиднин А.С., Борис К.В.
Анализ вариабельности микросателлитных локусов сортов яблони селекции ВИР..... 151

СИСТЕМАТИКА, ФИЛОГЕНИЯ И ГЕОГРАФИЯ КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ И ИХ ДИКИХ РОДИЧЕЙ

Джумаев Х.К., Ткаченко К.Г.
Особенности анэкологии *Lonicera japonica* Thunb. в условиях юга Узбекистана.....159

ИММУНИТЕТ КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ И ИХ ДИКИХ РОДИЧЕЙ

Абдуллаев Р.А., Вишнякова М.А., Егорова Г.П., Радченко Е.Е.
Фитосанитарный мониторинг коллекции люпина узколистного ВИР на северо-западе Российской Федерации.....167

Шайдаук Е.Л., Яковлева Д.Р., Абдуллаев К.М., Пюккенен В.П., Гультяева Е.И.
Популяционно-генетические исследования *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* в Дагестане и на Северо-Западе России174

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

Радченко Е.Е., Дятлова К.Д., Акимова Д.Е., Звейнек И.А.
Устойчивость к обыкновенной злаковой тле образцов местного ячменя из Узбекистана.....182

ИСТОРИЯ АГРОБИОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ И ВИР. СЛАВНЫЕ ИМЕНА

Вишнякова М.А.
Человек, стоящий на глобусе 186

Вавилов Н. И. – главный редактор «Трудов...» (1921–1940)

Надо торопиться создавать бессмертные труды!
Академик Н. И. Вавилов, 1939¹

Год 2021 отмечен знаменательной вехой в биографии нашего журнала – столетием со дня избрания в 1921 г. на должность главного редактора 34-летнего профессора Николая Вавилова (1887–1943), заведующего Отделом прикладной ботаники и селекции Сельскохозяйственного ученого комитета², сменившего на этом посту основателя журнала Роберта Эдуардовича Регеля (1867–1920).

На момент избрания Вавилова журнал имел статус центрального научного органа в области прикладной ботаники и селекции в России. Журнал, регулярно выходивший в свет с 1908 г., прекратил издание (1919 и 1920 г.) в связи с революцией в России и её негативными последствиями, в том числе «денежным голодом». Уже в августе 1922 г. Вавилов пишет австрийскому ботанику Х. К. Фрувирту (1862–1930) о первых успешных результатах: «Посылаю Вам также один номер наших Трудов по прикладной ботанике и селекции, который после трехлетнего перерыва начал издаваться снова»³ (рис. 1). Именно благодаря стараниям выдающегося ученого Николая Вавилова и его единомышленников – членов редакционного комитета (К. А. Фляксбергера, А. И. Мальцева, В. В. Пашкевича, В. Е. Писарева, Л. И. Говорова, В. А. Кузнецова и др.; рис. 2, а, б, в) в эти суровые годы была заложена база для издания и развития журнала, вполне отвечающего общим мировым стандартам научно-исследовательских публикаций 20–30-х гг. XX века.

По инициативе Вавилова журнал был переименован дважды. Еще в 1918 г. в письме к Р. Э. Регелю Н. Вавилов поднял вопрос о необходимости переименования издания «Труды Бюро по прикладной ботанике»: «Не имеете ли Вы в виду изменить название “Трудов Бюро”. Может быть достаточно вычеркнуть “Бюро”, а может быть и просто назвать их “Журналом прикладной ботаники”. Это не совсем праздный вопрос. В среде селекционеров мне приходилось слышать такие замечания: “Ведь это труды Бюро, как же в них печатать свои работы”, в этом доля правды есть, и, по-моему, это стоило бы устранить»⁴. Под новым названием – «Труды по прикладной ботанике и селекции» – журнал вышел в том же 1918 г. (Том 11, № 5/6).

С 1921 г. «Труды» начинают выходить выпусками под редакцией профессора Николая Ивановича Вавилова. В связи с появлением значительных работ по генетике, обоснованным желанием редакции публиковать их на страницах журнала, в 1927 г. журнал, начиная с тома 17, вып. 3, был переименован в «Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции» (1927–1931 гг.). Общее название журнала «Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции» с 1932 по 1937 г. «...остаётся неизменным,

¹ Научное наследство. Т. 10. Николай Иванович Вавилов: Из эпистолярного наследия, 1929–1940 гг. Москва : Наука, 1987. С. 417.

² В 1924 г. переименован во Всесоюзный институт прикладной ботаники и новых культур (ВИПБИНК); В 1930 г. переименован во Всесоюзный институт растениеводства (ВИР).

³ Николай Иванович Вавилов: Научное наследие в письмах: Международная переписка. Москва : Наука, 1994. Т. 1 : Петроградский период, 1921–1927. С. 46.

⁴ Научное наследство. Т. 5. Николай Иванович Вавилов: Из эпистолярного наследия, 1911–1928 гг. Москва : Наука, 1980. С. 33.

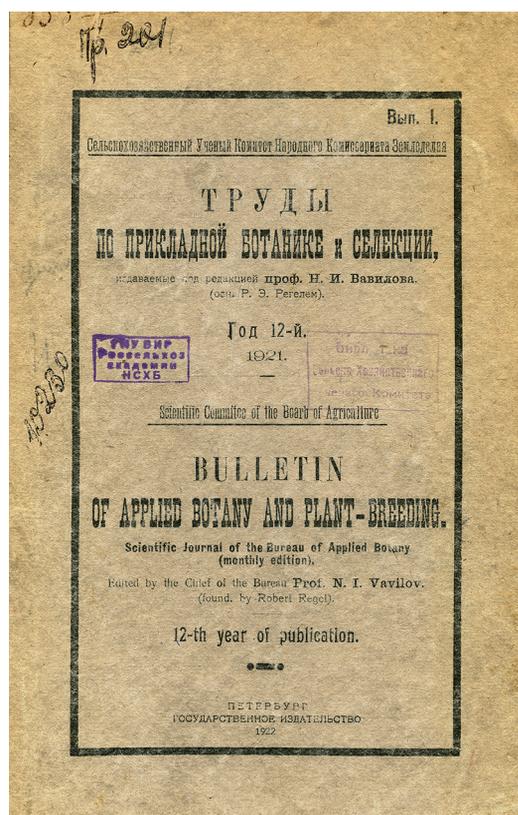
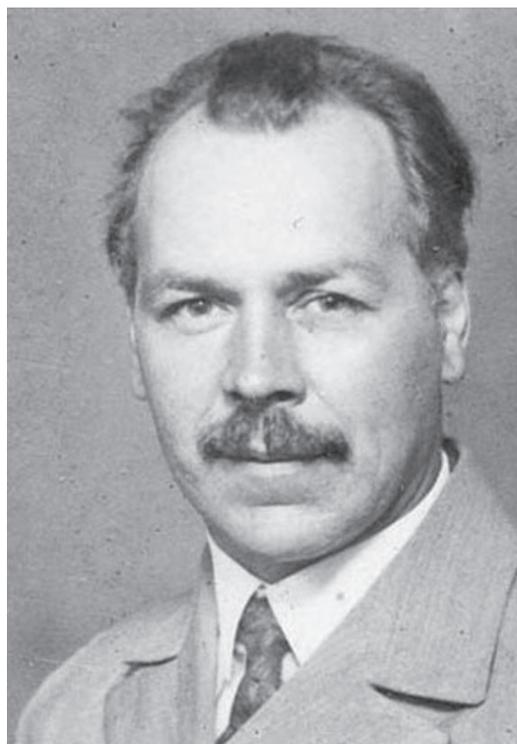
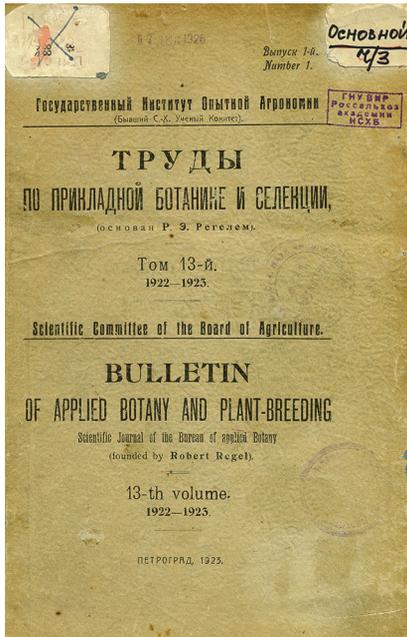
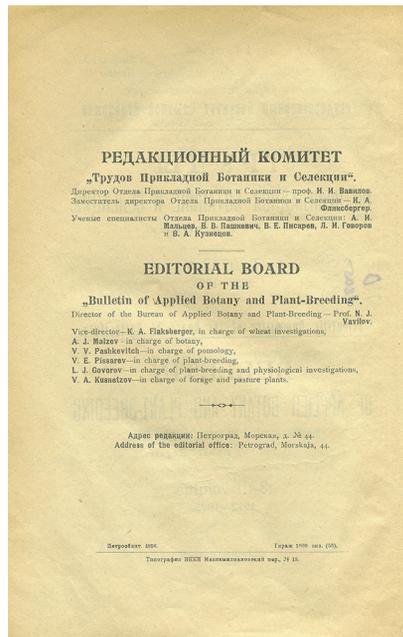


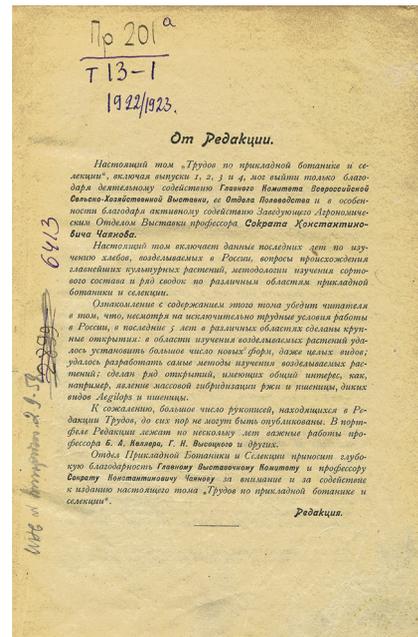
Рис. 1. Труды по прикладной ботанике и селекции. 1922. Т. 12 (1921), № 1



а)



б)



в)

Рис. 2. Труды по прикладной ботанике и селекции. 1923. Т. 13 (1922-1923), № 1:
а – обложка журнала; б – редакционный комитет; в – от редакции

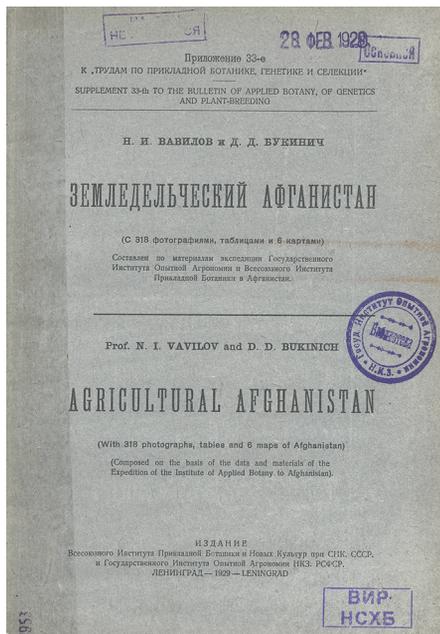


Рис. 3. Вавилов Н.И., Букинич Д.Д. Земледельческий Афганистан (С 318 фотографиями, таблицами и 6 картами): Составлен по материалам экспедиции Государственного института опытной агрономии и Всесоюзного института прикладной ботаники и селекции в Афганистан. Ленинград, 1929. (Прил. 33-е к «Трудам Бюро по прикладной ботанике, генетике и селекции»)

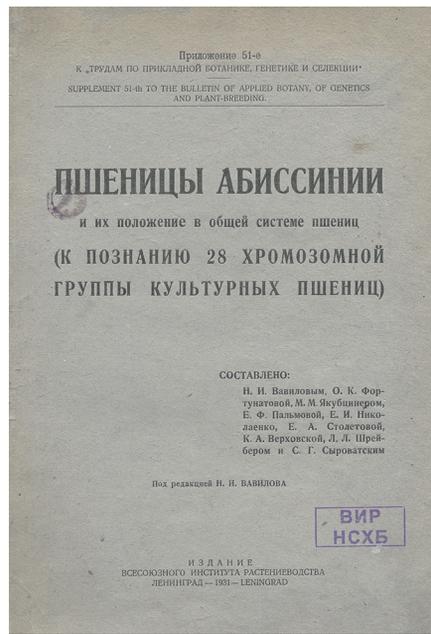


Рис. 4. Пшеницы Абиссинии и их положение в общей системе пшениц: (к познанию 28-хромосомной группы культурных пшениц) / составители: Н.И. Вавилов [и др.]. Ленинград, 1931. (Прил. 51-е к «Трудам по прикладной ботанике, генетике и селекции»)

но вводится новая нумерация с указанием номеров серии <...> Старое деление на выпуски и тома отменяется, и каждая серия будет выходить в отдельных выпусках»⁵. «Труды» были опубликованы: общая серия «Социалистическое растениеводство» и 13 специальных серий. Изменения, вводимые Вавиловым, объяснялись прежде всего появлением новых, оригинальных результатов или методов исследований, ведением углубленной исследовательской работы в мировом масштабе. Новый формат, принятый в 1932 г., позволял ученым, ориентированным на практические исследования, также активно публиковаться в «Трудах».

С 1908 г. при «Трудах» издавались в виде особых приложений общедоступные оригинальные или переводные работы по различным отделам прикладной ботаники и селекции. Приложения выходили в свет в период с 1908 по 1937 г., единственным исключением в послевоенный советский период является издание методического сборника в 1969 г. в виде особого приложения к тому 40.

В период руководства журналом Вавиловым были изданы Приложения с 22 по 84 (1922–1937 гг.). Николай Вавилов в качестве Приложений к «Трудам» опубликовал свои работы: «Полевые культуры юго-востока» (Приложение 23, 1922), совместно с Д. Д. Букиничем – «Земледельческий Афганистан» (Приложение 33, 1929; рис. 3), совместно с О. К. Фортунатовой, М. М. Якубцинером, Е. Ф. Пальмовой и др. – «Пшеницы Абиссинии и их положение в общей системе пшениц: (к познанию 28-хромозомной группы культурных пшениц)» (Приложение 51, 1931; рис. 4). Авторами оригинальных или переводных работ, опубликованных в качестве Приложений к «Трудам», были известные ученые: Е. Н. Синская,

Л. С. Берг, К. М. Чинго-Чингас, А. И. Мальцев, Н. А. Максимов, В. В. Пашкевич, Н. И. Кичунов, И. Ф. Макаров, В. В. Таланов, С. М. Букасов, М. М. Якубцинер и др.

Профессор Н. И. Вавилов лично контролировал все вопросы, связанные с издательской деятельностью ВИР. «Результаты работ Института регулярно публикуются в “Трудах по прикладной ботанике, генетике и селекции”, а также в Приложениях к ним, и тем самым представлены на строгий суд общественности и научной критики как в пределах самого Союза, так и за его границами»⁶. Николай Иванович участвовал в переговорах, осуществлял отправку томов за границу, вел регулярную переписку с целью получения в редакционный портфель журнала новейших работ отечественных и зарубежных авторов по актуальным проблемам прикладной ботаники, генетики, селекции. После успешной публикации того или иного автора Вавилов говорил: «Не напрасно я все время беру на себя роль беспокойного будильника!»⁷.

Пост главного редактора «Трудов по прикладной ботанике, генетике и селекции» Николай Вавилов занимал с 1921 г. до дня ареста 6 августа 1940 г. во время Комплексной (агроботанической) экспедиции Наркомзема СССР в западные районы Украинской и Белорусской ССР.

Академик Н. И. Вавилов внес неоценимый вклад в развитие мировой науки, оставил после себя богатое наследие научных трудов. «Когда Фарадея спросили, каким образом он достиг больших результатов, он ответил, что работал толково и регулярно, кратко и толково подытоживал результаты своей работы и опубликовывал их. Вот и весь рецепт!»⁸.

Редакция журнала

⁵ Соколова Е.А., Котелкина И.В. Журнал «Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции»: к 110-летию со дня основания. Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 2018. Т. 179, вып. 3. С. 347. DOI: 10.30901/2227-8834-2018-3-332-357

⁶ Перспективный план работ Всесоюзного института прикладной ботаники и новых культур на пятилетие 1927/28–1931/32 гг. : проект. Ленинград, 1928 (1929). С. 3.

⁷ Научное наследство. Т. 10. Николай Иванович Вавилов: Из эпистолярного наследия, 1929–1940 гг. Москва : Наука, 1987. С. 417.

⁸ Там же.

Особенности сохранения генофонда дикорастущих видов косточковых культур *ex situ*

DOI: 10.30901/2227-8834-2021-3-12-19

УДК 634.2:631.526.1/.4(089)

Поступление/Received: 18.11.2020

Принято/Accepted: 02.09.2021



Г. В. ЕРЕМИН, В. Г. ЕРЕМИН,
И. С. ЧЕПИНОГА, Т. А. ГАСАНОВА*

Федеральный исследовательский центр
Всероссийский институт генетических ресурсов
растений имени Н.И. Вавилова,
Крымская опытно-селекционная станция – филиал ВИР,
353384 Россия, Краснодарский край, г. Крымск,
ул. Вавилова, 12
*✉ kross67@mail.ru

Genetic diversity of wild stone fruit species: specific aspects of *ex situ* conservation

G. V. EREMIN, V. G. EREMIN,
I. S. CHERPINOVA, T. A. GASANOVA*

N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources,
Krymsk Experiment Breeding Station of VIR,
12 Vavilova St., Krymsk, Krasnodar Territory 353384, Russia
*e-mail: kross67@mail.ru

Актуальность. Одной из важнейших задач ученых Крымской ОСС является долговременное сохранение генофонда дикорастущих видов (более тысячи генотипов сорока четырех видов Prunoideae Focke, Rosaceae Juss.), собранных в экспедициях. Сохранять представителей дикорастущей флоры гораздо сложнее, чем культурные сорта, в силу узкой специализации к факторам внешней среды и необходимости создания условий для успешного произрастания. Данный аспект касается прежде всего таких видов, как *Louiseania pedunculata* (Pall.) Pachom., *L. ulmifolia* (Franch.) Pachom., *Prunus cocomilia* Ten., *P. brigantia* Vill., *Armeniaca sibirica* (L.) Lam., *Padus ssiiori* (F. Schmidt) C.K. Schneid. и ряда других.

Методы. Исследования проводились в насаждениях полевого генного банка Крымской ОСС в соответствии с методическими указаниями ВИР. Объекты исследований – коллекционные образцы дикорастущих видов косточковых.

Результаты. На основании многолетних полевых исследований для сохранения *ex situ* дикорастущих интродуцентов используются кадочная культура и модернизированная технология загущенной посадки с формировкой кроны по типу «бордюра». Она предусматривает учет биологических особенностей видов, использование корнесобственных или привитых растений на клоновых подвоях различной силы роста в зависимости от их жизненной формы (дерево, куст), устойчивости к биотическим и абиотическим стрессорам, требований к почве и рельефу местности, задач, стоящих перед исследователями. Установлено, что рекомендуемые схемы (2,5–4,0 × 0,5–1,0 м) значительно уменьшают площадь, занимаемую под одинаковым количеством культивируемых растений, в сравнении с обычной, снижают энерго- и трудозатраты на технологических работах.

Ключевые слова: генетические ресурсы, стратегия сохранения генофонда, биологическое разнообразие, генотип, сад хранения, схема посадки, клоновый подвой, формирование кроны.

Background. One of the most important tasks faced by the scientists of Krymsk Experiment Breeding Station of VIR is the long-term preservation of the stone fruit gene pools (over 1,000 genotypes of 44 species) collected during plant explorations. It is much more difficult to preserve representatives of the wild flora than cultivars, due to their ecological specialization to specific environments and the need to create conditions for their successful development. This aspect concerns, first of all, such species as *Louiseania pedunculata* (Pall.) Pachom., *L. ulmifolia* (Franch.) Pachom., *Prunus cocomilia* Ten., *P. brigantia* Vill., *Armeniaca sibirica* (L.) Lam., *Padus ssiiori* (F. Schmidt) C.K. Schneid., and some others.

Methods. The studies were carried out in the collection plantations of the field genebank at Krymsk Experiment Breeding Station of VIR according to VIR's guidelines. Accessions of wild stone fruit species were the objects of the studies.

Results. Many years of field research into *ex situ* conservation of introduced wild species proved the efficiency of stone fruit cultivation in tub culture and a modified technique of dense planting with crown formation according to the “border-hedge” pattern. It takes into account biological characteristics of genotypes shaped in natural areas, the use of own-root or grafted plants on clonal rootstocks of various growth rates depending on their life form (tree or shrub), resistance to biotic and abiotic stressors, soil and terrain requirements, and the tasks posed before researchers. The recommended planting schemes (2.5–4.0 × 0.5–1.0 m) significantly reduce the area occupied by the same number of plants in conventional cultivation patterns and cut down power and labor inputs into technological practices.

Key words: genetic resources, gene pool conservation strategy, biodiversity, genotype, conservation garden, planting scheme, clonal rootstock, crown formation.

Введение

Оптимизация долгосрочного хранения генотипов плодовых, в том числе косточковых культур, в настоящее время становится все более актуальной в связи с увеличением численности единиц хранения, а также с активным использованием выделяемых из него форм в новых программах по селекции сортов с уникальными хозяйственно-биологическими признаками.

Подход к сбору растений по всему миру и сохранению в живом состоянии культурных и родственных им диких видов, впоследствии утвержденный как международное направление по формированию генетического банка сельскохозяйственных растений, разработал Н. И. Вавилов в своих трудах (Vavilov, 1931).

Способы сохранения видов и сортов растений определяются рядом документов, в том числе международной Глобальной стратегией, включающей комплексную программу действий по сохранению растительного биоразнообразия *in situ*, *ex situ* и *in vitro*, отраженную в решениях конференций сторон Конвенции о биологическом разнообразии в различные годы, в том числе в Гааге в 2002 г., (Decision VI/9..., 2002), Египте в 2018 г. (Conference of the Parties..., 2018). ВИР выполняет важную задачу по обеспечению исходным материалом НИИ и селекционные центры в целях обеспечения продовольственной безопасности России. Крымская опытно-селекционная станция (ОСС) – филиал ВИР, являясь структурным подразделением Всероссийского института генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова (ВИР), в этом аспекте занимается не только интродукцией, размножением и сохранением ценных и редких видов и образцов в полевом генном банке, сосредоточившем более 5 тысяч генотипов, но и развитием стратегии сохранения собранного генофонда.

Важнейшее значение в этой связи имеет сохранение представленного в коллекциях разнообразия дикорастущих форм, собранных в ходе экспедиций. Данная проблема особенно актуальна в настоящее время, когда, как известно, вследствие освоения территорий для деятельности человека и изменения климата отмечается элиминация не только образцов, но и целых видов.

Рассматриваемый вопрос важен также в плане вовлечения в селекционный процесс дикорастущих родичей культурных растений в связи с необходимостью значительного расширения генетического разнообразия исходного материала, особенно адаптивного к био- и абиотическим стрессорам, что дает возможность выводить сорта принципиально новые, примером чего может являться создание клоновых подвоев для косточковых плодовых культур (Eremin, 1985, 2015; Eremin G.V., Eremin V.G., 2015; Eremin et al., 2017).

В переднеазиатском, среднеазиатском, (Vavilov, 1931), европейско-сибирском, восточно-азиатском (Zhukovskiy, 1970) генцентрах сосредоточено огромное разнообразие дикорастущих видов подсемейства Prunoideae Focke (косточковые, Rosaceae Juss.), сформировавшихся в экстремальных погодных условиях. Это ксерофитные виды миндаля (метельчатый, колючейший и бухарский); персика (мира и Давида); микровишни (мелкоплодная, простертая и седая); зимостойкие виды абрикоса (сибирский и маньчжурский); луизеании (черешчатая и вязолистная); вишни (степная и сахалинская). Исключительную ценность представляют виды с длительным периодом покоя и поздним цветением, слаборослые, скороплодные, с иммунитетом к болезням – вишни (остро-

пильчатая, сахалинская, курильская, Максимовича); черемухи (виргинская и капули); персика (мира и Давида). Многие из этих видов легко размножаются черенками.

В многочисленных экспедициях на северный Тянь-Шань, Западный Копетдаг, Северо-Западный Памир, Южный Урал, Северный Кавказ, в Закавказье, Восточно-Европейскую равнину в коллекцию Крымской ОСС мобилизованы наиболее устойчивые к экстремальным условиям произрастания, ценные по хозяйственным и биологическим качествам образцы.

Традиционно сохранение генофонда проводилось с применением экстенсивных технологий, на семенных высокорослых подвоях, при схемах посадки 5–6 м × 3–4 м, что требовало больших территорий и затрат. С внедрением в садоводство интенсивных технологий на Крымской ОСС в настоящее время генотипы для долгосрочного хранения культивируются в полевом генном банке на клоновых подвоях при уплотненной схеме посадки, что позволяет значительно экономить земельные и энергоресурсы (Eremin et al., 2007).

В связи с этим исследования по разработке методологических подходов и практических способов эффективного и экономичного сохранения разнообразия дикорастущих видов и форм косточковых растений, успешного использования его компонентов в селекционных программах чрезвычайно актуальны.

Материалы и методы

Исследования проводились в коллекционных насаждениях полевого генного банка Крымской ОСС ВИР с 2007 по 2020 г. в соответствии с методическими указаниями ВИР (Yushev et al., 2016). Объекты исследований – коллекционные образцы дикорастущих видов подсемейства Prunoideae.

Результаты и обсуждение

В ходе исследований, выполненных в рамках развития стратегии сохранения генетических ресурсов косточковых плодовых культур и их диких родичей, совершенствования технологии сохранения и систематизации биологического разнообразия, выявлено, что в садах хранения Крымской ОСС сосредоточено более тысячи образцов косточковых из сорока четырех видов сем. Rosaceae – представителей дикорастущей флоры (табл. 1).

При долгосрочном хранении биологического разнообразия видов каждому генотипу должна быть подобрана своя технология. В числе современных эффективных методов можно назвать криоконсервацию и хранение *in vitro*, находящиеся в последнее время в мировой практике все большее распространение (Mosella-Chancel et al., 1980; Forsline et al., 1998).

Однако наиболее приемлемым способом сохранения генофонда для большинства научных учреждений по-прежнему остается культивирование в условиях сада, поскольку обозначенные выше методы еще не доступны учреждениям – обладателям больших генофондов по причине отсутствия соответствующего дорогостоящего оборудования и кадров. К тому же достаточно многие дикорастущие виды, характеризующиеся обширным полиморфизмом, постоянно востребованы для использования в исследованиях по селекции и агротехнологии.

На Крымской ОСС разработана и в течение ряда лет применяется технология выращивания образцов гене-

Таблица 1. Представленность разнообразия дикорастущих видов Prunoideae Focke (Rosaceae Juss.) в коллекциях Крымской опытно-селекционной станции ВИР

Table 1. Representativeness of the Prunoideae Focke (Rosaceae Juss.) wild species diversity in the collections of Krymsk Experiment Breeding Station of VIR

Культура	Видовое разнообразие		
	видов согласно литературным данным, шт	видов в коллекции, шт	образцов в коллекции, шт
Вишня	22	22	742
Абрикос	6	4	41
Слива	2	2	0
Персик	6	3	22
Черемуха	6	4	110
Микровишня	6	6	67
Миндаль	7	3	112
Всего:	55	44	1094

тической коллекции с формировкой кроны по типу «бордюр» (Eremin et al., 2007). Основными элементами этой системы являются конструкции насаждений с более плотным размещением растений и ежегодной жесткой обрезкой, способствующей активному росту побегов и исключением или сведением к минимуму плодоношения.

При этом, как указывалось в предыдущих работах (Eremin et al., 2007; Eremin et al., 2019), следует выполнять следующие требования:

- плотность размещения растений должна быть максимально допустимой с учетом особенностей биологии образцов коллекции и условий наиболее экономичной технологии возделывания;
- при необходимости проведения апробации, изучения, гибридизации, и т. д. в отдельные годы выполняется только умеренная корректирующая обрезка, но в последующие годы такие растения с использованием жесткой обрезки доводят до уровня типичных деревьев, произрастающих в саду хранения;
- технологические работы по уходу за растениями проводятся по типу, принятому для молодых садов или черенковых маточников, с возможностью применения машинной контурной обрезки.

Накопленный опыт по созданию садов хранения косточковых культур дал возможность модернизировать технологию применительно к дикорастущим интродуцентам с учетом их биологических особенностей, позволяющих повышать эффективность проведения работ по их сохранению. Следует, однако, отметить, что сохранять представителей дикорастущей флоры гораздо сложнее, чем культурные сорта. Как правило, большинство дикорастущих видов узко специализированы в своих требованиях к факторам внешней среды, и создать приемлемые условия для их успешного произрастания бывает сложно. Это касается прежде всего таких видов, как *Louiseana pedunculata* (Pall.) Pachom., *L. ulmifolia* (Franch.) Pachom., *Prunus cocomilia* Ten., *P. brigantiaca* Vill., *Armeniaca sibirica* (L.) Lam., *Padus ssiroi* (F. Schmidt) C.K. Schneid. и ряда других. Для этих видов принято создавать особые условия и чаще всего – выращивание в кадочной культуре в оранжерее (рис. 1).

При размещении растений в садах следует учитывать и генотипические особенности видов (Goldschmidt, 2013). В частности известно, что сорта абрикосов среднеазиатской эколого-географической группы отличаются быстрым ростом, мощным развитием, тогда как ирано-кавказские и образцы дагестанских популяций характеризуются более слабым ростом и развитием (Kovalev, 1963; Asadulaev et al., 2020). К тому же следует помнить, что вспышки монилиоза на деревьях абрикоса чаще происходят в равнинной и предгорной зонах. Приспособлены к аридным условиям произрастания виды миндаля (Vitkovsky, 2003; Eremin et al., 2008; Richter et al., 2020) и такие виды, как микровишня простертая (*Microcerasus prostrata* (Labill.) M. Roem.) и седая (*M. incana* (Pall.) M. Roem.). Что касается условий перезимовки, то для большинства дикорастущих кустарниковых видов лучше подходят небольшие склоны и возвышенности.

Большое значение для закладки сада хранения имеет использование корнесобственных растений или подбор подвоев различной силы роста в зависимости от жизненной формы (дерево, куст).

Наиболее оптимальным для сохранения сортовой чистоты является использование в саду хранения корнесобственных растений. У большинства дикорастущих видов косточковых получить такие растения не представляет сложности. Вишня степная, терн, миндаль низкий (*Amygdalus nana* L.) образуют корневую поросль и легко размножаются корневыми черенками (рис. 2).

В то же время антипка, абрикос, персик, микровишни войлочная и низкая, миндали Фенцля и бухарский корневую поросль не образуют. Их следует размножать прививкой на клоновые подвои, которые подбирают в зависимости от силы роста сохраняемого генотипа (Eremin et al., 2000).

При задействовании системы «бордюр» для размещения в саду хранения генотипов со слабым или карликовым ростом требуется внесение некоторых коррективов в сравнении с сильнорослыми образцами. Это относится к слаброслым представителям видов микровишни: *Microcerasus tomentosa* (Thunb.) Wall., *M. pumila* (L.) Eremin & Yushev, *M. incana*, *M. glandulosa* (Thunb.) M. Roem., *M. prostrata*; к видам кустарниковых миндалей: *Amygdalus nana*,



Рис. 1. Отдаленный гибрид миндаля обыкновенного (*Amygdalus communis* L.) со сливой Писсарда (*Prunus pissardii* Carr.) в кадочной культуре

Fig. 1. A distant hybrid between common almond (*Amygdalus communis* L.) and red-leaf cherry plum (*Prunus pissardii* Carr.) grown in tub culture



Рис. 2. Корнесобственное растение миндаля низкого (*Amygdalus nana* L.) в саду хранения

Fig. 2. An own-root plant of dwarf Russian almond (*Amygdalus nana* L.) in the conservation garden

A. petunnikowii Litv.; луизеании: *Louiseania pedunculata*, *L. ulmifolia*, *L. triloba* (Lindl.) Pachom.; вишни: *Cerasus fruticosa* Pall., *C. incisa* (Thunb.) Loisel., *C. × dawycensis* Sealy; а также терна (*Prunus spinosa* L.). В данном случае можно уплотнить схему посадки до 2,5–4,0 м в междурядьях и 1,0–0,5 м в ряду.

При сохранении генофонда диких родичей культурных растений с кустарниковым типом роста целесообразно создавать загущенные посадки на слаборослых

клоновых подвоях (ВВА 1, ВСВ 1, ВСЛ 1). На Крымской ОСС для таких конструкций насаждений используется расстояние 4 м в междурядье и 1,0 м в ряду (рис. 3).

Образцы видов с жизненной формой дерево для садов хранения следует прививать как на слабо-, так и на среднерослые клоновые подвои. Последние требуют использования технологий с размещением крупногабаритных деревьев с междурядьями 4–5 м и расстоянием между деревьями в ряду 1,5–2,0 м. Из среднерослых клоно-



Рис. 3. Микровишня седая (*Microcerasus incana* (Pall.) M. Roem.) на подвое ВСВ 1 (схема посадки: 4 × 1 м) в саду хранения

Fig. 3. Plants of *Microcerasus incana* (Pall.) M. Roem. grown on VSV 1 rootstocks (planting scheme: 4 × 1 m) in the conservation garden

вых подвоев для косточковых культур хорошо зарекомендовали себя: Кубань 86, Эврика 99, Зарево, Дружба, ВСЛ 2, ЛЦ 52, ВЦ 13, Рубин, РВЛ 9, Бест.

По сравнению с насаждениями на сильнорослых подвоях со схемой посадки 5–6 × 3–5 м за счет загущенных посадок в 1,5–2 раза сокращается площадь земельных участков, используемых для садов хранения, в 2,5 раза снижаются затраты на агротехнические мероприятия по уходу за сохраняемыми генотипами (табл. 2).

При закладке сада хранения необходимо выбирать клоновые подвои, хорошо совместимые со всеми или с большинством сохраняемых генотипов, чтобы избежать гибели их от несовместимости. Надо учитывать известные проявления этого свойства видообразцов-привоев с некоторыми подвоями. В ходе работы по изучению клоновых и семенных подвоев, а также большого числа генотипов, привитых на сравнительно хорошо известные подвои, были выявлены случаи несовместимости, ранее не известные. В частности несовместимость про-

Таблица 2. Затраты на работы по уходу за садами хранения генофонда плодовых культур по общепринятым методам и в уплотненной посадке по типу «бордюр»

Table 2. Maintenance costs for fruit plant diversity conservation gardens arranged conventionally and following a denser planting pattern using border hedging

Наименование работ	Количество деревьев на 1 га					
	667 (схема посадки: 5 × 3 м)			2500 (схема посадки: 4 × 1 м)		
	объем работ	фонд оплаты труда, тыс. руб.	расход ГСМ, тыс. руб.	объем работ	фонд оплаты труда, тыс. руб.	расход ГСМ, тыс. руб.
Обрезка деревьев, удаление поросли, шт.	667	15,6	0,067	2500	46,4	0,067
Посадка саженцев по ремонту, шт.	100	3,3	-	300	9,8	-
Дискование междурядий, 3-кратное, га	3	0,8	0,154	3	0,8	0,154
Прополка 2-кратная, га	2	62,1	-	2	62,1	-
Опрыскивание, внесение гербицидов, ЖКУ (6-кратное), га	6	3,6	0,775	6	3,6	0,775
Полив бочкой, шт	667	2,4	0,630	2500	8,9	2,250
Итого:		87,8	1,6		131,6	3,2
Всего расходов:			89,4			134,8
Расходов на уход за 1 растением:			0,134			0,054

является при прививке восточноазиатских видов вишни на антипку, образцов степной вишни на ВСЛ 2, образцов абрикоса на клоновые подвои ВСВ 1, Кубань 86 и ВВА 1, ряда образцов вишни на ВСЛ 2. Для образцов видов персика нужно использовать клоновые подвои – Кубань 86, Эврика 99, ВВА 1, Бест; для абрикоса – Дружба, Эврика 99, Бест; для вишни – ЛЦ 52, ВП-1, РВЛ 9, Рубин.

Следует учесть и специфические требования к работам по уходу за слаброслыми дикорастущими видами. В силу своих особенностей они требуют более легких почв и не переносят переувлажнения. Вопросы ухода, борьбы с болезнями и вредителями, способов формирования кроны, обработки почвы описаны ранее (Eremin et al., 2019).

Как отмечалось, на Крымской ОСС в настоящее время широко используется комбинированная система сочетания садов хранения с садами предварительного изучения. Эта система предусматривает ускоренную оценку по важнейшим признакам образцов генофонда в первые годы плодоношения в плотных садах интенсивного типа с последующим переводом насаждений на формирование кроны по системе «бордюр». Выделившиеся при этом генотипы передаются для углубленного изучения в признаковую генетическую коллекцию, а весь имеющийся на участке генофонд будет сохранен в данном насаждении по той же технологии возделывания, что и первоначально высаженная здесь часть коллекции.

Принципы подбора образцов для поддержания в генетических коллекциях хранения формируются с учетом их оригинальности и значимости (Eremin, Gasanova, 2009). В частности сюда включают:

- перспективные доноры и источники селекционно значимых признаков;
- оригинальные образцы с уникальными признаками, редко встречающимися в популяциях дикорастущих видов и местных популяциях одичавших сортов, а также выделенных из гибридного фонда;
- ценные мутации, естественные и индуцированные полиплоиды современных сортов и подвоев, а также специфичные гибриды отдаленных скрещиваний, особенно между видами различных родов подсемейства Prunoideae, которые по разным причинам трудно получить;
- представителей редких видов или уникальные формы полиморфных видов.

Заключение

Таким образом, для эффективного сохранения интродуцированных образцов дикорастущих видов родов *Prunus* L., *Armeniaca* Scop., *Cerasus* Mill., *Microcerasus* Webb. et Berthel., *Louisaenia* Carr., *Padus* Mill., *Persica* Mill., *Amygdalus* L. (Prunoideae, Rosaceae) в условиях *ex situ* целесообразно культивировать растения в кадочной культуре в оранжерее или по технологии «бордюр» с учетом их биологических особенностей, сформированных в природных ареалах. Это предусматривает использование корнесобственных растений или привитых на подвоях различной силы роста в зависимости от жизненной формы, мощности развития образца, засухоустойчивости и зимостойкости, требований к почве и рельефу местности, задач, стоящих перед исследователями и т. д.

Рекомендуемые схемы загущенной посадки значительно уменьшают площадь, занимаемую под одинаковым количеством растений в коллекционной посадке, существенно снижают энерго- и трудозатраты на технологических работах по уходу за растениями.

Работа выполнена в рамках государственного задания согласно бюджетным проектам ВИР по теме № 0662-2020-0004 «Коллекции ВИР вегетативно размножаемых культур (картофель, плодовые, ягодные, декоративные, виноград) и их диких родичей – изучение и рациональное использование».

The work was done within the framework of the State Task according to the theme plan of VIR, Project No. 0662-2020-0004 "Collections of vegetatively propagated crops (potato, fruit, berry and ornamental crops, grapes) and their wild relatives at VIR: studying and sustainable utilization".

References / Литература

- Asadulaev Z.M., Anatov D.M., Osmanov R.M. Apricot in Dagestan. Makhachkala: Academy of Sciences; 2020. [in Russian] (Асадулаев З.М., Анатов Д.М., Османов Р.М. Абрикос в Дагестане. Махачкала: Академия наук; 2020). URL: http://gorbotsad.ru/files/Apricot_in_Dagestan.pdf [дата обращения: 02.03.2021].
- Conference of the Parties to the Convention on Biological Diversity. Fourteenth meeting, 17–29 November 2018, Sharm El Sheikh, Egypt; 2018. [in Russian] (Конференция сторон Конвенции о биологическом разнообразии. Четырнадцатое совещание, 17–29 ноября 2018 г., Шарм-эль-Шейх, Египет; 2018). URL: <https://www.cbd.int/doc/c/da2e/5116/275cb5a98b1ab7a6ac7d2b11/cop-14-12-ru.docx> [дата обращения: 04.02.2021].
- Decision VI/9 of the Conference of the Parties to the Convention on Biological Diversity. April 19, 2002. Hague; 2002. [in Russian] (Решение VI/9 Конференции сторон по конвенции о биологическом разнообразии; 19 апреля 2002 г. Гаага; 2002). URL: <https://www.cbd.int/doc/decisions/cop-06/full/cop-06-dec-ru.pdf> [дата обращения: 04.02.2021].
- Eremin G.V. Collection, study and use of a gene pool of wild species of the genus *Prunus* L. *Fruit Growing and Viticulture of South Russia*. 2015;36(6):14-25. [in Russian] (Еремин Г.В. Сбор, изучение и использование генофонда дикорастущих видов рода *Prunus* L. *Плодоводство и виноградарство Юга России*. 2015;36(6):14-25).
- Eremin G.V. Remote hybridization of stone fruit plants (Otdalennaya gibridizatsiya kostochkovykh plodovykh rasteniy). Moscow: Agropromizdat; 1985. [in Russian] (Еремин Г.В. Отдаленная гибридизация косточковых плодовых растений. Москва: Агропромиздат; 1985).
- Eremin G.V., Eremin V.G. Use of the genetic diversity of wild *Prunus* L. species in breeding of clonal rootstocks of stone fruit crops. *Proceedings of Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2015;176(4):416-428. [in Russian] (Еремин Г.В., Еремин В.Г. Использование генофонда дикорастущих видов рода *Prunus* L. в селекции клоновых подвоев косточковых культур. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2015;176(4):416-428). DOI: 10.30901/2227-8834-2015-4-416-428
- Eremin G.V., Gasanova T.A. The concept of development and breeding use of stone fruit plant genetic collections (Kontseptsiya sozdaniya i ispolzovaniya v selektsii geneticheskikh kollektiy kostochkovykh plodovykh rasteniy). Krymsk; 2009. [in Russian] (Еремин Г.В., Гасанова Т.А. Концепция создания и использования в селекции генетических коллекций косточковых плодовых растений. Крымск; 2009).

- Eremin G.V., Gasanova T.A., Eremin V.G., Chepinoga I.S. Experience in preserving the genetic diversity of stone fruits using the border hedging technology. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2019;180(2):7-11. [in Russian] (Еремин Г.В., Гасанова Т.А., Еремин В.Г., Чепинога И.С. Опыт хранения генофонда косточковых культур по технологии «бордюр». *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2019;180(2):7-11). DOI: 10.30901/2227-8834-2019-2-7-11
- Eremin G.V., Kovaleva V.V., Chepinoga I.S., Eremin V.G., Sedin A.A. Experience of setting up an orchard to maintain fruit plant diversity by using border planting techniques. *Bulletin of Applied Botany, Genetics and Plant Breeding*. 2007;161:3-6. [in Russian] (Еремин Г.В., Ковалева В.В., Чепинога И.С., Еремин В.Г., Седин А.А. Создание сада хранения генофонда плодовых растений по технологии «бордюр». *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2007;161:3-6).
- Eremin G.V., Podorozhnyi V.N., Eremina O.V. Use of genetic diversity of the genus *Prunus* L. in selection of clonal rootstocks for stone fruit crops and features of their reproduction. *Proceedings of the Latvian Academy of Sciences. Section B*. 2017;71(3):173-177. [in Russian] (Еремин Г.В., Подорожный В.Н., Еремина О.В. Использование генофонда рода *Prunus* L. в селекции клоновых подвоев для косточковых культур и особенности их размножения. *Труды Латвийской академии наук. Секция Б*. 2017;71(3):173-177).
- Eremin G.V., Provorchenko A.V., Gavriush V.F., Podorozhnyi V.N., Eremin V.G. Stone fruits. Growing on clone rootstocks and own roots (Kostochkovye kultury. Vyrashchivaniye na klonovykh podvoyakh i sobstvennykh kornyakh). Rostov-on-Don: Fenix; 2000. [in Russian] (Еремин Г.В., Проворченко А.В., Гавриш В.Ф., Подорожный В.Н., Еремин В.Г. Косточковые культуры. Выращивание на клоновых подвоях и собственных корнях. Ростов-на-Дону: Феникс; 2000).
- Eremin G.V., Semenova L.G., Gasanova T.A. Physiological features of the formation of adaptability, productivity and quality of fruits in stone fruit crops in the foothill zone of the North-West Caucasus (Fiziologicheskiye osobennosti formirovaniya adaptivnosti, produktivnosti i kachestva plodov u kostochkovykh kultur v predgornoy zone Severo-Zapadnogo Kavkaza). Maikop; 2008. [in Russian] (Еремин Г.В., Семенова Л.Г., Гасанова Т.А. Физиологические особенности формирования адаптивности, продуктивности и качества плодов у косточковых культур в предгорной зоне Северо-Западного Кавказа. Майкоп; 2008).
- Forsline P.L., Towill L.E., Waddell J.W., Stushnoff C., Lamboy W.F., McFerson J.R. Recovery and longevity of cryopreserved dormant apple buds. *Journal of the American Society for Horticultural Science*. 1998;123(3):365-370. DOI: 10.21273/JASHS.123.3.365
- Goldschmidt E.E. The evolution of fruit tree productivity: a review. *Economic Botany*. 2013;67(1):51-62. DOI: 10.1007/s12231-012-9219-y
- Kovalev N.V. Apricot (Abrikos). Moscow: Selkhozizdat; 1963. [in Russian] (Ковалев Н.В. Абрикос. Москва: Сельхозиздат; 1963).
- Mosella-Chancel L., Macheix J.J., Jonard R. Les conditions du microbouturage in vitro du pêcher (*Prunus persica* Batsch): influences combinées des substances de croissance et de divers composés phénoliques. *Physiologie Végétale*. 1980;18:597-608. [in French]
- Richter A.I., Richter V.A., Richter An.A. Creation of varieties and industrial orchards of almonds. The scientific heritage of Professor A.A. Richter: monograph (Sozdaniye sortov i promyshlennykh sadov mindalya. Nauchnoye naslediyе professora A. A. Rikhtera: monografiya). Simferopol: ARIAL; 2020. [in Russian] (Рихтер Ал.А., Рихтер В.А., Рихтер Ан.А. Создание сортов и промышленных садов миндаля. Научное наследие профессора А. А. Рихтера: монография. Симферополь: АРИАЛ; 2020).
- Vavilov N.I. Wild relatives of fruit trees in the Asian part of the USSR and the Caucasus and the problem of the origin of fruit trees (Dikiye rodichi plodovykh derevyev aziatskoy chasti SSSR i Kavkaza i problema proiskhozhdeniya plodovykh derevyev). *Bulletin of Applied Botany, of Genetics and Plant Breeding*. 1931;26:85-107. [in Russian] (Вавилов Н.И. Дикие родичи плодовых деревьев азиатской части СССР и Кавказа и проблема происхождения плодовых деревьев. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 1931;26:85-107).
- Vitkovsky V.L. Fruit plants of the world (Plodovye rasteniya mira). St. Petersburg; Moscow; Krasnodar: Lan; 2003. [in Russian] (Витковский В.Л. Плодовые растения мира. Санкт-Петербург; Москва; Краснодар: Лань; 2003).
- Yushev A.A., Sorokin N.A., Tikhonova O.A., Orlova S.Yu., Kislin E.N., Radchenko O.E., Pupkova N.A., Shlyavas A.V. The collection of fruit and berry plant genetic resources: preservation, replenishment, and study. Guidelines (Kollektsiya geneticheskikh resursov plodovykh i yagodnykh rasteniy: sokhraneniye, popolneniye, izucheniye. Metodicheskiye ukazaniya). A.A. Yushev, I.G. Chukhina (eds). St. Petersburg: VIR; 2016. [in Russian] (Юшев А. А., Сорокин Н. А., Тихонова О. А., Орлова С. Ю., Кислин Е. Н., Радченко О. Е., Пупкова Н. А., Шлявас А. В. Коллекция генетических ресурсов плодовых и ягодных растений: сохранение, пополнение, изучение. Методические указания / под ред. А.А. Юшева, И.Г. Чухиной). Санкт-Петербург: ВИР; 2016).
- Zhukovsky P.M. World plant genetic diversity for breeding. Megacenters and endemic microgene centers (Mirovoy genofond rasteniy dlya selektsii. Megatsentry i endemic chnye microgensentry) Leningrad: Nauka; 1970. [in Russian] (Жуковский П.М. Мировой генофонд растений для селекций. Мегацентры и эндемичные микрогенцентры. Ленинград: Наука; 1970).

Прозрачность финансовой деятельности / The transparency of financial activities

Авторы не имеют финансовой заинтересованности в представленных материалах или методах.

The authors declare the absence of any financial interest in the materials or methods presented.

Для цитирования / How to cite this article

Еремин Г.В., Еремин В.Г., Чепинога И.С., Гасанова Т.А. Особенности сохранения генофонда дикорастущих видов косточковых культур *ex situ*. Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 2021;182(3):12-19. DOI: 10.30901/2227-8834-2021-3-12-19

Eremin G.V., Eremin V.G., Chepinoga I.S., Gasanova T.A. Genetic diversity of wild stone fruit species: specific aspects of *ex situ* conservation. Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding. 2021;182(3):12-19. DOI: 10.30901/2227-8834-2021-3-12-19

Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы / The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work

Дополнительная информация / Additional information

Полные данные этой статьи доступны / Extended data is available for this paper at <https://doi.org/10.30901/2227-8834-2021-3-12-19>

Мнение журнала нейтрально к изложенным материалам, авторам и их месту работы / The journal's opinion is neutral to the presented materials, the authors, and their employer

Авторы одобрили рукопись / The authors approved the manuscript

Конфликт интересов отсутствует / No conflict of interest

ORCID

Eremin G.V. <https://orcid.org/0000-0001-9242-6786>

Eremin V.G. <https://orcid.org/0000-0001-8031-5560>

Chepinoga I. S. <https://orcid.org/0000-0001-7215-9908>

Gasanova T.A. <https://orcid.org/0000-0002-7487-999x>

Мобилизация генетических ресурсов плодовых, ягодных и орехоплодных культур в Беларуси

DOI: 10.30901/2227-8834-2021-3-20-29

УДК 634:631.526.32(047.2)(476)

Поступление/Received: 01.04.2021

Принято/Accepted: 02.09.2021



Mobilization of fruit, small fruit and nut crop genetic resources in Belarus

З. А. КОЗЛОВСКАЯ, Л. В. ФРОЛОВА*, А. А. ТАРАНОВ,
О. А. ЯКИМОВИЧ, И. Г. ПОЛУБЯТКО

Z. A. KAZLOUSKAYA, L. V. FRALOVA*, A. A. TARANAU,
V. A. YAKIMOVICH, I. G. PALUBIATKA

Республиканское научно-производственное дочернее унитарное предприятие «Институт плодководства», 223013 Республика Беларусь, Минская обл., Минский район, аг. Самохваловичи, ул. Ковалева, 2

*✉ belhort@belsad.by

Republican Scientific and Production Subsidiary Unitary Enterprise "Institute for Fruit Growing", 2 Kovalev St., ag. Samokhvalovichi, Minsk District, Minsk Region 223013, Republic of Belarus

*✉ belhort@belsad.by

Актуальность. Природные популяции и породно-сортовой состав плодовых и ягодных культур Беларуси с давних пор привлекали pomологов и селекционеров. Выявление и мобилизация уникальных местных форм, староместных сортов в качестве генетических источников полезных признаков, а также мониторинг дублетных коллекций позволят более эффективно использовать их в селекционной работе, направленной на создание отечественных конкурентоспособных сортов различных культур, выявить адаптивность иностранных сортов в условиях Беларуси.

Методы. Маршрут экспедиции проходил по шести областям Республики Беларусь (Гомельской, Минской, Могилевской, Витебской, Брестской и Гродненской) в 2012–2017 гг.

Результаты. Собран 221 образец плодовых, ягодных и орехоплодных культур, в том числе 18 подвоев плодовых культур. К 2021 г. завершено их испытание в интродукционно-карантинном питомнике, высажены в полевой генный банк 105 уникальных староместных образцов, в том числе 28 образцов яблони, 33 – груши, 2 подвоя, 11 – вишни, 5 – черешни, 9 – сливы, 8 – абрикоса, 1 – миндаля, 2 – лещины, 3 – земляники садовой, 1 – аронии черноплодной, 1 – калины, 1 – черемухи. Полученные образцы планируется использовать в селекционной работе в качестве источников основных хозяйственно ценных признаков (высокая зимостойкость, продуктивность, устойчивость к фитопатогенному комплексу).

Ключевые слова: экспедиция, семечковые, косточковые, лещина, земляника садовая, арония, калина, черемуха, староместные сорта.

Background. Natural populations of fruit and small fruit plants in Belarus and their specific and varietal composition for a long time attracted the attention of pomologists and breeders. Identification and mobilization of unique local forms and landraces as genetic sources of useful traits as well as monitoring duplicate collections will contribute to their more effective use in breeding practice to develop competitive domestic cultivars of various crops and reveal the adaptability of foreign cultivars to the conditions of Belarus.

Methods. The itinerary of the collecting mission passed through 6 regions of the Republic of Belarus (Gomel, Minsk, Mogilev, Vitebsk, Brest, and Grodno) in 2012–2017.

Results. As a result, 221 samples of fruit, small fruit and nut plants were collected, including 18 rootstocks of fruit crops. By 2021, 105 unique landraces were tested in the plant introduction and quarantine nursery and planted in the field gene bank, including 28 accessions of apple, 33 of pear, 11 of sour cherry, 5 of sweet cherry, 9 of plum, 8 of apricot, 1 of almond, 2 of hazel, 3 of garden strawberry, 1 of black chokeberry, 1 of viburnum, and 1 of bird cherry. There are plans to use the obtained accessions in breeding practice as sources of valuable agronomic traits (high winter hardiness, high yield, resistance to a set of plant pathogens, etc.).

Key words: collecting mission, pome fruits, stone fruits, hazel, strawberry, chokeberry, viburnum, bird cherry, landraces.

Введение

Природа Беларуси определяется положением ее территории на западе Русской равнины, примерно между 51 и 56° с. ш. и 23 и 33° в. д., в умеренном поясе на пути движения западных воздушных масс из Атлантики, и характеризуется отсутствием орографических преград (горные хребты, котловины и т. д.). Климат умеренно континентальный: характеризуется теплой и влажной зимой, относительно прохладным дождливым летом, сырой осенью, солнечной, но неустойчивой погодой весной.

На территории Беларуси распространены глинистые, суглинистые, супесчаные, песчаные и торфяные почво-

образующие породы. Глинистые породы встречаются преимущественно на севере, суглинистые – в пределах возвышенностей и моренных равнин центральной и северной частей страны. Супеси и пески шире представлены на юге и на водно-ледниковых равнинах центральной части страны. Наиболее крупные массивы торфяных пород связаны с Полесьем (Kozlouskaya, 1978). Самыми распространенными в Беларуси являются супесчаные почвообразующие породы (около 45%).

Средние температуры воздуха широты Беларуси в январе на юго-западе составляют –4,5°C, а на северо-востоке –8,5°C. В июле температуры выше на 3–4°C и на севере достигают +17°C, а на юге – +19,7°C. Абсолютный

максимум температуры воздуха (до +38°C) был отмечен на юго-востоке Беларуси, абсолютный минимум (-44°C) – на северо-востоке. Суровые зимы бывают раз в течение 10–15 лет. Сумма активных температур уменьшается с 2500 на юго-западе до 2000°C на северо-востоке. Безморозный период длится соответственно 150–180 и 140–150 дней. В центральной и северо-восточной частях Беларуси за год выпадает в среднем 600–650 мм осадков и менее – на территории Полесья. В засушливые годы осадков выпадает менее 300 мм, но зато во влажные – более 1000 мм (Loginov, 1996).

По результатам анализа климатических и агроклиматических показателей за период 1989–2018 гг. отмечено повышение среднегодовой температуры воздуха на 1,5°C, увеличение суммы активных температур выше 0, 5, 10, 15°C на 458, 326, 270, 371°C соответственно и увеличение продолжительности периодов с пороговыми значениями указанных температур на 12–28 дней (Andrushkevich, 2019). В этой связи назрела необходимость пересмотра границ климатических зон, и в настоящее время в Республике Беларусь прослеживается четыре климатические зоны – I Северная, II Центральная, III Южная и IV Новая, более теплая (рис. 1, А). Следовательно, климатические условия позволяют выращивать практически все плодовые, орехоплодные и ягодные культуры, а на юге и юго-западе – и экзотические теплолюбивые растения. Территория Беларуси разделена на три плодовых зоны с учетом климата и садопригодности (рис. 1, Б).

С недавнего времени в культуру производства сельскохозяйственной плодово-ягодной продукции активно вводятся малораспространенные культуры, к которым есть интерес со стороны производителей плодово-ягодной продукции, населения и перерабатывающей промышленности. Таким образом, существует необходимость сохранения и расширения породно-сортового состава генофонда, являющегося важнейшим источником адаптивно значимых и хозяйственно ценных признаков для селекции, а также служащего банком генетического

биоразнообразия и страховым продовольственным фондом.

Сбор и изучение плодовых растений в Беларуси начали известные ученые-помологи, уроженцы Беларуси, – профессор, академик В. В. Пашкевич (1856–1939) и профессор А. С. Гребницкий (1857–1941). Они изучали сортимент садов Беларуси, давали определенные рекомендации по его совершенствованию и готовили кадры садоводов в учебных и научных заведениях. Василий Васильевич Пашкевич окончил Петербургский университет в 1881 г., получив степень магистра естественных наук за диссертацию «Флора цветковых растений Минской губернии». Работая специалистом по садоводству при Департаменте земледелия России, он дважды, в 1895 и 1896 г., посетил Виленскую и Минскую губернии и опубликовал работу «Плодоводство и огородничество в Минской губернии», где подробно описано состояние садоводства в селах и населенных пунктах, дан анализ местного сортимента плодовых культур с подробным описанием сортов яблони, груши, слив и других растений. В 1926 и 1928 г. В. В. Пашкевичем были проведены повторные обследования садов Беларуси. По результатам мониторинга местного плодоводства им готовилась к публикации книга «Яблоки Белоруссии», но, к сожалению, рукопись была утеряна (Pashkevich, 1930; Kazlouskaya, 2018; Shlyavas, 2018, 2020).

Позже учеными НИИ плодовоовощеводства и картофеля (ныне Республиканское научно-производственное дочернее унитарное предприятие (РУП) «Институт плодовоовощеводства») проводились экспедиционные обследования областей Беларуси с разными целями. В последнюю четверть века наиболее значимыми были экспедиционные обследования садов Могилевской и Гродненской областей в 1995–2000 гг. с целью отбора лучших клонов районированных сортов плодовых и ягодных культур, в первую очередь народной селекции. В результате было собрано 56 клонов 12 сортов яблони 'Антоновка', 'Банановое', 'Белорусское малиновое', 'Белорусский синап', 'Кош-



Рис. 1. Карта Республики Беларусь:

А – климатические зоны Беларуси; Б – плодовые зоны Беларуси (1 – северная, 2А – центральная западная, 2Б – центральная восточная, 3А – южная западная, 3Б – южная восточная) (по Loginov et al., 2003)

Fig. 1. Map of the Republic of Belarus:

А – climate zones of Belarus; Б – fruit-growing zones of Belarus (1 – northern, 2А – central western, 2Б – central eastern, 3А – southern western, 3Б – southern eastern) (from Loginov et al., 2003)

теля, 'Минское', 'Папировка', 'Слава победителям' и других (Syubarov, 1968; Kazlouskaya, 2015).

Краткий анализ прошлых экспедиций показал недостаточную изученность современных генетических ресурсов плодовых, ягодных и орехоплодных культур в Беларуси и вызвал необходимость проведения дополнительного обследования территории Республики Беларусь.

Основными целями и задачами экспедиции стали: исследование биоразнообразия плодовых, ягодных, орехоплодных культур и винограда в разных климатических зонах Беларуси; сбор уникальных местных форм и староместных сортов для пополнения коллекций РУП «Институт пловодства» в качестве генетических источников полезных признаков и свойств для дальнейшей селекционной работы, направленной на создание отечественных конкурентоспособных сортов различных культур; мониторинг дублетных коллекций плодовых, ягодных, орехоплодных культур и винограда в различных НИУ на территории Беларуси.

Методы

Экспедиционные обследования проводили в 2012–2017 гг. в период с третьей декады июля по первую декаду августа. Маршруты экспедиций проходили по всем шести областям Беларуси: Гомельской, Минской, Могилевской, Витебской, Брестской и Гродненской (рис. 2).

Участники экспедиции изучали разнообразие генетических ресурсов плодовых, ягодных, орехоплодных культур и винограда в различных климатических зонах. Были обследованы приусадебные сады, частные коллекции, старые колхозные сады, парки, окраины лесов, придорожные полосы. Собирали местные формы и староместные сорта плодовых, ягодных и орехоплодных культур, перспективные для использования в селекции как источники ценных селективируемых признаков.

Результаты

Маршрут экспедиционного обследования садов Брестской и Гродненской областей проложен на юго-запад от Минска: Самохваловичи – Лунинец – Пинск – Кобрин – Брест – Каменец – Пружаны – Ружаны – Волковыск – Щучин – Новогрудок – Самохваловичи.

По ходу следования собрана информация о наиболее часто используемых сортах плодовых и ягодных культур, а также подвоях в условиях юго-западной зоны пловодства, отобраны наиболее ценные генотипы. Следует отметить, что зимой 2011/2012 г. в этом регионе были критические низкие температуры от -30 до -33°C , которые послужили причиной гибели слабозимостойких генотипов абрикоса, персика, черешни, ореха грецкого. В связи с этим собранный биологический материал обладает достаточным уровнем морозостойкости и перспективен для испытания в центральной части Беларуси.

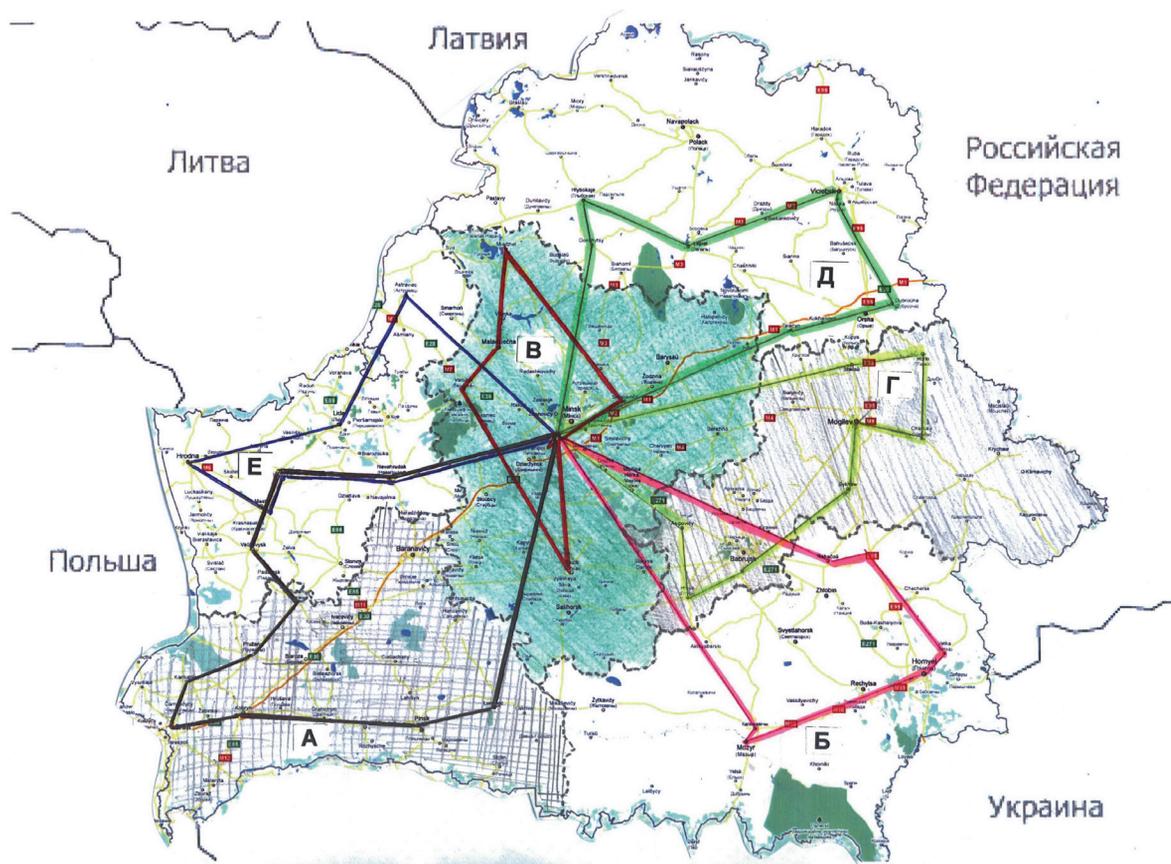


Рис. 2. Маршруты обследования Беларуси:

А – Брестская и Гродненская обл., 2012 г.; Б – Гомельская обл., 2013 г.; В – Минская обл., 2013 г.; Г – Могилевская обл., 2014 г.; Д – Витебская обл., 2014 г.; Е – Гродненская обл., 2017 г.

Fig. 2. Plant exploration itineraries in Belarus:

A – Brest and Grodno Regions, 2012; B – Gomel Region, 2013; B – Minsk Region, 2013; Г – Mogilev Region, 2014; Д – Vitebsk Region, 2014; E – Grodno Region, 2017

Значительным биоразнообразием отличаются частные коллекции В. Ф. Черкаса (п. Любачин Лунинецкого р-на) и А. А. Миколенко (д. Задерть Брестского р-на). В этих хозяйствах выделена крупноплодная форма лимонника китайского (*Schizandra chinensis* L.). При посещении фермерского хозяйства «Новый сад» в г. Пинск обследован маточник клонового подвоя яблони М9 Т337 (клон подвоя М9). Данный подвой отличается от известного М9 лучшей характеристикой корневой системы и привлечен в коллекцию РУП «Институт плодородства» в виде корнесобственного материала.

Обилием плодовых культур отличаются приусадебные сады населенных пунктов по маршруту следования экспедиции. В результате обследования их и придорожных массивов в Лунинецком районе заготовлены черенки для окулировки 8 местных форм яблони (*Malus* Mill.), 14 форм груши (*Pyrus pyraster* (L.) Bursd. и *P. communis* L.); 7 местных форм вишни (*Prunus cerasus* L.); 1 образец дикой черешни (*P. avium* L.); 2 – сливы (*P. domestica* L.); местный сеянец абрикоса (*P. armeniaca* L.); выделены местные формы боярышника (*Crataegus* L.) и малины (*Rubus idaeus* L.), в окрестностях г. Пинск – подвой для семячковых пород.

Экспедиционное обследование садов на юго-восток от Минска проведено по маршрутам: Самохваловичи – Рогачев – Довск – Ветка – Гомель – Мозырь – Калинковичи – Самохваловичи (Гомельская область) и Самохваловичи – Слуцк – Воложин – Молодечно – Мядель –

Смолевичи – Фаниполь – Озеро – Самохваловичи (Минская область).

Разнообразием местных форм плодовых культур выделяются частные сады и придорожные обсады населенных пунктов по маршруту следования экспедиции (рис. 3).

Разнообразием новых образцов отличаются частные коллекции В. В. Савельева (г. Рогачев) и В. И. Беляна (д. Паповцы Рогачевского р-на), из которых получено 8 образцов яблони, 6 – груши, 1 – вишни, 1 образец крыжовника (*Ribes grossularia hybrid*), устойчивый к сферотеке.

В окрестностях Мозырского района отобрано 3 устойчивых к болезням сорта яблони, 9 местных форм груши (местное название груш – цукровки – от слова «цукар», что в переводе на русский язык означает «сахар»), 1 груша с колонновидной кроной, 12 местных образцов вишни обыкновенной, 1 образец лавровишни (*Laurocerasus* L.), 4 – сливы, 15 местных сеянцев абрикоса, 2 – миндаля (*Prunus dulcis* L.), 1 – смородины красной и 1 – смородины белой (*Ribes* L.), 2 – смородины золотистой (*Ribes aurea* L.), 1 – смородино-крыжовникового гибрида Йошты, 2 – земляники садовой (*Fragaria ananassa* Duch.), 4 – аронии, или черноплодной рябины (*Aronia melonocarpa* Elliot.), 1 – калины обыкновенной (*Viburnum opulus* L.), а также 16 образцов подвоев для плодовых культур. В окрестностях г. Мозырь Гомельской области (п. Нагорный) были выделены уникальные тонкочорые «бумажные» формы ореха грецкого (*Juglans regia* L.) (рис. 4).



Рис. 3. Местные формы груши (цукровки) в Гомельской области

Fig. 3. Local pear forms (known as *tsukrovka*) in Gomel Region



Рис. 4. Тонкочорые («бумажные») формы ореха грецкого в окрестностях г. Мозырь

Fig. 4. Thin-shell ("paper") forms of walnut in the vicinity of Mazyr Town

В ходе экспедиции при обследовании лесного массива Налибокской пущи были отобраны 3 образца яблони лесной (*Malus sylvestris* Mill.), а также 2 формы лещины обыкновенной (*Corylus avellana* L.), отличающиеся высокой продуктивностью (рис. 5).



Рис. 5. Лещина обыкновенная (*Corylus avellana* L.) в Налибокской пуще
Fig. 5. Common hazel (*Corylus avellana* L.) in the Naliboki Forest

Участники экспедиции посетили фермерские хозяйства «Гринвэй фрукт» (г. Гомель), «Яблоневый сад» (д. Суховичи Калинковичского р-на), «Януш» (пос. Чисть Молодечненского р-на), «Городок-агро» (г. Молодечно), «Антей-сад» (д. Осово Мядельского р-на), «Ягодка» (д. Зеленый бор Смолевичского р-на), «Новатор-сад» (г. п. Фаниполь Дзержинского р-на), «Росток-плюс» (д. Озеро Узденского р-на), в которых проводилось широкое производственное испытание сортов плодовых и ягодных культур.

В отделе плодоводства Республиканского унитарного предприятия «Гомельская областная сельскохозяйственная опытная станция НАН Беларуси», или Гомельской ОСХОС (пос. Довск Рогачевского р-на Гомельской области), дублетная коллекция плодовых, ягодных культур и винограда представлена традиционно сортами белорусской и российской селекции, а также отдельными западноевропейскими сортами.

В Государственном сельскохозяйственном учреждении «Мозырская сортоиспытательная станция» (д. Прудок Мозырского р-на Гомельской области) проводятся испытания новых сортов плодовых и ягодных культур.

На Слуцком плодово-ягодном Государственном сортоиспытательном участке (п/о Селище Слуцкого р-на Минской области) опыты по изучению сортов ореха грецкого отличаются хорошим стоянием деревьев и высокой продуктивностью. Имеется коллекция винограда. Среди ягодных культур высокой продуктивностью отличаются сорта малины 'Heritage' ('Херитидж'), хеномелеса японского (*Chenomeles japonica* (Thunb.) Lindl. ex Spach) – 'Ароматный', 'Крупноплодный', калины – 'Памяти Валентины', 'Таежные рубины', рябины садовой – 'Гранатная', жимолости синей (*Lonicera caerulea* L.) – 'Зинри' и другие.

Экспедиционное обследование садов и отбор ценных генотипов осуществлены на северо-восток от Минска по двум маршрутам: Самохваловичи – Осиповичи – Глукс – Жиличи – Быхов – Могилев – Хацковичи – Горки – Шклов –

Самохваловичи (Могилевская область); Самохваловичи – Докшицы – Глубокое – Лепель – Витебск – Лужесно – Дубровно – Толочин – Самохваловичи (Витебская область).

Обилием местных форм плодовых и ягодных культур отличаются частные приусадебные сады населенных

пунктов по маршруту следования экспедиции. В результате обследования приусадебных участков садоводов любителей В. Н. Некрашевича (г. Глукс), В. А. Захарова (д. Ямное Быховского р-на), В. Н. Алиновского (д. Тараново Могилевского р-на), С. Ф. Тимофеева (г. Глубокое), В. С. Касперовича (д. Буда Дубровенского р-на Витебской обл.) и придорожных массивов отобрано 25 образцов яблони, в том числе 4 староместных, 9 – груши, 10 местных образцов вишни обыкновенной, 8 – сливы, 2 – фундука, 1 – малины, 1 – земляники садовой, а также 1 семенной подвой груши.

Проводится широкое испытание сортов плодовых и ягодных культур в хозяйствах «Сад» (г. Лепель), «Фруктовый сад» (д. Ляховка Дубровенского р-на), ООО «Полисад» (г. Горки), ОАО «Александрийское» (д. Александрия Шкловского р-на), ООО «Дусен» (д. Хацковичи Чаусского р-на), РУП «Толочинский консервный завод» (д. Озерцы Толочинского р-на), ООО «ЛайкПОЛ» (д. Круковка Докшицкого р-на), КФХ «Сапрончик В. Н.» (д. Станули Глубокского р-на, рис. 6). Мониторинг этих насаждений плодовых и ягодных культур показал достаточно высокий уровень адаптивности интродуцированных сортов в условиях Беларуси.

В ООО «Полисад» начат совместный проект по выделению перспективных сеянцев фундука, полученных из РГАУ – МСХА им. К.А. Тимирязева. Был представлен участок, на котором произрастают около 50 сеянцев *Corylus avellana* (возраст – 8 лет) и 1 польский сорт 'Warszawski Czerwony'. Выделяются 2 формы по признакам крупноплодности, урожайности, а также имеются декоративные образцы с красной окраской листьев.

Разнообразием новых образцов отличаются частные ампелографические коллекции винограда В. П. Французенка (г. Горки) – 120 сортов и В. А. Помельникова (г. Орша) – 230 сортов различного географического происхождения.



Рис. 6. В насаждениях смородины черной в КФХ «Сапрончик В. Н.»

(слева направо – Н. Л. Рудницкая, А. А. Таранов, Л. В. Фролова, В. Н. Сапрончик, рядом – В. В. Васеха, О. А. Якимович)

Fig. 6. The black currant field in the Sapronchik V. N. Farm

(from left to right: N. L. Rudnitskaya, A. A. Taranau, L. V. Fralova, V. N. Sapronchik; next to them: V. V. Vasekha, O. A. Yakimovich)

В частной коллекции ягодных культур А. Ф. Горгаева (г. Витебск) на площади 0,7 га представлены 150 сортов различного географического происхождения земляники садовой, 20 – смородины черной (*Ribes nigrum* L.), 18 – крыжовника, 19 – малины ремонтантной, 45 – жимолости и 7 образцов разных видов актинидии (*Actinidia kolomikta* (Rupr.) Maxim, *A. arguta* Siebold et Zucc.).

Повторное экспедиционное обследование садовых насаждений Гродненской области и отбор ценных генотипов осуществляли на запад от Минска по новому маршруту: Самохваловичи – Новогрудок – Щучин – Мосты – Гродно – Лида – Островец – Самохваловичи. В ходе командировки участники экспедиции посетили частные хозяйства С. С. Емельянчука, В. А. Борисевича, частный питомник С. Ю. Соболева, частных коллекционеров И. В. Водейко, Ю. Винокуровой, КХ «Свитанок-Л», Новогрудский плодово-ягодный госсортоучасток, СОО «Клубника Планта», РУП «Гродненский зональный институт растениеводства НАН Беларуси», УО «Гродненский государственный аграрный университет», СПК «Прогресс-Вертелишки», а также приусадебные участки, расположенные по маршруту следования экспедиции.

В хозяйстве С. С. Емельянчука (д. Негневицы Новогрудского р-на) содержится коллекция сортов груши, фундука, имеются крупные молодые насаждения местных форм грецкого ореха. Коллекционер самостоятельно проводит размножение и целенаправленный отбор семян ореха грецкого на скорплодность, зимостойкость, качество ядра. В насаждениях также содержится небольшое количество сортов сливы домашней, персика, винограда, смородины черной.

В хозяйстве В. А. Борисевича (д. Алимпиново Лидского р-на) содержится обширная коллекция сортов и отборных форм ореха грецкого – 31 образец, сортов и отборных форм лещины обыкновенной, персика (*Prunus persica* (L.) Batsch.), абрикоса, а также земляники садовой.

В. А. Борисевич проводит самостоятельную селекцию и отбор наиболее адаптивных и урожайных форм грецкого ореха, лещины, абрикоса, персика. Имеется питомник привитых саженцев ореха грецкого, им выделен собственный клоновый подвой яблони, и начато его изучение в питомнике.

В питомнике С. Ю. Соболева (Гродненский район), помимо районированного сортамента плодовых культур, размножаются и отборные местные формы. В частности, им выделена местная груша зимнего срока созревания с плодами хорошего качества, зимостойкая, названная им «Дачная».

Частная коллекция садовода-любителя И. В. Водейко «Лечебный сад» (г. Лида) представлена в основном растениями, обладающими лекарственными свойствами, в том числе плодовыми и ягодными: выращиваются крупноплодный боярышник, черемуха, ирга, калина, шелковица (*Morus* L.), лимонник китайский, барбарис шаровидный (*Berberis* L.), лох многоцветковый (*Elaeagnus multiflora* Thunb.), разные виды актинидии (*Actinidia kolomikta*, *A. arguta*), черемуха (*Padus virginiana* L.), ирга (*Amelanchier alnifolia* L.), шелковица (*Morus nigra* L.) и другие культуры. Среди плодовых культур выделяются местные крупноплодные формы абрикоса и черешни, яблоня сорта 'Апомикт'.

У коллекционера Юлии Винокуровой (д. Чухны Сморгонского р-на) на участке произрастают старые деревья яблони сортов 'Антоновка', 'Аркад', 'Суйслепское', а также формы яблони, размножаемые местными жителями за неприхотливость, урожайность и способность долго храниться. На приусадебных участках жителей д. Чухны выявлены 3 формы черешни (поздний срок созревания) и 1 местная форма вишни (крупноплодность, устойчивость к болезням), которые заготовили для размножения окулировкой (рис. 7).

Проведен мониторинг сортамента садовых насаждений Новогрудского плодово-ягодного сортоиспытатель-



Рис. 7. Заготовка черенков вишни в д. Чухны Сморгонского р-на

Fig. 7. Collecting sour cherry cuttings in Chukhny Village, Smorgon District

ного участка и РУП «Гродненский зональный институт растениеводства НАН Беларуси». Староместных сортов не выявлено.

В ходе экспедиции участники посетили СООО «Клубника-Плантс» (д. Костенево Щучинского р-на), специализирующееся на выращивании земляники садовой на ягоду по голландской технологии. Для закладки насаждений используется рассада «фриго», что позволяет получать высококачественную продукцию вне сезона. Земляника садовая выращивается в двухлетней контейнерной культуре в теплицах общей площадью 0,98 га. Урожайность в 2016 г. составила 26 т/га, потенциальная – 40 т/га.

В УО «Гродненский государственный аграрный университет» посетили коллекционные насаждения плодовых и ягодных культур, курируемых канд. с.-х. наук П. С. Шешко. Из этой коллекции получены черенки местного высокоурожайного, зимостойкого сорта абрикоса, образец смородины черной и собраны семена одного образца калины Гордовины (*Viburnum lantana* L.) для дальнейшей стратификации и посева. Под руководством зав. каф. плодоовощеводства и луговодства университета А. С. Бруйло обследованы приусадебные садовые участки г. Гродно. В результате отобраны 3 местные формы яблони, 2 – груши, 3 – вишни, 8 – черешни, 5 – сливы и 1 – персика.

Сад СПК «Прогресс-Вертелишки» (д. Житомля Гродненского р-на) занимает 150 га, где основная культура – яблоня на подвое Арм-18, М-9, М-26. Также возделывается груша на семенном подвое, слива 'Венгерка Вангенхейма' на семенном подвое, голубика высокорослая (*Vaccinium corymbosum* L.), смородина черная. Имеются насаждения вишни, черешни, а также абрикоса (подвой – алыча). Несмотря на заморозки в апреле – мае 2017 г. урожай вишни составил 2 т/га (в 2016 г. – 5 т/га), нагрузка абрикоса (2012 года посадки) плодами – до 5 кг с дерева. Обсадка насаждений плодовых культур состоит из грецкого ореха (сеянцев местных форм); многие уже вступили в плодоношение, что представляет интерес для дальнейшего поиска и отбора перспективных форм.

Агротехника в саду находится на высоком уровне, состояние растений хорошее, признаков поражения заболеваниями не отмечено.

Таким образом, в 2012–2017 гг. среди поступивших 221 образца плодовых, ягодных и орехоплодных культур насчитывалось: 50 образцов яблони, 41 – груши, 34 – вишни, 12 – черешни, 19 – сливы, 17 – абрикоса, 1 – персика, 2 – миндаля, 2 – грецкого ореха, 4 – лещины, 3 – земляники садовой, 1 – смородины черной, 2 – смородины красной, 2 – смородины золотистой, 1 – Йошты, 1 – крыжовника, 2 – малины, 1 – боярышника, 2 – калины, 5 – аронии черноплодной, 1 – черемухи, а также 18 образцов подвоев плодовых культур. Наибольшее количество образцов собрано в Мозырском районе Гомельской области (77 шт.), Дубровенском районе Витебской области (44 шт.) и Лунинецком районе Брестской области (35 шт.). По областям наибольшее количество образцов собрано в Гомельской (93 шт.), Витебской (44 шт.) и Брестской (36 шт.). В Гродненской области собран 31 образец, в Могилевской – 12 и в Минской – 6 образцов (таблица).

Все полученные образцы размножены и изучаются на предмет их использования в селекции. В настоящее время в полевой генный банк (ПГБ) плодовых, ягодных и орехоплодных культур РУП «Институт плодоводства» высажено 105 генотипов, или 47% от общего количества собранных уникальных староместных образцов, которые успешно прошли карантин.

Плодовые и ягодные культуры представлены 102 образцами десяти культур, среди которых: 28 образцов яблони, 33 – груши, 2 подвоя, 11 – вишни, 5 – черешни, 9 – сливы, 8 – абрикоса, 3 – земляники садовой (1 клон сорта 'Дукат' из Витебской обл., 2 местные формы из Мозырского района Гомельской обл.), 1 – аронии черноплодной (г. Гродно), 1 – калины Гордовины (г. Гродно), 1 – черемухи (г. Гродно).

Орехоплодные культуры представлены тремя образцами: 1 сеянец миндаля, 2 – лещины обыкновенной из лесных массивов Мариполя и Свислочи Минской области.

Таблица. Перечень староместных образцов, которые были собраны в экспедициях по регионам Беларуси, 2012–2017 гг.**Table.** List of landrace samples collected during the explorations in the regions of Belarus, 2012–2017

Культура	Брестская обл.		Гродненская обл.		Гомельская обл.		Минская обл.	Могилевская обл.		Витебская обл.	Всего собрано образцов, шт.	Всего высажено в ПГБ, шт.
	Лунинецкий р-н	Пинский р-н	Сморгонский р-н	Гродненский р-н	Рогачевский р-н	Мозырский р-н	Воложинский р-н	Глусский р-н	Быховский р-н	Дубровенский р-н		
Яблоня	8			3	8	3	3	2	6	17	50	28
Груша	14			2	6	10			1	8	41	33
Вишня	7		1	3	1	13				9	34	11
Черешня	1		3	8							12	5
Слива	2			5		4		3		5	19	9
Абрикос	1			1		15					17	8
Персик				1							1	0
Подвой плодовых культур		1				16				1	18	2
Орех грецкий						2					2	0
Лещина							2			2	4	2
Миндаль						2					2	1
Земляника садовая						2				1	3	3
Смородина черная				1							1	0
Смородина красная						2					2	0
Смородина золотистая						2					2	0
Смородина Йошта						1					1	0
Крыжовник					1						1	0
Малина	1									1	2	0
Боярышник	1										1	0
Калина				1		1					2	1
Арония				1		4					5	1
Черемуха				1							1	1
Итого по району	35	1	4	27	16	77	5	5	7	44	221	105
Итого по области	36		31		93		5	12		44	221	105

Заключение

Географические особенности и сочетание различных климатических зон обуславливают разнообразие породно-сортового состава плодовых насаждений Беларуси. В ходе экспедиций было обследовано большинство районов шести областей республики.

В коллекцию привлечен материал из различных местообитаний плодовых, ягодных и орехоплодных культур. Теплолюбивые образцы в наибольшем количестве сосредоточены на юге Беларуси, ягодные культуры – на севере страны. В центральной зоне плодородства отмечено разнообразие интродуцированных сортов плодовых, ягодных, орехоплодных культур и винограда в хозяйствах различных форм собственности.

Работа выполнена в рамках двух научных программ:
– задания 03: «Сформировать коллекции генетических ресурсов плодовых, ягодных, орехоплодных культур и винограда различных категорий и типов, обеспечить их сохранение, пополнение и рациональное использование для селекционных целей» Государственной программы «Создание национального банка генетических ресурсов растений для выведения новых сортов и гибридов сельскохозяйственных культур, сохранения и обогащения культурной и природной флоры Беларуси» на 2011–2015 годы, номер государственной регистрации 20113772;
– задания 02: «Интродуцировать, провести сбор и обеспечить рациональное использование генетических ресурсов плодовых, ягодных, орехоплодных культур и винограда для устойчивого развития садоводства в Республике Беларусь» Государственной программы «Наукоемкие технологии и техника» подпрограмма 4 «Мобилизация и рациональное использование генетических ресурсов растений Национального банка для селекции, обогащения культурной и природной флоры Беларуси» на 2016–2020 годы, номер государственной регистрации 20163839.

В ходе мониторинга плодовых и ягодных насаждений Республики Беларусь в 2012–2017 гг. в национальную базовую коллекцию генетических ресурсов плодовых, ягодных и орехоплодных культур поступил 221 образец, в том числе 18 подвоев плодовых культур. Наибольшее количество образцов из Мозырского района Гомельской области (77 образцов), Дубровенского района Витебской области (44 образца) и Лунинецкого района Брестской области (35 образцов). После предварительной оценки в интродукционно-карантинном питомнике в полевой генный банк высажено 105 уникальных староместных генотипов.

Собранный материал представляет ценность для использования в дальнейшей селекционной работе в качестве источников основных хозяйственно ценных признаков (высокая зимостойкость, продуктивность, устойчивость к фитопатогенному комплексу).

The work was carried out within the framework of two scientific programs:

– Task 03 “To develop genetic resources collections of fruit, small fruit and nut crops and grapes of various categories and types, ensure their preservation, replenishment and rational use for breeding purposes” within the State Program “Establishment of a national bank of plant genetic resources for the development of new cultivars and hybrids of agricultural crops, preservation and enrichment of the cultivated and natural flora of Belarus” for 2011–2015, State Registration Number 20113772; and

– Task 02 “To introduce, collect and ensure the rational use of fruit, small fruit, nut and grape genetic resources for sustainable development of horticulture in the Republic of Belarus” within the State Program “Science-intensive technologies and practices”, Subprogram 4 “Mobilization and rational use of plant genetic resources from the National Bank for breeding and enrichment of the cultivated and natural flora of Belarus” for 2016–2020, State Registration Number 20163839.

References / Литература

- Andrushkevich T.M., Radkevich D.B., Emelyanova O.V., Shalkevich M.S., Fralova L.V., Klakotskaya N.V. et al. Changes in climatic conditions and phenorhythmics of berry crops in Belarus. *Fruit Growing*. 2019;31:100-112. [in Russian] (Андрушкевич Т.М., Радкевич Д.Б., Емельянова О.В., Шалкевич М.С., Фролова Л.В., Клакоцкая Н.В. и др. Изменение климатических условий и феноритмики ягодных культур в Беларуси. *Плодоводство*. 2019;31:100-112).
- Loginov V.F. (ed.) *Climate of Belarus (Klimat Belarusi)*. Minsk: Institute of Geological Sciences of Belarus; 1996. [in Russian] (Климат Беларуси / под ред. В.Ф. Логинова. Минск: Институт геологических наук Беларуси; 1996).
- Loginov V.F., Sachok G.I., Mikuczki V.S., Melnik V.I., Kolyada V.V. Climate changes in Belarus and their consequences (Izmeneniya klimata Belarusi i ikh posledstviya). Loginov V.F. (ed.). Minsk: Tonpik; 2003. [in Russian] (Логинов В.Ф., Сачок Г.И., Микуцкий В.С., Мельник В.И., Коляда В.В. Изменения климата Беларуси и их последствия / под ред. В.Ф. Логинова. Минск: Тонпик; 2003).
- Kazlouskaya Z.A. Apple breeding in Belarus (Seleksiya yabloni v Belarusi). Minsk: Belaruskaya Navuka; 2015. [in Russian] (Козловская З.А. Селекция яблони в Беларуси. Минск: Белорусская наука; 2015).
- Kazlouskaya Z.A. History of scientific fruit growing in Belarus. *Science and Innovations*. 2018;11(189):75-84. [in Russian] (Козловская З.А. История научного плодородства в Беларуси. *Наука и инновации*. 2018;11(189):75-84).
- Kozlouskaya N.V. Flora of Belarus, regularities in its formation, scientific principles of its utilization and protection (Flora Belorussii, zakonomernosti yeye formirovaniya, nauchnye osnovy ispolzovaniya i okhrany). Minsk; 1978. [in Russian] (Козловская Н.В. Флора Белоруссии, закономерности ее формирования, научные основы использования и охраны. Минск; 1978).
- Pashkevich V.V. General pomology, or the theory of fruit-tree cultivars (Obshchaya pomologiya ili ucheniye o sortakh plodovykh derevyev). Leningrad; Moscow: Gosizdat; 1930. [in Russian] (Пашкевич В.В. Общая помология или учение о сортах плодовых деревьев. Ленинград; Москва: Госиздат; 1930).
- Shlyavas A.V. The contribution of V.V. Pashkevich to the development of Russian horticulture. *Studies in the*

History of Biology. 2020;12(3):66-80. [in Russian] (Шлявас А.В. Вклад В. В. Пашкевича в развитие отечественного садоводства. *Историко-биологические исследования*. 2020;12(3):66-80). DOI: 10.24411/2076-8176-2020-13005

Shlyavas A.V. Vasily Vasilyevich Pashkevich. St. Petersburg: VIR; 2018. [in Russian] (Шлявас А.В. Василий Васильевич Пашкевич. Санкт-Петербург: ВИР; 2018).
Syubarov A.E. Apple tree (Yablonya). Minsk: Urozhai; 1968. [in Russian] (Сюбаров А.Е. Яблоня. Минск: Урожай; 1968).

Прозрачность финансовой деятельности / The transparency of financial activities

Авторы не имеют финансовой заинтересованности в представленных материалах или методах.

The authors declare the absence of any financial interest in the materials or methods presented.

Для цитирования / How to cite this article

Козловская З.А., Фролова Л.В., Таранов А.А., Якимович О.А., Полубяtko И.Г. Мобилизация генетических ресурсов плодовых, ягодных и орехоплодных культур в Беларуси. Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 2021;182(3):20-29. DOI: 10.30901/2227-8834-2021-3-20-29

Kazlouskaya Z.A., Fralova L.V., Taranau A.A., Yakimovich O.A., Palubi-atka I.G. Mobilization of fruit, small fruit and nut crop genetic resources in Belarus. Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding. 2021;182(3):20-29. DOI:10.30901/2227-8834-2021-3-20-29

Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы / The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work

Дополнительная информация / Additional information

Полные данные этой статьи доступны / Extended data is available for this paper at <https://doi.org/10.30901/2227-8834-2021-3-20-29>

Мнение журнала нейтрально к изложенным материалам, авторам и их месту работы / The journal's opinion is neutral to the presented materials, the authors, and their employer

Авторы одобрили рукопись / The authors approved the manuscript

Конфликт интересов отсутствует / No conflict of interest

ORCID

Fralova L.V. <https://orcid.org/0000-0001-9443-0447>

Taranau A.A. <https://orcid.org/0000-0002-2237-4084>

Kazlouskaya Z.A. <https://orcid.org/0000-0003-3316-9892>

Yakimovich O.A. <https://orcid.org/0000-0003-4408-2805>

Palubi-atka I. G. <https://orcid.org/0000-0001-7847-3965>

СВЕТЛОЙ ПАМЯТИ СОРАТНИКА И КОЛЛЕГИ

Козловская Зоя Аркадьевна

19.01.1956 – 11.05.2021

11 мая 2021 года безвременно ушла из жизни выдающийся ученый-селекционер, доктор сельскохозяйственных наук, профессор, главный научный сотрудник РУП «Институт плодородства», заведующий лабораторией генетических ресурсов плодовых, орехоплодных культур и винограда КОЗЛОВСКАЯ ЗОЯ АРКАДЬЕВНА.

Зоя Аркадьевна была человеком широких интересов, большого энтузиазма и трудолюбия. Своим отношением к работе она вдохновляла коллег, была настоящим наставником для молодых ученых. Ее уход – невосполнимая утрата для всей сельскохозяйственной науки Беларуси.

Она инициировала создание двух лабораторий по генетическим ресурсам, разработала систему инвентаризации коллекционных фондов плодовых и ягодных культур, объявленных Национальным достоянием Республики Беларусь, а также новое направление в садоводстве Беларуси – ореховодство. Под ее руководством начата современная научная работа по маркер-ассоциированной селекции яблони, которая вошла в ТОП-10 научных разработок Беларуси.

Результаты ее научной деятельности изложены более чем в 400 трудах, в том числе монографиях, различных книгах и статьях, опубликованных в ближнем и дальнем зарубежье. Она автор более 30 сортов плодовых культур. Под руководством Козловской З.А. подготовлено 7 кандидатов наук. Она являлась членом нескольких диссертационных советов, редакционных коллегий, различных комиссий, награждена многими почетными грамотами, дипломами, памятным знаками и медалями.

Зоя Аркадьевна достойно представляла отечественное плодородство на международном уровне, к ее авторитетному мнению прислушивались мировые лидеры отрасли.

Долгие годы Зоя Аркадьевна сотрудничала со Всероссийским институтом генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова (ВИР). Она принимала участие в конференциях, проводимых институтом; сотрудничала с журналами, издаваемыми ВИР, писала статьи, была членом редакционного совета журнала «Биотехнология и селекция растений». В фондах библиотеки ВИР хранятся работы Зои Аркадьевны, посвященные плодородству, в частности – культуре яблони. Сотрудники отдела генетических ресурсов плодовых культур ВИР всегда находили теплый и радушный прием во время своих командировок в Институт плодородства. Зоя Аркадьевна охотно показывала коллекционные сады, делилась знаниями.

Светлая память этой талантливой труженице науки, чей авторитет среди специалистов плодородства заслуженный и несомненный. Зоя Аркадьевна всегда будет жить в наших сердцах.



КОЛЛЕКТИВ РУП «ИНСТИТУТ ПЛОДОВОДСТВА», БЕЛАРУСЬ,
ВИРОВЦЫ, РОССИЯ

Подбор концентрации осмотика ПЭГ 6000 для определения засухоустойчивости генотипов проса в период прорастания семян

DOI: 10.30901/2227-8834-2021-3-30-36

УДК 633.171:631.527:581.19

Поступление/Received: 04.12.2020

Принято/Accepted: 02.09.2021



О. В. ГОРЛАЧЕВА*, С. Н. ГОРБАЧЕВА,
В. С. ЛЮТЕНКО, О. В. АНЦЫФЕРОВА

Институт растениеводства имени В.Я. Юрьева
Национальной академии аграрных наук Украины,
61060 Украина, г. Харьков, пр. Московский, 142
* ✉ dr_forester@ukr.net

Identification of PEG 6000 concentrations for assessing drought resistance in millet genotypes during the seed germination phase

O. V. GORLACHOVA*, S. N. GORBACHOVA,
V. S. LUTENKO, O. V. ANCEFEROVA

Plant Production Institute named after V.Ya. Yuriev,
National Academy of Agrarian Sciences of Ukraine,
142 Moskovskiy Ave., Kharkiv 61060, Ukraine
* ✉ dr_forester@ukr.net

Актуальность. Использование для определения засухоустойчивости генотипов проса осмотика полиэтиленгликоля (ПЭГ) 6000 по сравнению с растворами сахарозы является наиболее простым и экономически оправданным. Применение ПЭГ 6000 при полуплетальной дозе (LD_{50}) для отбора на засухоустойчивость проса на ранних этапах онтогенеза в наибольшей степени дифференцирует генотипы по изучаемому признаку, позволяя проводить оценку в соответствии с международными стандартами и дает возможность сравнения полученных результатов с данными зарубежных исследований.

Материалы и методы. Для проведения исследования в качестве исходного материала использовали сорта 'Омрияне', 'Харьковское 57', 'Константиновское', 'Слобжанское' и образец IR 5. Готовили пять концентраций растворов ПЭГ 6000: 11,5%, 15,3%, 19,6%, 23,5%, 28,9%, 0,0% (контроль). Проращивали по 50 семян в трехкратной повторности. На шестые сутки снимали показания всхожести семян проса. Для теоретического обоснования подбора оптимальной концентрации осмотика применяли регрессионный метод оценки LD_{50} (полуплетальной дозы) В. Б. Прозоровского.

Результаты и выводы. На степень прорастания семян проса раствор ПЭГ 6000 в концентрации от 15,3% до 28,9% оказывал негативное влияние. Резкое падение всхожести семян проса наблюдали при 23,5-процентной концентрации ПЭГ 6000 – всхожесть семян у всех сортообразцов (кроме IR 5) была ниже 50%. Результаты расчета по логистической кривой Ферхюльста и пробит-анализу методом В. Б. Прозоровского показали, что среднее значение концентрации LD_{50} раствора ПЭГ 6000 у всех изучаемых образцов равнялось 23,03%. Таким образом, в результате анализа наших экспериментальных данных и их статистических обработок мы рекомендуем использовать 23,0-процентную концентрацию LD_{50} раствора ПЭГ 6000 как наиболее дифференцирующую просо по засухоустойчивости в фазе прорастания.

Ключевые слова: *Panicum miliaceum* L., устойчивость к засухе, LD_{50} , логистическая кривая, пробит-анализ.

Background. Using LD_{50} concentrations of the osmotic PEG 6000 to select millet genotypes during seed germination for drought resistance breeding is the best way of millet genotype differentiation according to the studied trait.

Materials and methods. The millet cultivars 'Omriyane', 'Kharkovskoe 57', 'Konstantinovskoe', 'Slobzhanskoe', and the accession IR 5 were selected as the test material. Water stress was applied through five concentrations of PEG (6000 MW): 11.5%, 15.3%, 19.6%, 23.5%, 28.9%, and 0.0% (control). On the sixth day of incubation, millet seed germination was measured. The regression method for assessing LD_{50} (half-lethal dose) by V. B. Prozorovskii was used to theoretically substantiate the selection of an optimal osmotic concentration, which would be most accurate in identifying the level of drought tolerance in millet genotypes during seed germination.

Results and conclusions: The 15.3% to 28.9% concentrations of PEG 6000 solutions had a negative effect on seed germination of millet genotypes. A strongly suppressed seed germination rate was observed at the PEG concentration of 23.5%: germination percentage in all cultivars (except for IR 5, with 56.0%) fell below 50%. Calculations according to the Verhulst logistic curve and the probit analysis by V. B. Prozorovskii's technique showed that the mean LD_{50} concentration of PEG 6000 solutions for all studied genotypes was 23.03%. Thus, as a result of the analysis of our experimental data and their statistical processing, we recommended the 23.0% concentration of PEG 6000 solution as the most differentiating in terms of drought resistance in the millet seed germination phase.

Key words: *Panicum miliaceum* L., drought resistance, LD_{50} , logistic curve, probit analysis.

Введение

Просо (*Panicum miliaceum* L.) является основной крупной культурой на Украине. Прежде всего, ценится эта культура своими пищевыми качествами крупы и высокими кормовыми свойствами зерна и соломы для птиц и домашних животных. Отходы крупяного производства используют в лакокрасочном, фармацевтическом, спиртовом производствах (Yashovskiy, 1987).

На Украине просо выращивают на площади 156 400 га, средняя урожайность составляет 3,5 т/га. Для получения устойчиво высоких урожаев решающее значение имеет приспособленность сортов к неблагоприятным факторам среды (Yashovskiy, 1987; Tadele, 2016). Несмотря на то что просо является засухоустойчивой культурой, лимитирующим фактором для нее является содержание воды в почве, что приводит к снижению основных компонентов продуктивности и в конечном итоге урожая зерна. На Украине в последние годы эта культура особенно страдает от почвенной и воздушной засухи в период «посев – всходы». В результате чего можно наблюдать неравномерные всходы, задержку развития вторичной корневой системы, общее угнетение растений. Если засуха продолжается, то происходит усыхание нижних листьев, замедляется развитие генеративных органов. Cheng Bingwen и Xie Zhiming (2012) доказали, что наибольший расход воды (28,6% от нормы периода вегетации) потребляется растениями в фазу налива зерна. По данным M. J. Seghatoleslami и M. Govindaraj с соавторами (Seghatoleslami et al., 2007; Govindaraj et al., 2010), водный стресс имеет сильное негативное влияние на структуру урожая. Засуха в период цветения метелки уменьшает процент завязи семян и массу 1000 зерен, высоту растения, количество листьев на стебле. Установлено (Keshavars et al., 2012), что недостаток воды в почве приводит к замедлению передвижения минеральных веществ из почвы в растение. Также в этот период сильно страдает фотосинтез растения, наблюдается сильное уменьшение содержания хлорофиллов *a* и *b* в листьях.

Многие ученые (Yashovskiy, 1987; Blum, 2005; Seghatoleslami et al., 2007; Govindaraj et al., 2010; Gurlachova, 2011; Demuyakor, 2013) изучали генотипы разных видов проса на способность адаптации к засухе. В своих исследованиях авторы отмечают, что степень устойчивости сортов, линий и гибридов к недостатку влаги в почве неодинаковая, что дает возможность селекционеру создавать более устойчивые формы проса в селекции на засухоустойчивость. Высказано мнение (Mitra, 2001), что в селекции проса на адаптивность к засухе важную роль играет предварительная лабораторная оценка засухоустойчивости образцов. Для массового первичного отбора необходимо разрабатывать методы, наиболее полно имитирующие действие почвенной засухи.

Долгое время на Украине одним из широко используемых способов определения относительной засухоустойчивости образцов проса являлся метод проращивания семян в растворах сахарозы (Chernyshova, 1987). Эта методика позволяла провести оценку на ранних этапах развития растения, когда просо наиболее требовательно к влаге. Так как сахароза является питательным субстратом для грибной микрофлоры, то семена необходимо перед опытом обрабатывать раствором антисептика (однопроцентный раствор марганцовокислого калия) либо формалина; кроме того, раствор сахарозы следует прокипятить в течение 5 минут, а затем добавить антисептик

нистатин. Для разделения образцов по группам устойчивости по степени прорастания семян в растворе осмотика, имитирующего действие почвенной засухи, использовали раствор сахарозы с осмотическим давлением 13 атмосфер, что соответствует концентрации раствора 14,9% (149 г/л).

Другим известным осмотиком, имитирующим почвенную засуху в условиях *in vitro*, является полиэтиленгликоль с молекулярной массой $M_g \geq 6000$ (ПЭГ 6000) (Radhouane, 2007). Молекулы ПЭГ 6000 инертные, нетоксичные, достаточно большие, чтобы не быть абсорбированными растениями, и не разрушают структуру воды в течение периода постановки эксперимента. Для определения засухоустойчивости генотипов используют этот осмотик на разных культурах, таких как просо (*Panicum miliaceum* L.) (Zhang et al., 2012), африканское просо (*Pennisetum glaucum* L.) (Govindaraj et al., 2010), пшеница (*Triticum aestivum* L.) (Bayoumi, 2008), сорго (O'Donnell et al., 2013). Ученые приводят разную концентрацию полиэтиленгликоля 6000 в своих исследованиях. Так, Govindaraj et al. (2010) в своих исследованиях готовили раствор ПЭГ 6000 с осмотическим давлением -3.0, -5.0, -7.5, и -10.0 бар, растворяя 115, 196, 235, 289 г вещества в 1000 мл дистиллированной воды соответственно по методу Хадаса. Засухоустойчивость мягкой пшеницы определяли, используя 15- и 25-процентный раствор ПЭГ 6000 (Bayoumi, 2008), а растения сорго выращивали при концентрациях раствора ПЭГ 6000: 2,5%, 5,0%, 10,0%, 15,0%, 20,0%. (O'Donnell, 2013).

Таким образом, использование осмотика полиэтиленгликоля 6000 на ранних стадиях развития для определения засухоустойчивости образцов проса является наиболее простым и экономически оправданным методом в селекции на засухоустойчивость. Более того, этот осмотик используют во всем мире для определения устойчивости селекционного материала к засухе. Это позволяет проводить оценку в соответствии с международными стандартами, что дает возможность сравнивать полученные нами результаты с данными зарубежных исследований.

Одним из точных количественных методов оценки активности любого вещества в токсикологии и фармакологии, для прогнозирования воздействия повреждающих факторов (излучений, химических средств и т. д.) на растения и для расчета и моделирования влияния ингибиторов и стимуляторов в процессе прорастания семян, традиционно используют метод пробит-анализа, логистических кривых «доза – эффект» для вычисления LD_{50} , LD_{16} и LD_{84} (LD – летальные дозы) (Korosov, Kalankina, 2003; Bukharov, 2017). Но наибольший интерес для исследователей представляет концентрация LD_{50} , возле которой наилучшим образом распределяются или варьируют средние значения объекта (Lakin, 1990). Также, согласно методике оценки засухоустойчивости проса способом проращивания семян в растворах сахарозы, образцы делили по степени устойчивости к стрессовому фактору. Среднеустойчивыми к засухе считались сорта проса, у которых процент прорастания составлял около 50%; генотипы с более высоким процентом прорастания считали высокоустойчивыми (Chernyshova, 1987). Таким образом, методы пробит-анализа, логистических кривых «доза – эффект» для вычисления LD_{50} вполне приемлемы также для определения степени засухоустойчивости образцов проса с использованием концентрации LD_{50} ПЭГ 6000, которая в наибольшей степени будет дифференцировать генотипы по этому признаку.

Цель настоящей работы – определить LD_{50} -концентрации осмотика ПЭГ 6000 для выделения засухоустойчивых образцов проса.

Материалы и методы

Исследования проводили в Институте растениеводства имени В.Я. Юрьева НААН в 2018–2019 гг. Изучали четыре сорта ('Омрияне', 'Харьковское 57', 'Константиновское', 'Слобожанское') украинской селекции, занесенных в Реестр сортов растений Украины, и образец IR 5 (был взят из генобанка Украины). Готовили пять концентраций растворов ПЭГ 6000: 0,0% (контроль), 11,5%, 15,3%, 19,6%, 23,5% и 28,9%. Для проведения опытов брали из каждого образца случайно отобранные, здоровые, нормально выполненные семена. Проращивали семена в чашках Петри, которые перед этим прокалывали в течение трех часов в термостате с фильтровальной бумагой, нарезанной по внутреннему диаметру нижней чашки. Приготовленные семена раскладывали на фильтровальную бумагу по 50 шт. В каждую чашку наливали по 7 мл раствора осмотика ПЭГ 6000 или дистиллированной воды (для контроля). В опытном варианте и в контроле повторность была трехкратная. Чашки помещали в термостат и проращивали семена при температуре 25°C в темноте. Подсчет проросших семян проводили на шестые сутки. К числу всхожих семян относили те, которые имели нормально развитый корешок или проросток не менее 5 мм.

Для теоретического обоснования подбора оптимальной концентрации осмотика для определения засухоустойчивости образцов проса применяли регрессионные методы оценки LD_{50} (средние летальные дозы):

1. логистическим уравнением кривой Ферхюльста (Prozorovskii, 2007):

$$y = C + \frac{A}{1 + e^{ax_i + b}}$$

где C – нижний предел изменения зависимой переменной y ;

A – верхний предел;

a, b – коэффициенты пропорциональности.

В нашем случае $C = 0$ (нет гибели в низких концентрациях), $A = 1$ (полная гибель в высоких концентрациях);

2. пробит-анализом (взвешенным и невзвешенным) В. Б. Прозоровского с использованием программы Microsoft Excel (Babich et al., 2003).

Экспериментальные данные всхожести семян проса обрабатывали в Statistica 13 Trail с помощью двухфакторного дисперсионного анализа. Первым фактором является генотип, а вторым – концентрация раствора осмотика ПЭГ 6000.

Результаты и обсуждение

Для решения поставленной задачи – определения концентрации LD_{50} раствора ПЭГ 6000 для селекции на засухоустойчивость проса в период прорастания семян – необходимо подобрать крайние значения раствора осмотика, при котором варьирование всхожести семян наблюдалось от 100% и приближалось к 0%. В наших исследованиях выбор концентраций ПЭГ 6000 (11,5%, 15,3%, 19,6%, 23,5% и 28,9%) основывался на научных разработках ученых, которые определяли засухоустойчивость африканского проса (Govindaraj et al., 2010). Результаты наших опытов показали, что обработка семян проса растворами ПЭГ 6000 в концентрациях от 15,3% до 28,9% негативно влияла на их всхожесть (табл. 1). Осмотический стресс под действием 15,3–19,6-процентного раствора угнетал прорастание до 79,3%. Но наиболее резкое падение всхожести семян проса наблюдали при концентрации ПЭГ 6000 23,5%: всхожесть семян у всех образцов (кроме IR 5) упала ниже 50%. А при концентрации 28,9% раствора ПЭГ 6000 колебание всхожести семян было от 4,0 до 18,0%, при этом сорт 'Харьковское 57' выделялся высоким показателем прорастания – 18,0%. Таким образом, для получения достоверных статистических данных в наших исследованиях нам удалось получить крайние значения концентрации ПЭГ 6000 – 11,5% и 28,9%, что соответствовало 100-процентному и 10,67-процентному среднему прорастанию семян всех образцов проса.

Чтобы установить достоверные различия полученных данных, проводили дисперсионный анализ (табл. 2).

Таблица 1. Всхожесть семян сортообразцов проса в зависимости от концентрации раствора ПЭГ 6000

Table 1. The effect of PEG 6000 solution concentrations on seed germination of millet genotypes

Концентрация ПЭГ 6000, %	Прорастание семян, %					Среднее значение по концентрации, $HCP_{0,05} = 3,02$
	Омрияне	Харьковское 57	Константиновское	IR 5	Слобожанское	
0,0	99,33	100,00	100,00	100,00	98,67	99,60
11,5	100,00	100,00	100,00	100,00	100,00	100,00
15,3	92,67	97,33	98,00	85,33	92,00	93,07
19,6	79,33	86,67	86,00	90,00	78,00	84,00
23,5	44,67	36,67	43,33	56,00	37,33	43,60
28,9	8,67	18,00	4,00	10,00	12,67	10,67
Среднее по генотипу $HCP_{0,05} = 2,76$	70,78	73,11	71,89	73,56	69,78	71,82

Примечание: $HCP_{0,05}$ для частных средних = 6,75

Note: $LSD_{0,05}$ for specific means = 6.75

Таблица 2. Дисперсионный анализ по всхожести и концентрации раствора ПЭГ 6000
Table 2. Analysis of variance for seed germination and PEG 6000 solution concentration

Эффект	Степени свободы	Сумма квадратов	Средний квадрат	F-критерий
Св. член	1	64,94	64,94	16381,63
Генотип	4	0,061	0,01	3,84
Концентрация ПЭГ	5	21,78	4,35	1099,23
Генотип × концентрация ПЭГ	20	0,30	0,01	3,84
ошибка	120	0,475	0,0039	
всего		27,44		

$P < 0,01$

Так как $F_{\phi} > F_{st}$, нулевая гипотеза опровергается на высоком уровне значимости ($P < 0,001$). Таким образом, на значение всхожести семян влияют как генотипические различия проса, так и уровень концентрации раствора ПЭГ 6000, что дает возможность продолжить статистические обработки данных.

Одним из графических методов определения концентрации осмотика для LD_{50} может служить расчет кривых логистической зависимости «доза – эффект» (Kogorov, 2002). В наших исследованиях кривая «доза – эффект» описывает процесс постепенного увеличения общего числа непроросших семян или падения показателя всхожести по мере увеличения концентрации раствора осмотика

ПЭГ 6000. Зависимость «доза – эффект» представлена графически на рисунке, где на оси абсцисс отложена концентрация раствора ПЭГ 6000 (от 0% до 35,0%), на оси ординат – единичные доли (от 0,1 до 1,0). Так как единичные доли (ЕД) общепринято считать совпадающими со средним арифметическим (М), то в статистике их разрешено применять для вычисления и характеристики LD_{50} , используя ED_{50} . Поэтому для построения накопленной кривой вероятности по оси ординат мы применили ЕД.

На графике видно, что экспериментальные точки ЕД непроросших семян при различных концентрациях осмотика образцов проса совпадают или группируются около их логистических кривых. В свою очередь, значения ло-

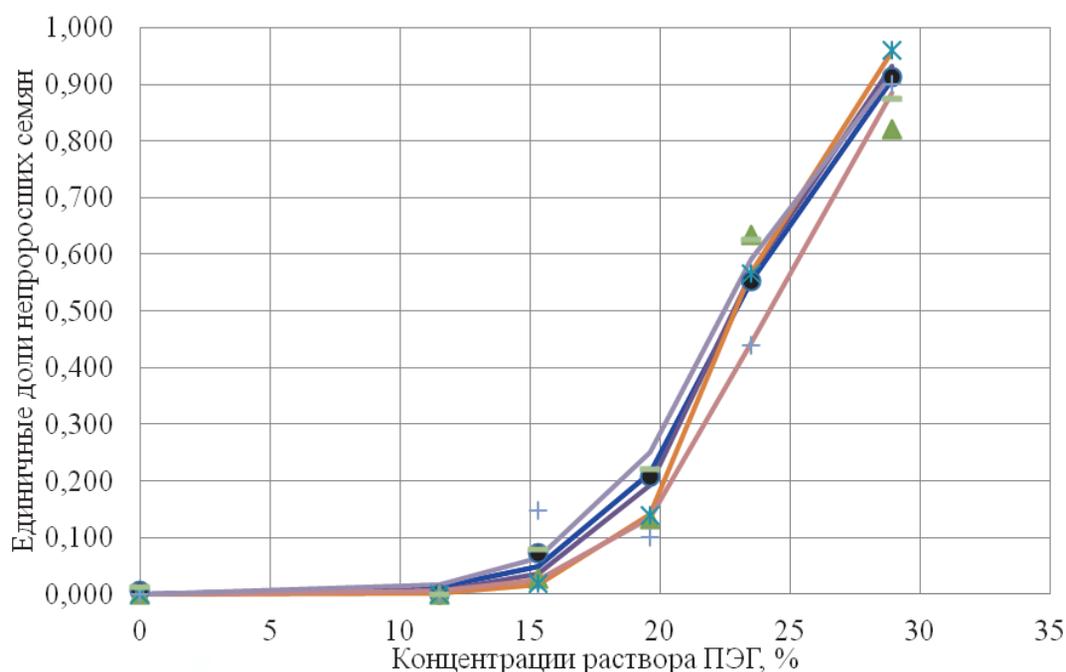


Рисунок. Кривые «доза – эффект» непроросших семян образцов проса, полученные при влиянии различных концентрациях раствора осмотика:

- – 'Омрияне', — логистическая кривая сорта; ▲ – 'Харьковское 57', — логистическая кривая сорта;
- Ж – 'Константиновское', — логистическая кривая сорта; + – IR 5, — логистическая кривая образца;
- 'Слобожанское', — логистическая кривая сорта

Figure. Dose-effect curves for non-germinated seeds of millet genotypes under the effect of different osmotic solution concentrations:

- – cv. 'Omriyane', — its logistic curve; ▲ – cv. 'Kharkovskoe 57', — its logistic curve;
- Ж – cv. 'Konstantinovskoe', — its logistic curve; + – acc. IR 5, — its logistic curve;
- cv. 'Slobozhansкое', — its logistic curve

гистических кривых сортообразцов проса аппроксимируют к одним величинам. Так, при 10,0-процентной концентрации раствора ПЭГ 6000 кривые слабо наклоняются и затем, при 20,0-процентной, наблюдается резкий подъем. Начиная с 20-процентной концентрации осмотика, кривые «доза – эффект» становятся все более горизонтальными, что свидетельствует о все большем влиянии концентрации ПЭГ 6000 на задержку роста семян проса. Почти полное прекращение прорастания семян проса, как показано на графике, может происходить уже при 30-процентной концентрации раствора осмотика.

Для решения поставленной задачи – определить концентрацию LD_{50} осмотика ПЭГ 6000 для селекции на засухоустойчивость проса в период прорастания семян – нам необходимо найти среднее значение концентрации раствора при ED_{50} для всех генотипов. Согласно проведенным расчетам экспериментальных данных по пробит-анализу (табл. 3), среднее значение сорта ‘Омряне’ было 22,94%, сорта ‘Харьковское 57’ – 22,89%, сорта ‘Константиновское’ – 23,0%, образца IR 5 – 24,05, сорта ‘Слобожанское’ – 22,51%. Таким образом, среднее значение по генотипам равняется 23,08.

Для нахождения значения концентрации раствора осмотика при LD_{50} в селекции проса на засухоустойчивость мы применили пробит-анализ, который широко

используется для нахождения LD_{16} , LD_{50} , LD_{84} в токсикологии и фармакологии (Babich et al., 2004.). В таблице 3 приведены результаты расчета концентраций осмотика при LD_{50} , LD_{10} , LD_{16} , LD_{84} , LD_{100} методом взвешенного пробит-анализа. Данным методом можно более точно вычислить любую концентрацию осмотика для получения необходимой всхожести или отсутствия всхожести семян. Так, крайними концентрациями раствора ПЭГ 6000, при которых будет наблюдаться 100-процентное угнетение всхожести семян проса, являются 33,6% и 31,8% (среднее значение – 32,75%). Вычисление значения концентрации LD_{50} этим методом у сорта ‘Омряне’ равнялось 23,12%, у сорта ‘Харьковское 57’ – 23,70%, у сорта ‘Константиновское’ – 23,28%, у образца IR 5 – 23,91%, у сорта ‘Слобожанское’ – 22,86%; при этом средняя величина концентрации LD_{50} по всем генотипам равнялась 23,46%

Методом невзвешенного пробит-анализа также была найдена концентрация LD_{50} для всех генотипов (табл. 4). Значение концентраций LD_{50} варьировала в пределах от 22,03% до 23,23%. Среднее значение концентрации LD_{50} равнялось 22,54%.

В таблице 5 приведены расчеты значений концентрации раствора ПЭГ 6000 при LD_{50} по пробит-анализу (невзвешенный и взвешенный) и логит-анализу. Среднее значение по трем способам расчета составило 23,03%.

Таблица 3. Результаты оценки влияния различных концентраций ПЭГ 6000 на всхожесть семян проса методом взвешенного пробит-анализа

Table 3. Assessment results for the effect of different PEG 6000 solution concentrations on millet seed germination using the weighted probit analysis technique

Значение LD	Концентрации ПЭГ 6000 по образцам проса					Среднее по образцам
	Омряне	Харьковское 57	Константиновское	IR 5	Слобожанское	
LD_{50}	23,12	23,70	23,27	23,91	22,85	23,46
LD_{10}	14,96	15,92	15,99	15,64	14,29	15,36
LD_{16}	16,75	17,63	17,59	17,46	16,17	17,12
LD_{84}	29,48	29,77	28,95	30,36	29,53	29,62
LD_{100}	32,67	32,81	31,79	33,59	32,87	32,74
Стандартная ошибка LD_{50}	0,3	0,4	0,4	0,4	0,4	

Таблица 4. Результаты расчета показателей концентрации ПЭГ 6000 при LD_{50} методом невзвешенного пробит-анализа пяти образцов проса

Table 4. Results of calculating the LD_{50} concentration of PEG 6000 solutions using the unweighted probit analysis of five millet genotypes

Генотипы	Коэффициенты		Значение концентрации LD_{50}	Стандартная ошибка
	b_1	b_0		
Омряне	0,096	0,866	22,14	4,9
Харьковское 57	0,097	0,879	23,23	5,3
Константиновское	0,083	0,928	22,03	4,2
IR 5	0,096	0,874	22,56	5,0
Слобожанское	0,099	0,852	22,19	5,1
Среднее значение	0,088	0,912	22,54	4,6

Таблица 5. Значения концентраций LD₅₀ раствора ПЭГ 6000, полученные различными способами расчета для пяти генотипов проса**Table 5.** PEG 6000 solution concentration values (LD₅₀) obtained by different calculation techniques for five millet genotypes

Название образца	Концентрация раствора ПЭГ при LD ₅₀ , %			Среднее значение по трем способам расчета, %
	Пробит-анализ		Логит-анализ	
	невзвешенный	взвешенный		
Омряне	22,14	23,12	22,94	22,73
Харьковское 57	23,23	23,70	22,89	23,27
Константиновское	22,03	23,28	23,00	22,77
IR 5	22,56	23,91	24,05	23,51
Слобожанское	22,19	22,86	22,51	22,52
Среднее значение по генотипам	22,54	23,46	23,08	23,03%

Примечание: НСР по образцам = 6,75
 Note: LSD_{0.05} for millet genotypes = 6.75

Таким образом, для определения засухоустойчивости образцов проса при прорастании семян необходимо использовать концентрацию LD₅₀ ПЭГ 6000 23,0%, которая в наибольшей степени дифференцирует генотипы по этому признаку.

Заключение

Для селекции проса на засухоустойчивость крайними значениями концентрации раствора осмотика ПЭГ 6000 являются 11,5% и 28,9%, что соответствует 100-процентному и 10,67-процентному среднему прорастанию семян всех изучаемых генотипов. Резкое падение всхожести семян образцов проса (ниже 50%) наблюдали при концентрации ПЭГ 6000 23,5%. Способом расчета кривых всех генотипов логистической зависимости «доза – эффект» определена концентрация LD₅₀ осмотика – 23,08%. Методом взвешенного пробит-анализа получена средняя величина концентрации LD₅₀ по всем генотипам – 23,46%, а методом невзвешенного пробит-анализа – 22,54%. Среднее значение по трем способам расчета составило 23,03%. Для определения засухоустойчивости генотипов проса при прорастании семян необходимо использовать концентрацию LD₅₀ ПЭГ 6000 23,0%, которая в наибольшей степени дифференцирует генотипы по этому признаку.

Работа выполнена в рамках государственного задания 13.00.10.01 Ф согласно рабочей программе на 2021 год «Разработка методологических основ селекции проса на засухоустойчивость, выделение источников и создание урожайных сортов проса с улучшенным качеством зерна и устойчивостью к стрессовым факторам среды».

The work was carried out within the framework of State Task 13.00.10.01 F according to the working program for 2021 "Development of methodological foundations for breeding of millet for drought resistance, identification of sources, and development of high-yielding millet cultivars with improved grain quality and resistance to environmental stressors".

References / Литература

- Babich P.N., Chubenko P.N., Lapach S.N. Application of probit analysis in toxicology and pharmacology using the Microsoft Excel program for assessing pharmacological activity in an alternative form of reaction accounting. *Modern Problems of Toxicology*. 2003;(4):80-88. [in Russian] (Баби́ч П.Н., Чубенко А.В., Лапач С.Н. Применение пробит-анализа в токсикологии и фармакологии с использованием программы Microsoft Excel для оценки фармакологической активности при альтернативной форме учета реакции. *Сучасні проблеми токсикології*. 2003;(4):80-88).
- Bayoumi T.Y., Eid M.H., Metwali E.M. Application of physiological and biochemical indices as a screening technique for drought tolerance in wheat genotypes. *African Journal of Biotechnology*. 2008;7(14):2341-2352.
- Blum A. Drought resistance, water use efficiency, and yield potential – are they compatible, dissonant, or mutually exclusive? *Australian Journal of Agricultural Research*. 2005;56(11):1159-1168. DOI: 10.1071/AR05069
- Bukharov A.F., Baleyev D.N., Bukharova A.R. Kinetics of seed germination. Research methods and parameters. *Izvestiya of Timiryazev Agricultural Academy*. 2017;(2):5-19. [in Russian] (Бухаров А.Ф., Балеев Д.Н., Бухарова А.Р. Кинетика прорастания семян. Методы исследования и параметры. *Известия Тимирязевской сельскохозяйственной академии*. 2017;(2):5-19).
- Cheng B., Xie Z. Advance in water-saving culture of proso millet (*Panicum miliaceum* L.). In: Y. Chai, B. Feng (eds). *Advances in Broomcorn Millet Research: Proceedings of the 1st International Symposium on Broomcorn Millet (Yangling, August 25–31, 2012)*. Yangling, Shaanxi: Northwest A&F University Press; 2012. p.203-209.
- Chernyshova S.V. Determination of relative drought resistance in millet accessions by germinating seeds in sucrose solutions (Guidelines) (Opredeleniye otnositel'noy zasukhoustoychivosti obraztsov prosa sposobom proraschivaniya semyan v rastvorakh sakharozy [Metodicheskiye ukazaniya]). Leningrad; 1987. [in Russian] (Чернышова С.В. Определение относительной

- засухоустойчивости образцов проса способом проращивания семян в растворах сахарозы (Методические указания). Ленинград; 1987).
- Demuyakor B., Galyuon I., Kyereh S., Ahmed M. Evaluation of agronomic performance of drought-tolerant QTL introgression hybrids of millet (*Pennisetum glaucum* (L.) R. Br.) in the Guinea Savannah zone of Ghana. *International Journal of Agriculture Sciences*. 2013;5(1):354-358. Available from: https://bioinfopublication.org/files/articles/5_1_4_IJAS.pdf [accessed Mar. 10, 2021].
- Gorlachova O.V. The effects of drought stress on growth parameters and grain yields of millet. *The Bulletin of Kharkiv National Agrarian University. Series: Plant Production, Breeding, Seed Production, Fruit and Vegetable Production*. 2011;1:121-127. [in Ukraine] [Горлачова О.В. Особливості формування структури врожаю сортозразків проса в селекції на посухостійкість. *Вісник ХНАУ. Серія «Рослинництво, селекція і насінництво, плодовоовочівництво»*. 2011;1:121-127].
- Govindaraj M., Shanmugasundaram P., Sumathi P., Muthiah A.R. Simple, rapid and cost effective screening method for drought resistant breeding in pearl millet. *Electronic Journal of Plant Breeding*. 2010;1(4):590-599.
- Keshavars L., Farahbakhsh H., Golkar P. The effect of drought stress and super absorbent polymer on morph-physiological traits of pearl millet (*Pennisetum glaucum*). *International Research Journal of Applied and Basic Sciences*. 2012;3(1):148-154. Available from: <https://citeseerx.ist.psu.edu/viewdoc/download?doi=10.1.1.177.7751&rep=rep1&type=pdf> [accessed Mar. 04, 2021].
- Korosov A.V. Simulation modeling in the MS Excel environment (on examples from ecology): Monograph (Imitatsionnoye modelirovaniye v srede MS Excel [na primerakh iz ekologii]: Monografiya). Petrozavodsk: Petrozavodsk State University; 2002. [in Russian] [Коросов А.В. Имитационное моделирование в среде MS (на примерах из экологии): Монография. Петрозаводск: Петрозаводский государственный университет; 2002].
- Korosov A.V., Kalankina N.M. Quantitative methods of environmental toxicology (Kolichestvennye metody ekologicheskoy toksikologii). Petrozavodsk; 2003. [in Russian] [Коросов А.В., Каланкина Н.М. Количественные методы экологической токсикологии. Петрозаводск; 2003].
- Петрозаводск; 2003).
- Lakin G.F. Biometrics (Biometriya). Moscow; 1990. [in Russian] [Лакин Г.Ф. Биометрия. Москва; 1990].
- Mitra J. Genetics and genetic improvement of drought resistance in crop plants. *Current Science*. 2001;80(6):758-763.
- O'Donnell N.H., Møller B.L., Neale A.D., Hamill J.D., Blomstedt C.K., Gleadow R.M. Effects of PEG-induced osmotic stress on growth and dhurrin levels of forage sorghum. *Plant Physiology and Biochemistry*. 2013;73:83-92. DOI: 10.1016/j.plaphy.2013.09.001
- Prozorovskii V.B. Statistic processing of data of pharmacological investigations. *Psychopharmacology and Biological Narcology*. 2007;7(3-4):2090-2120. [in Russian] [Прозоровский В.Б. Статистическая обработка результатов фармакологических исследований. *Психофармакология и биологическая наркологи*. 2007;7(3-4):2090-2120].
- Radhouane L. Response of Tunisian autochthonous pearl millet (*Pennisetum glaucum* (L.) R. Br.) to drought stress induced by polyethylene glycol (PEG) 6000. *African Journal of Biotechnology*. 2007;6(9):1102-1105.
- Seghatoleslami M.J., Kafi M., Majini E. Effect of drought stress at different growth stages on yield and water use efficiency of five proso millet (*Panicum miliaceum*) genotypes. *Journal of Crop Production and Processing*. 2007;11(1):215-227.
- Tadele Z. Drought adaptation in millets. In: A. Shanker, C. Shanker (eds). *Abiotic and Biotic Stress in Plants – Recent Advances and Future Perspectives*. London: Intech-Open Ltd.; 2016. p.639-662. DOI: 10.5772/61929
- Yashovskiy I.V. Millet breeding and seed production (Selektsiya i semenovodstvo prosa). Moscow: Agropromizdat; 1987. [in Russian] [Яшовский И.В. Селекция и семеноводство проса. Москва: Агропромиздат; 1987].
- Zhang P., Song H., Ma S., Cui W., Li C., Feng B. Physiological and biochemical indexes of drought resistance of broomcorn millet at seedling stage. In: Y. Chai, B. Feng (eds). *Advances in Broomcorn Millet Research: Proceedings of the 1st International Symposium on Broomcorn Millet (Yangling, August 25–31, 2012)*. Yangling, Shaanxi: Northwest A&F University Press; 2012. p.229-238.

Прозрачность финансовой деятельности / The transparency of financial activities

Авторы не имеют финансовой заинтересованности в представленных материалах или методах.

The authors declare the absence of any financial interest in the materials or methods presented.

Для цитирования / How to cite this article

Горлачова О.В., Горбачева С.Н., Лютенко В.С., Анцыферова О.В. Подбор концентрации осмотика ПЭГ 6000 для определения засухоустойчивости генотипов проса в период прорастания семян. Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 2021;182(3):30-36. DOI: 10.30901/2227-8834-2021-3-30-36

Gorlachova O.V., Gorbachova S.N., Lutenko V.S., Anceferova O.V. Identification of PEG 6000 concentrations for assessing drought resistance in millet genotypes during the seed germination phase. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2021;182(3):30-36. DOI: 10.30901/2227-8834-2021-3-30-36

Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы / The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work

Дополнительная информация / Additional information

Полные данные этой статьи доступны / Extended data is available for this paper at <https://doi.org/10.30901/2227-8834-2021-3-30-36>

Мнение журнала нейтрально к изложенным материалам, авторам и их месту работы / The journal's opinion is neutral to the presented materials, the authors, and their employer

Авторы одобрили рукопись / The authors approved the manuscript

Конфликт интересов отсутствует / No conflict of interest

ORCID

Gorlachova O.V. <https://orcid.org/0000-0002-1234-8368>

Gorbachova S.N. <https://orcid.org/0000-0001-7835-822x>

Lutenko V.S. <https://orcid.org/0000-0003-3565-1033>

Anceferova O.V. <https://orcid.org/0000-0002-1466-1294>

Динамика активности пероксидазы и ее изоформ в листьях разных сортов яблони

DOI: 10.30901/2227-8834-2021-3-37-43

УДК 634.11:581.1

Поступление/Received: 29.12.2020

Принято/Accepted: 02.09.2021



А. Е. МИШКО*, Е. О. ЛУЦКИЙ

Северо-Кавказский федеральный научный центр садоводства, виноградарства, виноделия, 350901 Россия, г. Краснодар, ул. 40-летия Победы, 39
*✉ mishko-alisa@mail.ru

Dynamics in the activity of peroxidase and its isoforms in leaves of different apple cultivars

А. Е. MISHKO*, Е. О. LUTSKIY

North-Caucasian Federal Scientific Center of Horticulture, Viticulture, Wine-making, 39 40-letiya Pobedy St., Krasnodar 350901, Russia
*✉ mishko-alisa@mail.ru

Актуальность. Выявление наиболее устойчивых сортов плодовых культур на определенных территориях произрастания включает различные подходы исследования, в числе которых немалую роль играют физиолого-биохимические показатели. В настоящей работе представлены результаты расчета активности пероксидазы, одного из основных ферментов антиоксидантной системы защиты растений, при естественных изменениях гидротермического режима в летний период, которые были приняты в качестве контрольных условий, и при искусственном воздействии экстремально высоких температур.

Материалы и методы. Изучены три сорта яблони отечественной селекции 'Фортуна', 'Союз', 'Прикубанское' и сорт 'Лигол' польского происхождения. В отобранных листьях в течение летнего периода 2018, 2019 г. определяли активность пероксидазы и ее изоферментный состав в контрольных и стрессовых условиях (при искусственном прогреве листьев). Для разделения пероксидаз на изоформы использовали нативный электрофорез на полиакриламидном геле. Оценку интенсивности развития окислительного стресса в листьях проводили по показателю перекисного окисления липидов, а именно по содержанию малонового диальдегида.

Результаты. Установлено, что исследованные показатели характеризуются высокой степенью неоднородности, обусловленной как сортовой спецификой, так и изменчивостью погодных условий. Были выделены изоформы пероксидаз с молекулярной массой от 70 до 60 кДа, отличающиеся максимальным уровнем изменчивости – от одной до четырех изоформ. К двум другим группам отнесли изоформы с молекулярной массой ~130–100 кДа (1–3 изоформы) и ~55 кДа (1 изоформа). Наибольшая активность фермента была выявлена в самый жаркий месяц за исследованный период (июль 2018 г.) у сортов 'Фортуна' и 'Союз', но в лабораторных условиях наименее восприимчивым к воздействию стрессового фактора оказался триплоидный сорт 'Союз'.

Ключевые слова: плодовая культура, ферменты антиоксидантной системы защиты, устойчивость, высокотемпературный стресс.

Background. Various approaches are used for identification of the most resistant fruit crop cultivars, including the analysis of different physiological and biochemical indicators. In Krasnodar Territory, Russia, one of the major stressors in summer is the hydrothermal stress. Drought and heat lead to an oxidative stress, as reactive oxygen species are produced in plant cells. Plants respond to oxidative damage by activating antioxidant enzymes, such as superoxide dismutase, catalase, and various peroxidases. Peroxidase is able to decompose hydrogen peroxide. Peroxidase activity was calculated under natural summertime changes in the hydrothermal pattern (control) and in simulated high-temperature conditions.

Materials and methods. Three apple cultivars of Russian breeding, 'Fortuna', 'Soyuz' and 'Prikubanskoe', and cv. 'Ligol' of Polish origin were studied. In the summers of 2018–2019, their leaf samples were analyzed to assess peroxidase activity and its isozyme composition under control and stress conditions. Native electrophoresis in polyacrylamide gel was used for separation of peroxidase isoforms. Malondialdehyde content was measured to identify oxidative stress levels in apple leaves.

Results. The tested indicators demonstrated a high degree of heterogeneity induced by both cultivar specificity and seasonal weather dynamics. Peroxidase isoforms with a molecular weight of 70 to 60 kDa, characterized by the maximum level of variability (1–4 isoforms), were isolated. Two other groups included 1–3 isoforms with a molecular weight of ~130–100 kDa, and one with a molecular weight of ~55 kDa. The highest enzyme activity was found in cvs. 'Fortuna' and 'Soyuz' in July 2018, the hottest month during the period of research. Under simulated conditions, the triploid cultivar 'Soyuz' was least susceptible to the stress impact.

Key words: fruit crop, antioxidant enzyme, resistance, high-temperature stress.

Введение

Яблоня (*Malus domestica* Borkh.) на территории Краснодарского края нередко испытывает гидротермический стресс в течение летнего периода. С начала 1970-х годов число жарких и засушливых дней в регионе возросло более чем на 60%. В связи с этим особую актуальность представляют работы по выявлению наиболее устойчивых сортов к стрессовым температурам как в моделируемых условиях, так и в естественных. Важно отметить, что искусственное воздействие на растение определенным стрессором дает возможность оценить влияние конкретного негативного фактора, что в естественной среде сделать очень сложно из-за совместного воздействия целого спектра абиотических и биотических стрессоров на растение (Yamada et al., 1996).

Высокие температуры воздуха, превышающие сезонные оптимальные показатели для конкретного региона, нарушают нормальный клеточный гомеостаз растений, приводя к задержке роста и развития, а в экстремальных случаях – к их гибели. В таких условиях снижается фотосинтетическая активность, изменяется водный режим, нарушается целостность клеточных мембран, синтезируются различные защитные соединения, а также накапливаются активные формы кислорода (Møller et al., 2007). Для подавления окислительного стресса в клетках растений запускается синтез антиоксидантных ферментов, одним из которых является пероксидаза (POD) (Blokina et al., 2003). Этот фермент способен проявлять как пероксидазную, так и оксидазную активность. В первом случае в качестве акцептора электронов выступает пероксид водорода, восстанавливаясь до воды. Оксидазные свойства проявляются в способности катализировать окисление целого ряда соединений за счет молекулярного кислорода (Andreeva, 1988). Пероксидаза разнообразна своими изоформами, которые определяют ее широкий спектр ферментативных реакций и обладают родством к различным субстратам.

Среди растений наиболее многочисленное семейство пероксидаз относится к третьему классу суперсемейства растительных, бактериальных и грибных пероксидаз, содержащих общий гем, образованный протопорфирином IX и железом Fe(III) (Cosio, Dunand, 2009). Пероксидазы третьего класса проявляют наибольшее родство к фенольным соединениям. Они задействованы в разнообразных физиологических процессах на протяжении всей жизни растительного организма.

Во многих работах, посвященных исследованию стрессоустойчивости растений, уровень активности пероксидазы семейства третьего класса в совокупности с другими физиолого-биохимическими параметрами был определен как маркерный признак. Так, при изучении влияния гипертермического стресса в вегетативных органах пшеницы исследователями было установлено увеличение гетерогенности изоферментного состава пероксидазы (Krivobochek et al., 2015). Антивирусная устойчивость картофеля сопровождалась увеличением активности пероксидазы, но при этом не наблюдалось ее молекулярной гетерогенности (Yanchevskaya et al., 2018). В условиях дефицита железа в листьях подсолнечника преимущественно снижалась активность изоформ пероксидазы, вовлеченных в процесс детоксикации (Ranieri et al., 2001). Рост уровня активности пероксидазы был отмечен в листьях молодых растений табака в ответ на повышение интенсивности освещения (Rácz et al., 2018). Согласно результатам изучения гетерогенности изоформ

пероксидазы в вегетативных органах айвы японской при воздействии гидротермического стресса, было выявлено, что изменение состава изоформ фермента связано с повышением или снижением его активности в течение вегетационного периода (Prisedsky et al., 2017).

В отношении яблони были проведены исследования по изучению активности фермента в совокупности с другими параметрами системы защиты растения при реакции на изменение температурного и водного режимов (Ma et al., 2008; Jia et al., 2019; Gao et al., 2020; Zhu et al., 2020), воздействие патогенов (Araujo, Stadnik, 2013), а также на засоление и химический стресс (Wei et al., 2018). Авторы отмечали повышение активности антиоксидантных ферментов, таких как каталазы (CAT), супероксиддисмутаза (SOD) и аскорбат-пероксидаза (APX), совместно с увеличением активности пероксидазы (POD) в стрессовых условиях.

В отечественных работах приведены результаты изучения изоферментного состава пероксидазы в листьях, коре и побегах у разных сортов яблони в отсутствие негативных факторов среды и при инфицировании патогеном (Golyshkina, 2007; Rachenko et al., 2014). Исходя из полученных результатов, авторы предлагают использовать полиморфизм пероксидаз в качестве сортоспецифического признака.

В ходе настоящего исследования были изучены сорта яблони, распространенные на территории Краснодарского края, для которых впервые был проведен изоферментный анализ пероксидаз листа в условиях искусственного высокотемпературного стресса и в полевых условиях на территории агроценоза в течение летнего периода. Цель работы заключалась в оценке сортовой специфичности к стрессовому фактору – высоким температурам воздуха – по показателям пероксидазной активности в листьях яблони и варибельности ее изоформ.

Материалы и методы

Объектами исследований служили сорта яблони 'Лигол', 'Прикубанское' 2009 года посадки на подвое СК4 при схеме посадки 0,9 × 4,5 м и 'Фортуна', 'Союз' 2000 г. посадки на подвое М9 при схеме посадки 2,0 × 5,0 м. Среди исследованных сортов 'Лигол' имеет польское происхождение, остальные выведены отечественными селекционерами (Ulyanovskaya, 2020).

Сбор материала проводили на базе ЗАО ОПХ «Центральное» г. Краснодар (45.15893°N; 38.93253°E) в летний период 2018, 2019 г. С однолетних побегов, число междоузлий которых в среднем варьировало от 10 до 12, отбирали по 5-6 листьев, начиная с 3–5 междоузлия от основания побега. Листья помещали в холодильные переноски и немедленно доставляли в лабораторию для дальнейшей изучения.

Погодные сведения (средняя температура воздуха, относительная влажность, сумма осадков) были взяты за период июль – август 2018 и 2019 г. с метеостанции Краснодар (Круглик, № 34927).

Искусственный высокотемпературный стресс проводили в лабораторных условиях, помещая листья в термостат на 60 мин при 55°C. Данные условия эксперимента были подобраны с учетом нескольких работ по изучению устойчивости растений к высоким температурам, в которых в качестве стрессового фактора использовали нагреватель с листьями от 40 до 60°C в течение 40–120 мин (Yamada et al., 1996; Liu et al., 2011). Применение листьев в экспериментальных условиях также было основано на не-

давних исследованиях по развитию окислительного стресса в листьях яблони под воздействием неселективного гербицида – метилвиологена (Wei et al., 2018; Mei et al., 2020). Исследователи отбирали с взрослых растений отдельные листья и в течение двух суток после обработки листьев препаратом изучали физиолого-биохимические параметры – уровень перекиси, содержание малонового диальдегида (MDA), активность SOD, CAT, POD и APX.

В качестве контроля в настоящей работе использовали листья без прогрева, принимая во внимание, что их анализируемые параметры соответствовали показателям растений в естественных условиях.

Для получения белкового экстракта листья яблони измельчали в жидком азоте. Количество белка в пробах определяли по методу M. Bradford (1976). Активность пероксидазы измеряли в листьях при отсутствии видимых поражений, используя колориметрический метод, основанный на определении скорости реакции окисления бензидина по методике А. М. Бояркина с некоторыми модификациями (Ермаков, 1987). Экстракты, содержащие 10–15 мкг белка, разделяли нативным электрофорезом в 12-процентных пластинах с последующим окрашиванием бензидином и добавлением пероксида водорода (Radyukina et al., 2012). В качестве белкового маркера использовали Thermo Scientific PageRuler Plus Prestained Protein Ladder (Thermo Scientific, USA).

Степень повреждения клеточных мембран вследствие развития окислительного стресса оценивали по накоплению МДА, который является одним из конечных продуктов окисления полиненасыщенных жирных кислот (Møller et al., 2007). Содержание МДА определяли спектрофотометрическим методом с образованием окрашенных комплексов с тиобарбитуровой кислотой (Heath, Packer, 1968).

Работа выполнена на приборном обеспечении Центра коллективного пользования технологичным оборудованием по направлениям: геномные и постгеномные технологии; физиолого-биохимические и микробиологические исследования; почвенные, агрохимические и экотоксикологические исследования; пищевая безопасность.

Для интерпретации полученных данных использовали методы описательной статистики. Исследования были проведены в 2-кратной повторности. Результаты

представлены в виде средних и их ошибок. Для выявления статистически значимых различий использовали сравнительный тест Тьюки с уровнем значимости 0,05, применяя программное обеспечение Statistica 13.3.

Результаты

Было установлено, что в летние месяцы 2018 г. погодные условия отличались более высокой средней температурой воздуха и более низкими показателями относительной влажности и суммы осадков по сравнению с данными 2019 г. (рис. 1). На менее благоприятные гидротермические условия 2018 г. исследуемые сорта ‘Союз’ и ‘Фортуна’ отреагировали с большей интенсивностью за счет повышения активности пероксидазы (3,8–4,9 уе. мг⁻¹ белка) по сравнению с сортами ‘Лигол’ и ‘Прикубанское’ (рис. 2). В 2019 г. высокий уровень активности фермента был отмечен только у сорта ‘Фортуна’ (2,7–3,1 уе. мг⁻¹ белка). Сорта яблони ‘Лигол’ и ‘Прикубанское’ в исследованный период 2018 и 2019 г. не имели резко выраженных изменений в активности пероксидазы, за исключением максимального пика сорта ‘Лигол’ за июль 2019 г. (2,6 уе. мг⁻¹ белка). Искусственный высокотемпературный стресс способствовал росту активности пероксидазы в 1,5 раза только у сортов ‘Союз’ и ‘Лигол’ в августе 2019 г. (см. рис. 2) и незначительному увеличению данного показателя у сорта ‘Прикубанское’ в июле 2018 г. Сорт ‘Союз’ проявил себя как наиболее устойчивый сорт к воздействию высоких температур в экспериментальных условиях. Для сорта ‘Фортуна’ было установлено, что стресс подавлял активность пероксидазы в исследованный период в 1,5–1,8 раз, что было отмечено и у сорта ‘Лигол’ в августе 2018 г. и июле 2019 г. Сорт ‘Прикубанское’ отличался относительной однородностью показателей, полученных как в стрессовых, так и в контрольных условиях на протяжении всего периода исследования. Активность пероксидазы этого сорта не превышала 1,5 уе. мг⁻¹ белка.

По результатам электрофоретического разделения пероксидаз в полиакриламидном геле было выделено несколько групп изоформ. К первой группе относятся пероксидазы, масса которых варьирует в пределах 130–100 кДа, вторая группа включает изоформы массой от 70 до 60 кДа. Третью группу составляют пероксидазы массой ~55 кДа, представленные только одной изоформой (рис. 3). Первая и третья группы обнаружены у всех ис-

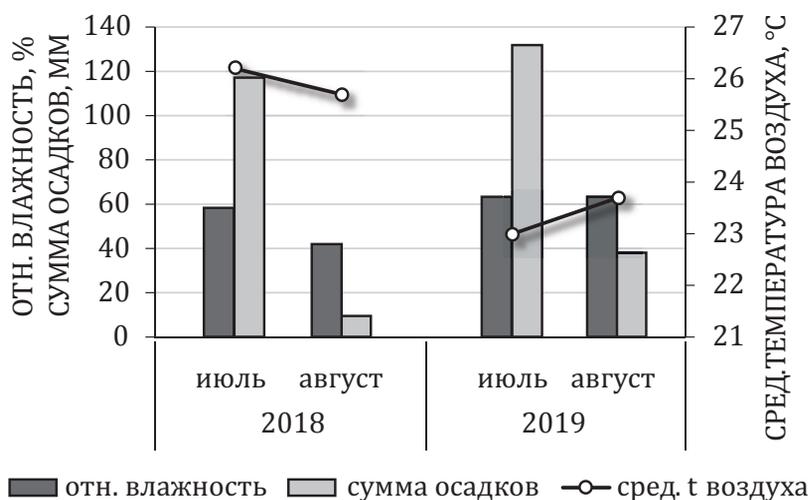


Рис. 1. Погодные условия за летний период 2018–2019 гг. (Круглик, Краснодар)

Fig. 1. Weather conditions in the summer months of 2018–2019 (Kruglik, Krasnodar)

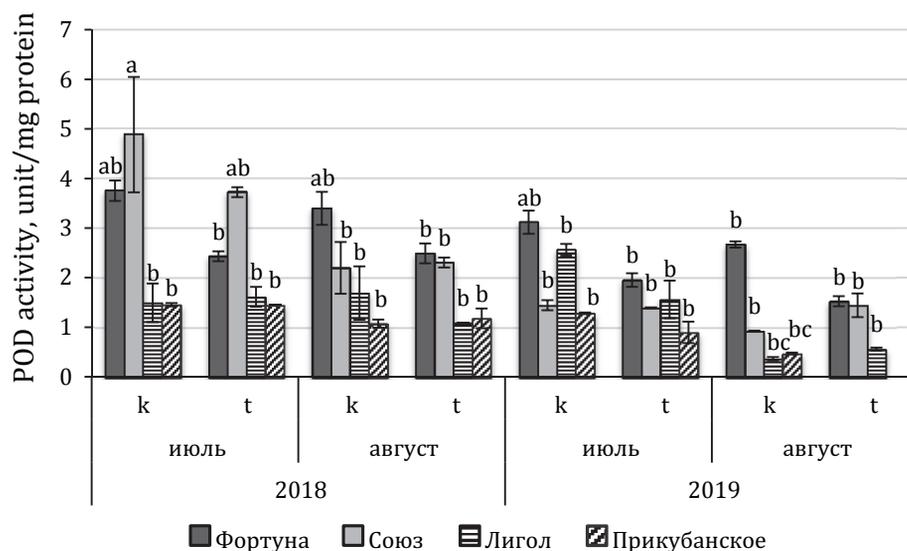


Рис. 2. Активность пероксидазы (POD) в листьях сортов яблони в контрольных условиях (к) и при воздействии высокотемпературного стресса (t).

Достоверные различия ($p < 0.05$) отмечены строчными буквами

Fig. 2. Peroxidase (POD) activity in leaves of apple cultivars under control (k) and high-temperature stress (t) conditions.

Significant differences ($p < 0.05$) are marked with lowercase letters

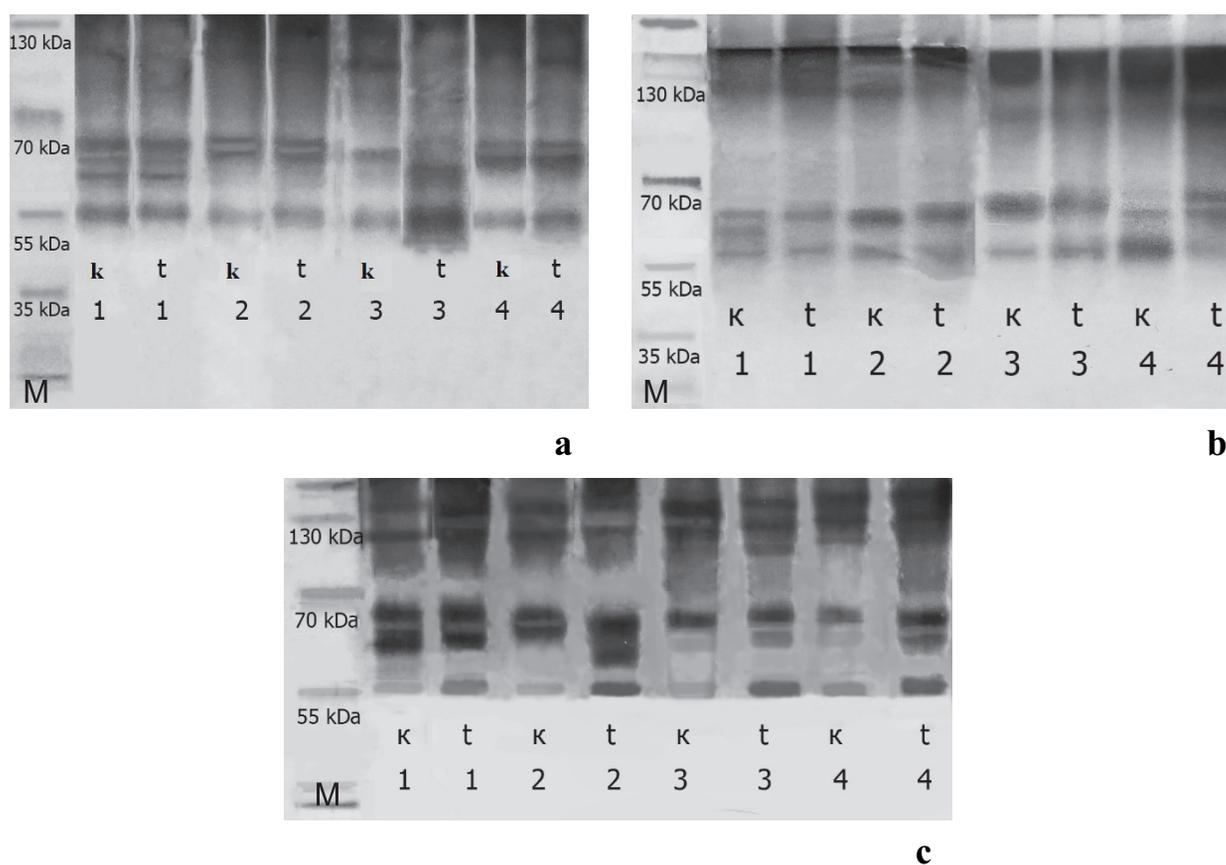


Рис. 3. Электрофоретические энзимограммы изоформ пероксидаз в листьях сортов яблони в контрольных условиях (к) и при воздействии высокотемпературного стресса (t):

а – июль 2018 г., б – июль 2019 г., в – август 2018 г.; 1 – Фортуна, 2 – Союз, 3 – Лигол, 4 – Прикубанское; М – белковый маркер

Fig. 3. Electrophoretic enzymography of peroxidase isoforms in leaves of apple cultivars under control (k) and high-temperature stress (t) conditions:

а – July 2018, б – July 2019, в – August 2018; 1 – Fortuna, 2 – Soyuz, 3 – Ligol, 4 – Prikubansko; М – protein marker

следованных сортов, а вторая группа включает несколько изоформ, число которых изменяется в зависимости от сорта и влияния стрессового фактора.

В июле 2018 г. у сорта 'Союз' были обнаружены четыре изоформы, относящейся ко второй группе пероксидаз, две из которых были более интенсивно окрашены, с молекулярной массой ~70–65 кДа, а две другие – слабоокрашенные, с молекулярной массой меньше 65 кДа (см. рис. 3, а). Для сорта 'Фортуна' характерно наличие трех изоформ второй группы, для сорта 'Прикубанское' – двух.

мечена изоформа с молекулярной массой 60 кДа. Кроме того, высокотемпературный стресс способствовал увеличению числа изоформ первой группы пероксидаз у сортов 'Лигол' и 'Прикубанское' – до трех с молекулярной массой ~130–100 кДа.

Данные по содержанию МДА в листьях яблони в исследованный летний период позволяют оценить интенсивность развития окислительного стресса в тканях растений под влиянием погодных условий, взятых в качестве контроля, и при искусственном прогреве (рис. 4).

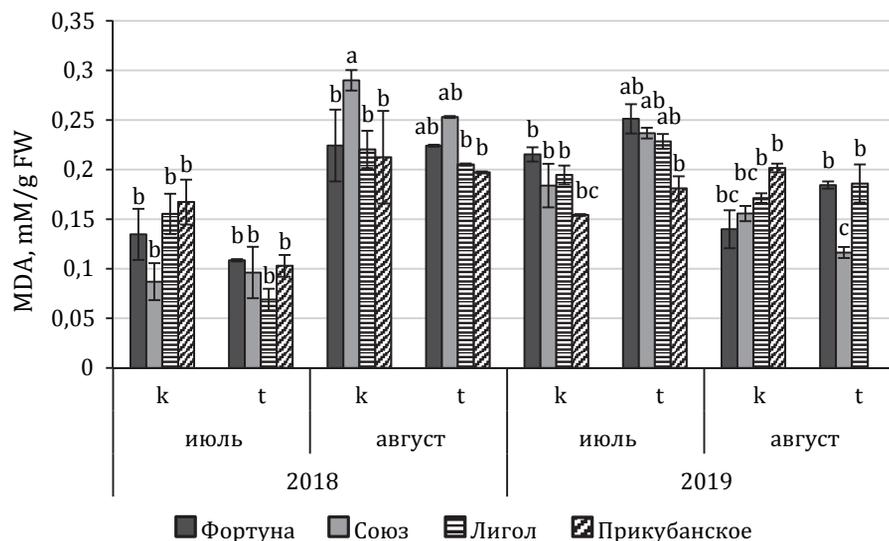


Рис. 4. Содержание малонового диальдегида (MDA) в листьях сортов яблони в контрольных условиях (k) и при воздействии высокотемпературного стресса (t).

Достоверные различия ($p < 0.05$) отмечены строчными буквами

Fig. 4. Malondialdehyde (MDA) content in leaves of apple cultivars under control (k) and high-temperature stress (t) conditions.

Significant differences ($p < 0.05$) are marked with lowercase letters

Сорт 'Лигол' в контрольных условиях имел одну изоформу пероксидазы с молекулярной массой ~65 кДа и вторую с меньшим уровнем активности, молекулярная масса которой была ниже 65 кДа. При стрессовом воздействии активность последней возросла, а первой снизилась.

В июле 2019 г. для всех исследованных сортов изменилось число изоформ второй группы пероксидаз относительно данных за июль 2018 г. (см. рис. 3, б). Так, у сортов 'Союз' и 'Лигол' были выделены только по одной изоформе как в контрольных условиях, так и при воздействии высоких температур. Сорт 'Фортуна' в контроле имел две изоформы второй группы пероксидаз, при высокотемпературном стрессе – одну. У сорта 'Прикубанское' под влиянием стрессового фактора было отмечено увеличение числа изоформ второй группы с одной до двух и усиление их активности.

Для августа 2018 г. было характерно увеличение активности изоформ пероксидаз в стрессовых условиях среди всех исследованных сортов (см. рис. 3, с). Причем число изоформ второй группы пероксидаз в контрольных условиях осталось неизменным относительно июля 2018 г. и составило для сорта 'Фортуна' три изоформы, для сортов 'Лигол' и 'Прикубанское' – две. Вариабельность числа изоформ второй группы была отмечена у сорта 'Союз'. В контрольных условиях у данного сорта были две изоформы с молекулярной массой в диапазоне от 70 до 65 кДа. При повышении температуры была от-

Было выявлено, что в среднем показатели МДА возрастали с июля по август 2018 г. и, напротив, незначительно снижались с июля по август 2019 г. Максимальный пик в контрольных условиях по содержанию МДА в листьях яблони установлен для августа 2018 г. и составил 0,21–0,29 мМоль г⁻¹ сырой массы.

При воздействии высокотемпературного стресса наибольший рост МДА наблюдали в июле 2019 г. для всех исследованных сортов. В остальных случаях увеличение данного показателя отмечено не было.

Обсуждение результатов

Наши данные о полиморфизме изоформ пероксидаз третьего класса согласуются с данными других исследователей, изучавших как дикие виды, так и культурные сорта и гибриды яблони (Manganaris, Alston, 1992; Barnes, 1993; Petrokas, Stanys, 2008; Rachenko et al, 2014). Причем наибольшее разнообразие свойственно для пероксидаз с молекулярной массой от 70 до 65 кДа, которых мы определили в отдельную группу. Ее, по-видимому, можно соотнести с группами пероксидаз II и III, выделенными английскими исследователями на гибридных формах яблони (Manganaris, Alston, 1992). Для них, как отмечают авторы, свойственна наибольшая вариабельность.

Полученные результаты характеризуются значительной сортовой неоднородностью и динамическими

изменениями в течение летнего периода. Из-за более засушливых и жарких условий в июле – августе 2018 г. исследованные сорта обладали более высоким уровнем активности фермента и содержанием малонового диальдегида и большим числом изоформ пероксидазы при сравнении с данными 2019 г. Засухоустойчивые летние сорта 'Фортуна' и 'Союз' имели повышенные показатели активности фермента и набора его изоформ. При воздействии экстремально высоких температур наблюдалось снижение активности пероксидазы у сорта 'Фортуна', а в некоторых случаях и уменьшение числа ее изоформ, тогда как у сорта 'Союз' стресс значительно не подавлял пероксидазные свойства фермента, что, возможно, связано с триплоидностью данного сорта, усиливающей его устойчивость относительно внешних неблагоприятных факторов (Zhang et al., 2015). Сорта зимнего срока созревания 'Лигол' и 'Прикубанское' характеризуются меньшим разнообразием изоформ пероксидазы и слабой активностью, но в экспериментальных условиях сорт 'Прикубанское' проявил большую однородность показателей.

Заключение

Активность пероксидазы и гетерогенность ее изоформ в листьях яблони являются динамическими параметрами, зависящими от сортовой специфики, периода вегетационного роста и развития, а также от степени влияния стрессового фактора. Полученные данные позволили выделить наименее восприимчивый триплоидный сорт 'Союз' и наиболее подверженные влиянию высокотемпературного стресса сорта 'Лигол' и 'Фортуна'. Для первого из них, сорта 'Лигол', характерны низкие значения исследованных показателей и слабое повышение активности при стрессе, для второго – высокие показатели активности и числа изоформ и их снижение в стрессовых условиях.

Полученные результаты дополняют данные полевых наблюдений, а также могут служить маркерными признаками в дальнейших исследованиях, позволяя более детально исследовать устойчивость сортов к определенным стрессовым факторам.

Работа выполнена в рамках Государственной программы № 0689-2019-0003 Министерства науки и высшего образования РФ.

The research was implemented within the framework of the State Program of the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation, No. 0689-2019-0003.

References / Литература

- Andreeva V.A. Peroxidase enzyme: participation in the protective mechanism of plants (Ferment peroksidaza: uchastie v zashchitnom mekhanizme rasteniy). Moscow; 1988. [in Russian] (Андреева В.А. Фермент пероксидазы: участие в защитном механизме растений. Москва; 1988).
- Araujo L., Stadnik M.J. Cultivar-specific and ulvan-induced resistance of apple plants to *Glomerella* leaf spot are associated with enhanced activity of peroxidases. *Acta Scientiarum: Agronomy*. 2013;35(3):287-293. DOI: 10.4025/actasciagron.v35i3.16174
- Barnes M.F. Leaf peroxidase and catechol oxidase polymorphism and the identification of commercial apple varieties. *New Zealand Journal of Crop and Horticultural Science*. 1993;21(2):207-210. DOI: 10.1080/01140671.1993.9513769
- Blokhina O., Virolainen E., Ferstedt K.V. Antioxidants, oxidative damage and oxygen deprivation stress: a review. *Annals of Botany*. 2003;91(2):179-194. DOI: 10.1093/aob/mcf118
- Bradford M. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. *Analytical Biochemistry*. 1976;72:248-254. DOI: 10.1016/0003-2697(76)90527-3
- Cosio C., Dunand C. Specific functions of individual class III peroxidase genes. *Journal of Experimental Botany*. 2009;60(2):391-408. DOI: 10.1093/jxb/ern318
- Ermakov A.I. (ed.). Methods of biochemical research on plants (Metody biokhimičeskogo issledovaniya rasteniy). Leningrad; 1987. [in Russian] (Методы биохимического исследования растений / под ред. А.И. Ермакова. Ленинград; 1987).
- Gao T., Zhang Z., Liu X., Wu Q., Chen Q., Liu Q. et al. Physiological and transcriptome analyses of the effects of exogenous dopamine on drought tolerance in apple. *Plant Physiology and Biochemistry*. 2020;148:260-272. DOI: 10.1016/j.plaphy.2020.01.022
- Golyshkina L.V. Electrophoresis in polyacrylamide gel of protein systems of fruit crops (Elektroforez v poliakrilamidnom gele belkovykh sistem plodovykh kultur). In: *Breeding and variety investigation of horticultural crops (Seleksiya i sortorazvedeniye sadovykh kultur)*. Orel: VNIISPK; 2007. p.56-63. [in Russian] (Гольшикина Л.В. Электрофорез в полиакриламидном геле белковых систем плодовых культур. В кн.: *Селекция и сорто-разведение садовых культур*. Оrel: ВНИИСПК; 2007. С.56-63).
- Heath R.L., Packer L. Photoperoxidation in isolated chloroplasts. I. Kinetics and stoichiometry of fatty acid peroxidation. *Archives of Biochemistry and Biophysics*. 1968;125(1):189-198. DOI: 10.1016/0003-9861(68)90654-1
- Jia D., Jiang Q., van Nocker S., Gong X., Ma F. An apple (*Malus domestica*) NAC transcription factor enhances drought tolerance in transgenic apple plants. *Plant Physiology and Biochemistry*. 2019;139:504-512. DOI: 10.1016/j.plaphy.2019.04.011
- Krivobochek V.G., Statsenko A.P., Gorehnik I.D., Kapustin D.A., Yurova Y.A. Use of variation peroxidase in evaluation of drought resistant spring wheat. *Innovative Machinery and Technology*. 2015;4:34-40. [in Russian] (Кривобочек В.Г., Стаценко А.П., Горешник И.Д., Капустин Д.А., Юрова Ю.А. Использование изменчивости пероксидазы в оценке засухоустойчивости яровой пшеницы. *Инновационные техники и технологии*. 2015;4:34-40).
- Liu S., Chen S., Chen Ya, Guan Z., Yin D., Chen F. *In vitro* induced tetraploid of *Dendranthema nankingense* (Nakai) Tzvel. shows an improved level of abiotic stress tolerance. *Scientia Horticulturae*. 2011;127(3):411-419. DOI: 10.1016/j.scienta.2010.10.012
- Ma Y.H., Ma F.W., Zhang J.K., Li M.J., Wang Y.H., Liang D. Effects of high temperature on activities and gene expression of enzymes involved in ascorbate-glutathione cycle in apple leaves. *Plant Science*. 2008;175(6):761-766. DOI: 10.1016/j.plantsci.2008.07.010
- Manganaris A.G., Alston F.H. Inheritance and linkage relationships of peroxidase isoenzymes in apple. *Theoretical*

- and *Applied Genetics*. 1992;83(3):392-399. DOI: 10.1007/BF00224288
- Mei Y., Sun H., Du G., Wang X., Lyu D. Exogenous chlorogenic acid alleviates oxidative stress in apple leaves by enhancing antioxidant capacity. *Scientia Horticulturae*. 2020;274:109676. DOI: 10.1016/j.scienta.2020.109676
- Møller I.M., Jensen P.E., Hansson A. Oxidative modifications to cellular components in plants. *Annual Review of Plant Biology*. 2007;58:459-481. DOI: 10.1146/annurev.arplant.58.032806.103946
- Petrokas R., Stanys V. Leaf peroxidase isozyme polymorphism of wild apple. *Agronomy Research*. 2008;6(2):531-541.
- Prisedsky Y., Kabar A., Lykholat Y., Martynova N., Shupranova L. Activity and isoenzyme composition of peroxidase in the vegetative organs of Japanese quince under steppe zone conditions. *Biologija*. 2017;63(2):185-192. DOI: 10.6001/biologija.v63i2.3530
- Rachenko M.A., Rachenko Ye.I., Zhivetiev M.A., Romanova I.M., Graskova I.A. Activity and isoforms of peroxidase in leaves of apple tree varieties, distinguished by resistance to scab. *Vestnik of the Russian Academy of Agricultural Sciences*. 2014;5:20-25. [in Russian] (Раченко М.А., Раченко Е.И., Живетьев М.А., Романова И.М., Граскова И.А. Активность и изоформы пероксидазы в листьях сортов яблони, различающихся по устойчивости к парше. *Вестник Российской академии сельскохозяйственных наук*. 2014;5:20-25).
- Rácz A., Hideg É., Czégény G. Selective responses of class III plant peroxidase isoforms to environmentally relevant UV-B doses. *Journal of Plant Physiology*. 2018;221:101-106. DOI: 10.1016/j.jplph.2017.12.010
- Radyukina N.L., Ivanov Y.V., Shevyakova N.I. Methods for assessing the content of reactive oxygen species, low molecular weight antioxidants and the activities of the main antioxidant enzymes (Metody otsenki soderzhaniya aktivnykh form kisloroda, nizkomolekulyarnykh antioksidantov i aktivnostey osnovnykh antioksidantnykh fermentov). In: Vl.V. Kuznetsov, V.V. Kuznetsov, G.A. Romanov (eds). *Molecular-genetic and biochemical methods in modern plant biology (Molekulyarno-geneticheskiye i biokhimicheskiye metody v sovremennoy biologii rasteniy)*. Moscow; 2012. p.355-356. [in Russian] (Радюкина Н.Л., Иванов Ю.В., Шевякова Н.И. Методы оценки содержания активных форм кислорода, низкомолекулярных антиоксидантов и активностей основных антиоксидантных ферментов. В кн.: *Молекулярно-генетические и биохимические методы в современной биологии растений* / под ред. Вл.В. Кузнецова, В.В. Кузнецова, Г.А. Романова. Москва; 2012. С. 355-356).
- Ranieri A., Castagna A., Baldan A., Soldatini G.F. Iron deficiency differently affects peroxidase isoforms in sunflower. *Journal of Experimental Botany*. 2001;52(354):25-35. DOI: 10.1093/jexbot/52.354.25
- Ulyanovskaya E.V. Summer apple varieties: Souz, Zolotoe letnee, Feua, Fortuna. *Fruit Growing and Viticulture of South Russia*. 2020;65(5):1-18. [in Russian] (Ульяновская Е.В. Летние сорта яблони: Союз, Золотое летнее, Фея, Фортуна. *Плодоводство и виноградарство Юга России*. 2020;65(5):1-18). DOI: 10.30679/2219-5335-2020-5-65-1-18
- Wei Z., Gao T., Liang B., Zhao Q., Ma F., Li C. Effects of exogenous melatonin on methyl viologen-mediated oxidative stress in apple leaf. *International Journal of Molecular Sciences*. 2018;19(1):316. DOI: 10.3390/ijms19010316
- Yamada M., Hidaka T., Fukamachi H. Heat tolerance in leaves of tropical fruit crops as measured by chlorophyll fluorescence. *Scientia Horticulturae*. 1996;67(1-2):39-48. DOI: 10.1016/S0304-4238(96)00931-4
- Yanchevskaya T.G., Grits A.N., Kolomiets E.I., Romanovskaya T.V., Yarullina L.G., Ibragimov R.I. et al. Stimulation of cellular mechanisms of anti-virus stability of potatoes by the action of the preparation based on *Bacillus subtilis* bacteria. *Applied Biochemistry and Microbiology*:2018;54(3):324-330. DOI: 10.7868/S0555109918030108
- Zhang F., Xue H., Lu X., Zhang B., Wang F., Ma Y. et al. Autotetraploidization enhances drought stress tolerance in two apple cultivars. *Trees*. 2015;29:1773-1780. DOI: 10.1007/s00468-015-1258-4
- Zhu Y., Jia X., Wu Y., Hu Y., Cheng L., Zhao T. et al. Quantitative proteomic analysis of *Malus halliana* exposed to salt-alkali mixed stress reveals alterations in energy metabolism and stress regulation. *Plant Growth Regulation*. 2020;90(2):205-222. DOI: 10.1007/s10725-019-00563-6

Прозрачность финансовой деятельности / The transparency of financial activities

Авторы не имеют финансовой заинтересованности в представленных материалах или методах.

The authors declare the absence of any financial interest in the materials or methods presented.

Для цитирования / How to cite this article

Мишко А.Е., Луцкий Е.О. Динамика активности пероксидазы и ее изоформ в листьях разных сортов яблони. Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 2021;182(3):37-43. DOI: 10.30901/2227-8834-2021-3-37-43

Mishko A.E., Lutskiy E.O. Dynamics in the activity of peroxidase and its isoforms in leaves of different apple cultivars. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2021;182(3):37-43. DOI: 10.30901/2227-8834-2021-3-37-43

Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы / The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work

Дополнительная информация / Additional information

Полные данные этой статьи доступны / Extended data is available for this paper at <https://doi.org/10.30901/2227-8834-2021-3-37-43>

Мнение журнала нейтрально к изложенным материалам, авторам и их месту работы / The journal's opinion is neutral to the presented materials, the authors, and their employer

Авторы одобрили рукопись / The authors approved the manuscript

Конфликт интересов отсутствует / No conflict of interest

ORCID

Mishko A.E. <https://orcid.org/0000-0002-8425-5216>

Lutskiy E.O. <https://orcid.org/0000-0003-0521-0827>

Component composition of essential oil in the North American *Pinus L.* species introduced to the Southern Coast of Crimea

DOI: 10.30901/2227-8834-2021-3-44-53

УДК 581.522.4: 633.877.3

Поступление/Received: 17.11.2020

Принято/Accepted: 02.09.2021



T. M. SAKHNO*, Y. V. PLUGATAR, O. M. SHEVCHUK,
S. A. FESKOV, I. V. BULAVIN

The Nikita Botanical Gardens – National Scientific Center
of the RAS,
52 Nikitsky Spusk, Nikita, Yalta, Republic of Crimea 298648,
Russia

✉ sahno_tanya@mail.ru; priemnaya.nbs-nnc@yandex.ru;
oksana_shevchuk1970@mail.ru; sergey.feskoff@yandex.ru;
labgennbs@yandex.ru

Компонентный состав эфирного масла
североамериканских видов рода *Pinus L.*,
интродуцированных на Южном берегу Крыма

Т. М. САХНО*, Ю. В. ПЛУГАТАРЬ, О. М. ШЕВЧУК,
С. А. ФЕСЬКОВ, И. В. БУЛАВИН

Никитский ботанический сад –
Национальный научный центр РАН,
298648 Россия, Республика Крым, г. Ялта, пгт Никита,
Никитский спуск, 52

✉ sahno_tanya@mail.ru; priemnaya.nbs-nnc@yandex.ru;
oksana_shevchuk1970@mail.ru; sergey.feskoff@yandex.ru;
labgennbs@yandex.ru

Background. Studying essential oils in conifers is of great scientific and practical interest due to their high bactericidal properties. Their volatiles play an important role in combating pathogenic microflora and removing harmful microorganisms from the air, thus benefiting human health. Conifers are highly effective as part of parklands and urban landscaping.

Materials and methods. *Pinus radiata* D. Don, *P. sabiniana* Douglas and *P. coulteri* D. Don grown on the Southern Coast of Crimea were studied. Essential oil was extracted from pine needles by hydrodistillation on Ginsberg devices, and its component composition was analyzed using gas–liquid chromatography on a 6890N system with a 5973N mass selective detector.

Results. Among the studied species, *P. radiata* manifested high essential oil content in needles: 0.15% on the wet weight basis (0.36%, dry weight). Under the conditions of the southern coast of Crimea, the major essential oil components in *P. radiata* were β -pinene (29.5% of the total essential oil), α -pinene (21.2%) and limonene (12.4%); in *P. sabiniana*, phenylethyl butyrate (20.5%), limonene (15.2%) and α -pinene (13.7%); in *P. coulteri*, β -pinene (11.6%), δ -cadinene (11.0%) and α -pinene (10.6%). In the essential oil of *P. radiata* monoterpenes dominated (74.9%); in *P. sabiniana*, monoterpenes (38.7%) and their derivatives – alcohols (25.3%) and esters (20.5%); in *P. coulteri*, sesquiterpenes (38.2%) and monoterpenes (28.8%).

Conclusion. The essential oils of *P. radiata* and *P. sabiniana* under different climate conditions contained mostly monoterpenes (β -pinene in *P. radiata*, and α -pinene in *P. sabiniana*) and their derivatives. The component composition of *P. coulteri* essential oil was the most variable, with a general tendency towards the predominance of sesquiterpenes and diterpenes; the ratio between those groups and the qualitative composition of sesquiterpenes both varied.

Key words: conifers, introduction, hydrodistillation, gas–liquid chromatography.

Актуальность. Изучение эфирных масел хвойных растений представляет большой научно-практический интерес, поскольку они обладают высокими бактерицидными свойствами, играют важную роль в активном воздействии летучих выделений на патогенную микрофлору и очищении воздуха от болезнетворных микроорганизмов, охране здоровья человека, высокой эффективности хвойных насаждений в формировании парковых сообществ и озеленении городов.

Материалы и методы. Для исследования использовали древесные растения *Pinus radiata* D. Don, *P. sabiniana* Douglas и *P. coulteri* D. Don, культивируемые на Южном берегу Крыма (ЮБК). Эфирное масло из хвои извлекали методом гидродистилляции на аппаратах Гинзберга, компонентный состав эфирного масла исследовали методом газожидкостной хроматографии с использованием прибора 6890N (Agilent Technologies, США) и масс-спектрометрического детектора 5973N (Agilent Technologies, США).

Результаты. Среди изученных видов *P. radiata* характеризовалась высоким содержанием эфирного масла в хвое – 0,15% от сырой массы (0,36% на абсолютно сухой вес). В условиях ЮБК основными компонентами эфирного масла *P. radiata* были β -пинен (судельным содержанием 29,5%), α -пинен (21,2%) и лимонен (12,4%); *P. sabiniana* – фенилэтилбутират (20,5%), лимонен (15,2%) и α -пинен (13,7%); *P. coulteri* – β -пинен (11,6%), δ -кадинен (11,0%) и α -пинен (10,6%). В эфирном масле *P. radiata* преобладали монотерпены (74,9%); у *P. sabiniana* – монотерпены (38,7%) и их производные (спирты 25,3%) и сложные эфиры (20,5%); у *P. coulteri* – сесквитерпены (38,2%) и монотерпены (28,8%).

Заключение. *P. radiata* и *P. sabiniana*, произрастающие в разных климатических условиях, содержат в основном монотерпены (*P. radiata* – β -пинен, *P. sabiniana* – α -пинен) и их производные. Компонентный состав эфирного масла *P. coulteri* характеризуются наибольшей изменчивостью: при общей тенденции преобладания сесквитерпенов и дитерпенов в эфирном масле соотношение этих групп варьирует, как и качественный состав сесквитерпенов.

Ключевые слова: хвойные растения, интродукция, гидродистилляция, газожидкостная хроматография.

Introduction

Studying essential oils extracted from woody conifers is of great scientific and practical interest, since they possess high bactericidal properties. They play an important role in the effective impact of conifer volatiles on pathogenic microflora and harmful microorganisms in the atmosphere, thus benefiting human health. They contribute to the high efficiency of coniferous tree plantations in the formation of parklands and urban landscaping (Shpak et al., 2008). Volatile phytoncides of essential oils are regulators of physical and chemical properties of the air and increase the concentration of health-friendly light negative ions. They supply atmospheric air with biologically active oxygen, promote the deposition of dust particles, create a unique fragrance and freshness of the air, which favorably affects the emotional state of a human being. Also, considerable interest is shown in the essential oils of coniferous species in the search for new substances required by perfumery and medicine (Ekundayo, 1988).

The composition and properties of essential oils in conifers are a complex mixture of terpene hydrocarbons and their derivatives (α - and β -pinene, limonene, borneol, bornyl acetate, cadinene, etc.) produced under the conditions of plant life and determining their biological characteristics, resistance to frost and drought, and to fungal diseases (Kolesnikova et al., 1977; Lawless, 2000; Konopleva, Deynenko, 2006; Narchuganov et al., 2011; Kolesnikova et al., 2018). Insecticidal properties of essential oils are a leading factor in the resistance of conifers to damage caused by insects and pathogens (Gijzen et al., 1993). As reported by a number of scientists, essential oils play a protective role in the physiological processes occurring in the plant under various stressful situations (Zauralov, 1975), while changes in the content and composition of terpenoids in essential oil depend on environmental factors (especially pollutions) and may be indicators of the stand's state (Judzentiene et al., 2007).

Obtaining detailed information about the composition of essential oils in pine species not only allows us to expand knowledge about their silvicultural and biological significance (resistance of plantings to pests and diseases) or the biosynthesis of terpenes and the importance of essential oil composition for the chemosystematics of the genus (Savory, 1962; Mirov, 1967; Bardyshev et al., 1968; Podgorny, Akimov, 1975), but also makes it possible to justify recommendations on the practical use of certain oil components (Konopleva, Deynenko, 2006).

Of particular interest to researchers are terpenoids in the essential oils of coniferous plants belonging to the genus *Pinus* L.: in their quantitative and qualitative composition they are superior to many other types of compounds found in medicinal plants. Substances of the terpenoid group obtained from plant raw materials of pine trees, due to their unique pharmacological properties, are increasingly used in the treatment of various pathological states (Hong et al., 2004). Pine essential oils exhibit antioxidant, antiviral, analgesic, anti-inflammatory, cytotoxic and/or antimicrobial activity (Cho et al., 2000; Kolayli et al., 2009; Yesil-Celiktas et al., 2009). In addition, they are characterized by high biological activity – antifungal, acaricidal and antithrombotic (Kolayli et al., 2009; Tognolini et al., 2006).

The ability of woody plants to develop and accumulate bioactive compounds is a dynamic process that changes at different stages of ontogenesis and under the influence of various environmental factors. It is known that the synthesis of turpentine oils is genetically determined, and their composition is subject to individual, geographical and species vari-

ability, which can serve as one of the additional ways to address issues of species taxonomy, since pine species are characterized by a clearly expressed chemical identity (Kolesnikova et al., 2018). The high degree of genotypic variability observed in the genus *Pinus* is reflected in its biochemical variability, which is usually studied at the levels of molecular markers, terpene composition, and isoenzyme variation. Volatile terpenes are often used as chemosystematic markers, based on the fact that terpenoid biosynthesis is under strict genetic control and is not significantly affected by environmental factors (Baradat, Yazdani, 1988; Inserti et al., 2013). The importance of terpenes and their effectiveness as genetic markers in studies into biodiversity, geographical variability, evolution, and taxonomy in Pinales is discussed in detail by J. W. Hanover (1992).

The analysis of the published data on the variability in the component composition of essential oils shows that such composition depends on the species, place of growth, type of raw material, season (Von Rudloff, 1967, 1975), climate, and environmental factors (Gut, Krinitsky, 1989; Chernodubov, 1990).

Modern research into the component composition of essential oils of the genus *Pinus* are mainly dedicated to native and some introduced species, but the available published descriptions of the essential oil composition in coniferous species growing in the Russian Federation are far from being complete and require detailed consideration (Zykova, Efremov, 2012).

The purpose of this study was to examine the characteristics of the content and component composition of essential oil in three North American *Pinus* spp. (*P. radiata* D. Don, *P. sabiniana* Douglas, and *P. coulteri* D. Don) growing on the southern coast of Crimea (SCC) and maintained in the dendrological collection of the Nikita Botanical Gardens (NBG).

Materials and methods

Studies were conducted in August 2018 on *P. radiata*, *P. sabiniana* and *P. coulteri* model trees (60–70 years of age) growing in Montedor Park, NBG. The content of essential oil was assessed in needles by hydrodistillation on Ginsberg devices (Karpacheva, 1972) with subsequent measurement of its volume. Organoleptic evaluation of essential oil was performed using the method proposed by V. P. Isikov et al. (2009). The component composition of essential oils was studied using a 6890N chromatograph (Agilent Technologies, USA) with a 5973N mass selective detector (Agilent Technologies, USA). The components of essential oil were identified by search results and comparing the data obtained during chromatography of chemical mass spectra with the data from the NIST 02 Mass Spectral Library (more than 174,000 compounds). Retention indices (RI) of components were calculated according to the results produced by the control analyses of essential oils with the addition of normal alkanes (Karpacheva, 1972).

Results and discussion

In the environments of the SCC, *P. radiata* contained 0.15% of essential oil on the wet weight basis (WW), or 0.36%, dry weight (DW), while *P. sabiniana* and *P. coulteri* had 0.03% WW (0.07–0.06% DW) (Table 1). Judging from the dominant tinge of essential oils in the studied *Pinus* spp., they belong to the following flavor groups: conifer-fruit (*P. radiata*), flower-conifer (*P. sabiniana*), and wood-resin-balsamic (*P. coulteri*) (Table 1).

Table 1. Mass fraction and organoleptic evaluation of essential oils in *Pinus L. spp.***Таблица 1.** Массовая доля и органолептическая оценка эфирного масла видов рода *Pinus L.*

Species	Weight ratio of essential oil, %:		Flavor group	Dominant tinge of flavor
	Wet weight	Dry weight		
<i>Pinus radiata</i> D. Don	0.15	0.36	intermediate, pleasant with light tones	conifer-fruit
<i>Pinus sabiniana</i> Douglas	0.03	0.07		flower-conifer
<i>Pinus coulteri</i> D. Don	0.03	0.06	pleasant	wood-resin-balsamic

The composition of essential oils in the studied species differed in quantitative and qualitative indicators. Sixty-four components were identified in the essential oil of *P. radiata*, 43 in *P. sabiniana*, and 60 in *P. coulteri* (Table 2). For *P. radiata*, the major components were β -pinene (29.57% of the total essential oil), α -pinene (21.2%) and limonene (12.41%); for *P. sabiniana*, phenylethyl butyrate (20.58%), limonene (15.23%) and α -pinene (13.69%); for *P. coulteri*, β -pinene (11.64%), δ -cadinene (11.07%) and α -pinene (10.67%) (Table 2).

The essential oil of *P. radiata* also contained α -terpeniol, β -myrcene, pinocarveol, myrtenol, δ -cadinene, germacrene D, and γ -3-carene. In *P. sabiniana* there was a significant amount of estragole (6.39%), α -terpeniol (5.72%) and β -pinene (2.06%), as well as β -myrcene, *cis*-ocimene, epoxyterpenolene, citronellol, tridecanal, and manoyl oxide. Characteristic differences in the component composition of *P. coulteri* essential oil, when compared to that of other species, were the significant specific amount of carvone (6.98%), τ -muurolol (4.46%), α -muurolene (4.02%), and dodecanal (4%),

Table 2. The composition of essential oils in *Pinus L. spp.* under the conditions of the Southern Coast of Crimea**Таблица 2.** Компонентный состав эфирного масла видов рода *Pinus L.* в условиях Южного берега Крыма

Component	RI	<i>Pinus radiata</i> D. Don	<i>Pinus sabiniana</i> Douglas	<i>Pinus coulteri</i> D. Don
		Quantitative content (% rel.) of the identified components in essential oil		
ethanol	819	3.01	6.80	3.12
tricyclene	931	0.17	0.04	0.06
α -thujene	934	0.05	0.04	0.09
α-pinene	940	21.20	13.69	10.67
camphene	947	0.80	0.32	0.34
1-isopropyl-4-methylenebicyclo[3.1.0]hex-2-ene	950	0.12	0.04	0.04
sabinene	966	0.12	0.03	0.07
β-pinene	970	29.57	2.06	11.64
β -myrcene	981	1.84	2.16	0.61
γ -3-carene	996	2.05	0.06	0.07
α -terpinene	1001	0.14	0.04	0.11
<i>p</i> -cymene	1004	0.18	0.10	0.21
β -phellandrene	1010	0.79	0.71	1.74
limonene	1013	12.41	15.23	2.10
<i>cis</i> -ocimene	1020	-	2.39	0.48
<i>trans</i> -ocimene	1030	0.85	0.13	-
γ -terpinene	1038	0.13	0.13	0.07

Table 2. Continued
Таблица 2. Продолжение

Component	RI	<i>Pinus radiata</i> D. Don	<i>Pinus sabiniana</i> Douglas	<i>Pinus coulteri</i> D. Don
		Quantitative content (% rel.) of the identified components in essential oil		
limonene oxide	1046	0.11	0.16	–
terpinolene	1065	0.75	0.27	0.22
α -thujone	1072	0.33	0.71	–
epoksiterpinolen	1076	0.71	1.05	0.35
β -thujone	1083	0.07	0.09	–
fenchol	1086	0.36	0.14	–
α -campholenal	1090	0.29	0.63	0.41
pinone	1092	0.27	–	–
camphor	1103	0.14	0.34	0.10
pinocarveol	1108	1.86	0.53	0.26
exo-methylcamphenylol	1116	–	–	0.17
verbenol	1116	0.43	–	–
pulegol	1116	–	0.70	–
citronellal	1121	–	0.72	–
isopulegol	1127	–	0.21	–
pinocamphone	1133	0.25	–	–
isoborneol	1136	0.64	0.78	0.23
terpinen-4-ol	1148	0.46	0.48	0.39
myrtenal	1152	0.83	0.43	0.20
dihydrocarvone	1158	–	–	0.16
α -terpineol	1161	4.51	5.72	1.45
myrtenol	1167	1.50	–	–
estragole	1175	–	6.39	0.60
decanal	1175	–	–	2.14
phenyl acetate	1191	0.12	–	–
carvone	1203	–	–	6.98
methylthymol	1204	0.18	–	–
citronellol	1208	–	3.49	–
undec-2-en-1-ol	1249	–	–	0.53
bornyl acetate	1254	0.14	–	–
1,1-diethoxyoctane	1270	–	0.30	–
myrtenyl acetate	1292	0.10	–	–
dihydrocarvil acetate	1298	–	–	0.09

Table 2. Continued
Таблица 2. Продолжение

Component	RI	<i>Pinus radiata</i> D. Don	<i>Pinus sabiniana</i> Douglas	<i>Pinus coulteri</i> D. Don
		Quantitative content (% rel.) of the identified components in essential oil		
carvacrol	1303	–	0.19	–
α -ylangene	1330	0.10	–	–
α -cubebene	1330	–	–	1.92
α -copaene	1354	0.21	–	3.62
β -bourbonene	1361	0.05	–	0.35
β -cubebene	1366	0.06	–	0.47
β -elemene	1368	0.11	–	1.83
dodecanal	1378	–	–	4.00
tridecanal	1379	–	3.00	–
<i>trans</i> -caryophyllene	1392	1.04	–	0.85
phenylethyl butyrate	1400	–	20.58	–
bergamotene	1412	0.23	–	0.77
cubebene	1420	0.10	–	0.62
humulene	1423	0.22	–	–
farnesene	1435	–	–	0.41
β -cadinene	1443	0.14	–	1.27
germacrene D	1448	2.48	–	3.15
β -selinene	1453	–	–	0.69
bicyclosesquiphellandrene	1456	0.24	–	1.72
1,1-diethoxydecane	1460	–	0.89	–
α -selinene	1462	–	–	1.34
germacrene B	1462	0.56	–	–
α -muurolene	1470	0.42	–	4.02
α -amorphene	1478	0.30	–	1.23
γ -cadinene	1480	0.24	–	–
calamenene	1482	0.20	–	2.02
δ-cadinene	1488	1.14	–	11.07
cadina-1,4-diene	1495	0.12	–	0.87
nerolidol	1526	0.14	–	1.12
spathuol	1529	0.55	–	–
torreyol	1531	–	–	1.02
caryophyllene oxide	1531	0.27	–	–
N/A	1541	–	–	0.45

Table 2. The end
Таблица 2. Окончание

Component	RI	<i>Pinus radiata</i> D. Don	<i>Pinus sabiniana</i> Douglas	<i>Pinus coulteri</i> D. Don
		Quantitative content (% rel.) of the identified components in essential oil		
cubenol	1575	0.24	–	–
cubenol (isomer)	1576	–	–	2.45
τ -muurolol	1586	1.23	–	4.46
α -cadinol	1595	1.10	–	2.10
N/A	1650	–	0.48	–
manoyl oxide	1778	0.58	4.52	0.32
defined / identified		64/64	42/41	60/59

Note: RI – component retention index, N/A – not identified

Примечание: RI – индекс удерживания, N/A – не идентифицировано

as well as α -copaene, germacrene D, limonene, decanal, and cubenol.

Within the essential oil fractions there were significant differences in the content of individual components. Among the organic compounds in the essential oil of *P. radiata*, monoterpenes predominated (74.9% of the total organic compounds); in the essential oil of *P. sabiniana*, monoterpenes (38.7%) and their derivatives – alcohols (25.37%) and esters (20.58%) – prevailed, while in the essential oil of *P. coulteri* the main part was occupied by sesquiterpenes (38.23%), and the content of monoterpenes was only 28.87%. There were no sesquiterpenes in *P. sabiniana* essential oil. The alcohol content in *P. coulteri* and *P. radiata* essential oils was 17.88% and 13.03%, respectively. Oxides, aldehydes, ketones, acetals and phenols were represented in all the studied oils in trace amounts (Figure).

Proceeding from the premise that the synthesis of turpentine oils is genetically determined and their composition is subject to individual, geographical and species variability, we conducted a comparative analysis of the component composition of essential oils for the studied pine species growing in different natural and climatic environments.

P. radiata, as a representative of subsect. *Attenuatae*, sect. *Trifoliae*, gen. *Pinus*, is characterized by a predominance of monoterpenes in essential oil, in particular α - and β -pinenes, with a large specific weight of the latter. Thus, when cultivated in Greece and Ecuador, the amount of pinenes was 56.6% (Ioannou et al., 2014) and 57.1% (Sacchetti et al., 2005), respectively (Table 3).

This trend can also be seen in the results of our research (under the conditions of the SCC, the amount of pinenes was 50.77%) and is consistent with the data obtained

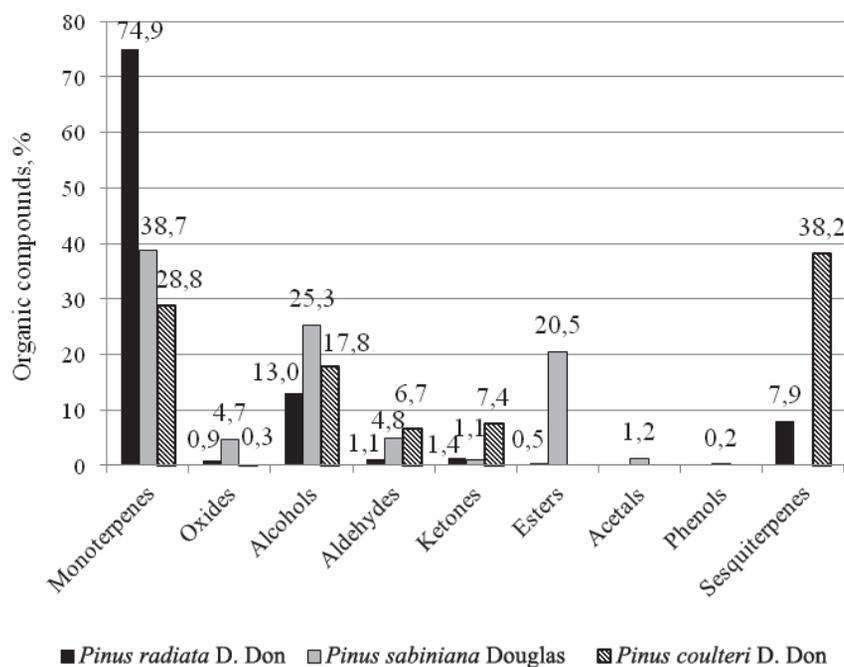


Figure. The ratios of organic compounds (%) in essential oils of *Pinus L. spp.*

Рисунок. Соотношение органических веществ (%) эфирного масла видов рода *Pinus L.*

Table 3. The main components in essential oils of *Pinus L. spp.* under different climatic conditions**Таблица 3. Основные компоненты эфирного масла видов рода *Pinus L.* в различных климатических условиях**

Component	<i>Pinus radiata</i> D. Don			<i>Pinus sabiniana</i> Douglas			<i>Pinus coulteri</i> D. Don		
	Greece [*]	Ecuador [**]	SCC	Greece [*]	California [***]	SCC	Greece [*]	Tunisia [****]	SCC
ethanol	-	-	3.01	-	-	6.80	-	-	3.1
α -pinene	18.9	21.9	21.2	61.6	39.1	13.7	13.6	10.8	10.7
β -pinene	38.7	35.2	29.6	4.7	3.3	2.1	1.1	11.3	11.6
β -myrcene	1.3	1.0	1.8	2.0	3.6	2.1	-	1.0	0.6
β -phellandrene	5.0	12.6	0.8	2.0	10.4	0.7	6.2	-	1.7
α -phellandrene	-	-	-	-	-	-	-	5.1	-
limonene	-	-	12.4	-	10.5	15.2	-	-	2.1
<i>cis</i> -ocimene	3.8	-	-	5.2	4.6	2.4	1.6	0.1	0.4
methyl chavicol	-	-	-	1.4	4.5	-	1.9	0.2	-
terpinolene	-	2.2	0.7	-	-	-	-	0.2	-
α -copaene	-	-	0,2	-	-	-	-	-	3.6
citronellol	-	1.9	-	-	-	3.5	-	-	-
dodecanal	-	-	-	-	1.0	-	-	-	4.0
α -terpineol	-	3.0	4.5	-	-	5.7	-	-	1.4
estragole	-	-	-	-	-	6.4	-	-	-
carvone	-	-	-	-	-	-	-	-	6.9
tridecanal	-	-	-	-	-	3.0	-	-	-
phenylethyl butyrate	-	-	-	-	-	20.5	-	-	-
4-epi-isocembrol	-	-	-	-	-	-	17.7	-	-
β -caryophyllene	-	-	-	-	-	-	-	21.3	-
germacrene D	6.4	-	2.5	-	-	-	8.8	6.2	-
α -muurolene	-	-	0.4	-	-	-	-	-	4.0
bicyclosquiphellandrene	4.7	-	0.2	-	-	-	-	-	1.7
manoyl oxide	-	-	-	-	-	4.5	-	-	-
(E)-calamenene	-	-	-	-	-	-	-	15.2	-
δ -cadinene	3.6	-	1.1	-	-	-	3.6	0.1	11.0
α -cadinol	2.7	-	1.1	-	-	-	4.7	-	2.1
τ -muurolol	-	-	1.2	-	-	-	-	5.3	4.4

Note: SCC – Southern Coast of Crimea; * – Ioannou et al., 2014; ** – Sacchetti et al., 2004;

*** – Adams and Wright, 2012; **** – Hanana et al., 2014

Примечание: SCC – Южный берег Крыма; * – Ioannou et al., 2014; ** – Sacchetti et al., 2004; *** – Adams and Wright, 2012;

**** – Hanana et al., 2014

by other authors (Petraskis et al., 2001). The peculiarity of *P. radiata* essential oil under the conditions of the SCC was the presence of limonene (12.41%), which determines a stronger coniferous smell of the essential oil. Diterpenes and sesquiterpenes in *P. radiata* essential oil were present in small amounts under different environmental conditions. Having compared the available data, we can conclude that the component composition of this type of essential oil is quite stable.

In the essential oil of *P. sabiniana*, as a representative of subsect. *Ponderosae*, sect. *Trifoliae*, gen. *Pinus*, monoterpenes also predominated but, in contrast to *P. radiata*, they were α -pinenes. In the analysis presented by R. P. Adams and J. W. Wright (2012), when pines were grown *in vivo* (California), α -pinene was the most common metabolite (39.1%), with moderate amounts of limonene (10.5%) and β -phellandrene (10.4%). With pines grown in Greece, the content of α -pinene was twice as high (Ioannou et al., 2014), compared to natural habitats, and on the SCC it was twice as low (13.7%). Limonene is present in sufficient quantities in pine essential oil from natural habitats and rivers. The dominant component in the essential oil of *P. sabiniana*, which grows on the SCC, as mentioned above, is the monoterpene alcohol phenylethyl butyrate.

Thus, the dominant role of monoterpenes (namely α -pinene) and their derivatives, whose quantitative ratio varies depending on the growing conditions, as well as the almost complete absence of diterpenes and sesquiterpenes, is characteristic of this species.

The highest variability in the component composition of essential oil was observed in *P. coulteri*. This species is characterized by a predominance of sesquiterpenes and diterpenes. However, the qualitative composition of this group varied greatly in different environments. In Greece, the content of monoterpenes was 26.7%, diterpenes 28.6%, and sesquiterpenes 48% (Ioannou et al., 2014). The main component is the diterpene alcohol 4-epi-isocembrol (17.7%) and sesquiterpene germacrene D (8.8%).

In Tunisia, the essential oil of *P. coulteri* contained 29.2% of monoterpenes and 55.4% of sesquiterpenes. Among the latter, β -caryophyllene (21.3%) and (E)-calamenene (15.2%) predominated, and α -phellandrene (5.1%) was also present (Hanana et al., 2014). The share of sesquiterpenes decreased to 38% on the SCC, while the share of monoterpenes and their derivatives increased to 37.5%. Among sesquiterpenes, δ -cadinene played a leading role under the conditions of the SCC (11.0%).

Conclusion

In the environments of the SCC, the yield of essential oil in *Pinus radiata* was 0.15% WW (0.36% DW), while *P. sabiniana* and *P. coulteri* showed 0.03% WW (0.07–0.06% DW).

In the context of the dominant flavor tone, the oils belong to the conifer-fruit (*P. radiata*), flower-conifer (*P. sabiniana*) and wood-resin-balsamic (*P. coulteri*) groups of tinges.

The major components of *P. radiata* essential oil are β -pinene (29.57%), α -pinene (21.2%) and limonene (12.4%); for *P. sabiniana*, they are phenylethyl butyrate (20.5%), limonene (15.2%) and α -pinene (13.7%); for *P. coulteri*, β -pinene (11.6%), δ -cadinene (11.0%) and α -pinene (10.6%).

Among the organic compounds in the essential oil of *P. radiata*, monoterpenes predominate (74.9% of the total organic compounds). In the essential oil of *P. sabiniana* monoterpenes (38.7%) and their derivatives – alcohols (25.3%) and esters (20.5%) – are prevailing. In the essential oil of *P. coulteri* the

main part is occupied by sesquiterpenes (38.2%), while the content of monoterpenes is 28.8%.

A comparative analysis of the component composition in the essential oils of the studied pine species under different natural and climatic conditions showed the following results. The component composition of *P. radiata* essential oil is quite stable under different conditions; it is characterized by a predominance of monoterpenes, in particular β -pinene. A specific feature of *P. radiata* essential oil in the environments of the SCC is the presence of limonene. The essential oil of *P. sabiniana* is also dominated by monoterpenes (in particular α -pinene) and their derivatives, whose quantitative ratios vary depending on the growing conditions. The dominant component in the essential oil of *P. sabiniana*, growing on the SCC, as mentioned above, is the monoterpene alcohol phenylethyl butyrate. These species are characterized by almost complete absence of diterpenes and sesquiterpenes.

The highest variability in the component composition of essential oil is observed in *P. coulteri*. With the general tendency towards the predominance of sesquiterpenes and diterpenes in essential oil, the ratio between these groups changes, as does the qualitative composition of sesquiterpenes. For example, the proportion of monoterpenes and their derivatives increases significantly (by 10%, on average), compared to other areas where this species grows. Among sesquiterpenes, the leading role under different conditions can be played by the diterpene alcohol 4-epi-isocembrol (Greece), sesquiterpene β -caryophyllene (Tunisia), and δ -cadinene (SCC).

The research was conducted in the framework of State Task No. 0829-2019-0039 delegated to the Nikita Botanical Gardens – National Scientific Center of the RAS.

Исследование выполнено в рамках Государственного задания № 0829-2019-0039 ФГБУН «Никитский ботанический сад – Национальный научный центр РАН».

References / Литература

- Adams R.P., Wright J.W. Alkanes and terpenes in wood and leaves of *Pinus jeffreyi* and *P. sabiniana*. *Journal of Essential Oil Research*. 2012;24(5):1-6. DOI: 10.1080/10412905.2012.703512
- Baradat P., Yazdani R. Genetic expression for monoterpenes in clones of *Pinus sylvestris* grown on different sites. *Scandinavian Journal of Forest Research*. 1988;3(1-4):25-36. DOI: 10.1080/02827588809382492
- Bardyshev I.I., Zenko R.I., Gorbacheva I.V., Prokazin E.P., Chudny A.V., Vasilkova G.I. On the question of the individual variability of Scots pine in the composition of volatile oils (К вопросу об индивидуальной изменчивости сосны обыкновенной по составу летучих масел. *Lesnoy zhurnal = Forest Journal*. 1968;(5):168-169. [in Russian] (Бардышев И.И., Зенько Р.И., Горбачева И.В., Проказин Е.П., Чудный А.В., Василькова Г.И. К вопросу об индивидуальной изменчивости сосны обыкновенной по составу летучих масел. *Лесной журнал*. 1968;(5):168-169).
- Chernodubov A.I. Essential oil of pine: structure, production, and use (Efirnye masla sosny: sostav polucheniye, ispolzovaniye). Voronezh: Voronezh State University; 1990. [in Russian] (Чернодубов А.И. Эфирные масла сосны: состав получение, использование. Воронеж: Воронежский государственный университет; 1990).

- Cho K.J., Yun C.H., Yoon D.Y., Cho Y.S., Rimback G., Packer L. et al. Effect of bioflavonoids extracted from the bark of *Pinus maritima* on proinflammatory cytokine interleukin-1 production in lipopolysaccharide-stimulated RAW 264.7. *Toxicology and Applied Pharmacology*. 2000;168(1):64-71. DOI: 10.1006/taap.2000.9001
- Ekundayo O. Volatile constituents of *Pinus* needle oils. *Flavour and Fragrance Journal*. 1988;3(1):1-11. DOI: 10.1002/ffj.2730030102
- Gijzen M., Lewinsohn E., Savage T.J., Croteau R.B. Conifer monoterpenes: biochemistry and bark beetle chemical ecology. In: R. Teranishi, R.G. Buttery, H. Sugisawa (eds). *Bioactive volatile compounds from plants. ACS Symposium. Series 525*. Washington: American Chemical Society; 1993. p.8-22. DOI: 10.1021/bk-1993-0525.ch002
- Gut R.T., Krinitsky G.T. The chemical composition of monoterpenes as an indicator of the geographical variability of Scots pine (Khimicheskiy sostav monoterpenov kak pokazatel geograficheskoy izmenchivosti sosny obyknovennoy). *Lesnoy zhurnal = Forest Journal*. 1989;(3):85-88. [in Russian] [Гут Р.Т., Криницкий Г.Т. Химический состав монотерпенов как показатель географической изменчивости сосны обыкновенной. *Лесной журнал*. 1989;(3):85-88).
- Hanana M., Bejia A., Amri I., Gargouri S., Jamoussi B., Hamrouni L. Activités biologiques des huiles essentielles de pins. *Journal of New Sciences*. 2014;4(3):18-32. [in French]
- Hanover J.W. Applications of terpene analysis in forest genetics. *New Forest*. 1992;6(1-4):159-178. DOI: 10.1007/BF00120643
- Hong E.J., Na K.J., Choi I.G., Choi K.C., Jeung E.B. Antibacterial and antifungal effects of essential oils from coniferous trees. *Biological and Pharmaceutical Bulletin*. 2004;27(6):863-866. DOI: 10.1248/bpb.27.863
- Inseri G., Romano A., Termolino P., Lantsotti V. Metabonomic fingerprinting using nuclear magnetic resonance and multivariate data analysis as a tool for biodiversity informatics: A case study on the classification of *Rosa × damascena*. *Plant Biosystems*. 2013;147(4):947-954. DOI: 10.1080/11263504.2013.781072
- Ioannou E., Koutsaviti A., Tzakou O., Roussis V. The genus *Pinus*: a comparative study on the needle essential oil composition of 46 pine species. *Phytochemistry Reviews*. 2014;13(4):741-768. DOI: 10.1007/s11101-014-9338-4
- Isikov V.P., Rabotyagov V.D., Khlypenko L.A., Logvinenko I.E., Logvinenko L.A., Kutko S.P., Bakova N.N., Marko N.V. Introduction and breeding of aromatic and medicinal crops: methodological and technical aspects (Introduktsiya i selektsiya aromatischeskikh i lekarstvennykh kultur: metodologicheskiye i metodicheskiye aspekty). Yalta: Nikita Botanical Gardens; 2009. [in Russian] [Исиков В.П., Работягов В.Д., Хлыпенко Л.А., Логвиненко И.Е., Логвиненко Л.А., Кутько С.П., Бакова Н.Н., Марко Н.В. Интродукция и селекция ароматических и лекарственных культур: методологические и методические аспекты. Ялта: НБС – ННЦ; 2009).
- Judzentiene A., Stikliene A., Kupcinskiene E. Changes in the essential oil composition in the needles of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) under anthropogenic stress. *The Scientific World Journal*. 2007;7 Suppl 1:141-150. DOI: 10.1100/tsw.2007.36
- Karpacheva A.N. (ed.). Biochemical methods for the analysis of essential oil plants and essential oils (Biokhimicheskiye metody analiza efirnomaslichnykh rasteniy i efirnykh masel). Simferopol; 1972. [in Russian] (Биохимические методы анализа эфирномасличных растений и эфирных масел / под ред. А.Н. Карпачевой. Симферополь, 1972).
- Kolayli S., Ocak M., Aliyazichoglu R., Karaoglu S. Chemical analysis and biological activities of essential oils from trunk-barks of 8 trees. *Asian Journal of Chemistry*. 2009;21(4):2684-2694.
- Kolesnikova R.D., Chernodubov A.I., Latysh V.G., Deryuzhkin R.I., Krasnoboyarova L.V. The composition of essential oils of some Caucasian and Crimean pine species (Sostav efirnykh masel nekotorykh kavkazskikh i krymskikh vidov sosny). *Rastitelnye resursy = Plant Resources*. 1977;13(2):351-357. [in Russian] [Колесникова Р.Д., Чернодубов А.И., Латыш В.Г., Дерюжкин Р.И., Краснобаярова Л.В. Состав эфирных масел некоторых кавказских и крымских видов сосен. *Растительные ресурсы*. 1977;13(2):351-357).
- Kolesnikova R.D., Tagiltsev Yu.G., Shemyakina A.V. Essential oils of Far East forest plants (Efirnye masla dalnevostochnykh lesnykh rasteniy). *Natural and Technical Sciences*. 2018;7(121):42-51. [in Russian] [Колесникова Р.Д., Тагильцев Ю.Г., Шемякина А.В. Эфирные масла дальневосточных лесных растений. *Естественные и технические науки*. 2018;7(121):42-51).
- Konopleva M.M., Deynenko I.D. Searching for new types of Scots pine raw materials (Poisk novykh vidov syrya sosny lesnoy). *Vestnik farmatsii = Pharmacy Bulletin*. 2006;3(33):38-42. [in Russian] [Коноплева М.М., Дейненко И.Д. Поиск новых видов сырья сосны лесной. *Вестник фармации*. 2006;3(33):38-42).
- Lawless J. The encyclopaedia of essential oils. Moscow: Kron-Press; 2000. [in Russian] [Лоулес Д. Энциклопедия ароматических масел. Москва: Крон-Пресс; 2000).
- Mirov N.T. The genus *Pinus*. New York: Ronald Press; 1967.
- Narchuganov A.N., Strukova E.G., Efremov A.A., The composition of the essential oil of Siberian pine (*Pinus sibirica*) (Komponentny sostav efirnogo masla [*Pinus sibirica*]). *Chemistry of Plant Raw Materials*. 2011;(4):103-108. [in Russian] [Нарчуганов А.Н., Струкова Е.Г., Ефремов А.А. Компонентный состав эфирного масла сосны сибирской (*Pinus sibirica*). *Химия растительного сырья*. 2011;(4):103-108).
- Petraskis P.V., Tsisimpikou C., Tzakou O., Couladis M., Vagias C., Roussis V. Needle volatiles from the *Pinus* species growing in Greece. *Flavour and Fragrance Journal*. 2001;16(4):249-252. DOI: 10.1002/ffj.990
- Podgorny Yu.K., Akimov Yu.A. Inheritability of essential oil content in the needles and shoots of Pitsunda pine (Nasleduyemost sodержaniya efirnogo masla v khvote i pobegakh sosny pitsundskoy). *Lesovedenie = Forest Science*. 1975;(5):70-71. [in Russian] [Подгорный Ю.К., Акимов Ю.А. Наследуемость содержания эфирного масла в хвое и побегах сосны пицундской. *Лесоведение*. 1975;(5):70-71).
- Sacchetti G., Maietti S., Muzzoli M., Scaglianti M., Manfredini S., Radice M. et al. Comparative evaluation of 11 essential oils of different origin as functional antioxidants, antiradicals and antimicrobials in foods. *Food Chemistry*. 2005;91(4):621-632. DOI: 10.1016/j.foodchem.2004.06.031
- Savory B.M. The taxonomy of "*Pinus khasya*" (Royle) and "*Pinus insularis*" (Endlicher). *Empire Forestry Review*. 1962;41(1):67-80. DOI: 10.2307/42601584
- Shpak S.I., Lamotkin S.A., Lamotkin A.I., Skakovskii E.D., Gaidukevich O.A., Kotov A.A. Variation of the essential oils needles in the family *Pinus*. *Proceedings of BSTU. Series 4. Chemistry, Organic Substances Technol-*

- ogy and Biotechnology*. 2008;1(4):292-296. [in Russian] (Шпак С.И., Ламоткин С.А., Ламоткин А.И., Скаковский Е.Д., Гайдукевич О.А., Котов А.А. Изменчивость состава эфирных масел хвои в роду *Pinus*. Труды БГТУ. Серия 4. Химия, технология органических веществ и биотехнология. 2008;1(4):292-296).
- Tognolini M., Barocelli E., Ballabeni V., Bruni R., Bianchi A., Chiavarini M. et al. Comparative screening of plant essential oils: phenylpropanoid moiety as basic core for antiplatelet activity. *Life Sciences*. 2006;78(1):1419-1432. DOI: 10.1016/j.lfs.2005.07.020
- Von Rudloff E. Chemosystematic studies in the genus *Picea* (Pinaceae). *Canadian Journal of Botany*. 1967;45(6):891-901. DOI: 10.1139/b67-091
- Von Rudloff E. Volatile leaf oil analysis in chemosystematic studies of North American conifers. *Biochemical Systematics and Ecology*. 1975;2(3-4):131-167. DOI: 10.1016/0305-1978(75)90055-1
- Yesil-Celiktas O., Ganzera M., Akgun I., Sevimli S., Korkmaz K.S., Bedir E., Determination of polyphenolic constituents and biological activities of bark extracts from different *Pinus* species. *Journal of the Science of Food and Agriculture*. 2009;89(8):1339-1345. DOI: 10.1002/jsfa.3591
- Zauralov O.A. On the physiological importance of essential oils in plants (О физиологическом значении эфирных масел в растениях). *Rastitelnye resursy = Plant Resources*. 1975;11(2):289-304. [in Russian] (Зауралов О.А. О физиологическом значении эфирных масел в растениях. Растительные ресурсы. 1975;11(2):289-304).
- Zykova I.D., Efremov A.A. Comparative analysis of component compositions of essential oil from *Pinus pithyusa* Steven and *Pinus silvestris*. *Chemistry of Plant Raw Materials*. 2012;(2):105-109. [in Russian] (Зыкова И.Д., Ефремов А.А. Сравнительный анализ компонентного состава эфирных масел *Pinus pithyusa* Steven и *Pinus silvestris*. Химия растительного сырья. 2012;(2):105-109).

Прозрачность финансовой деятельности / The transparency of financial activities

Авторы не имеют финансовой заинтересованности в представленных материалах или методах.

The authors declare the absence of any financial interest in the materials or methods presented.

Для цитирования / How to cite this article

Сахно Т.М., Плугатарь Ю.В., Шевчук О.М., Феськов С.А., Булавин И.В. Компонентный состав эфирного масла североамериканских видов рода *Pinus* L., интродуцированных на Южном берегу Крыма. Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 2021;182(3):44-53. DOI: 10.30901/2227-8834-2021-3-44-53

Sakhno T.M., Plugatar Y.V., Shevchuk O.M., Feskov S.A., Bulavin I.V. Component composition of essential oil in the North American *Pinus* L. species introduced to the Southern Coast of Crimea. Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding. 2021;182(3):44-53. DOI: 10.30901/2227-8834-2021-3-44-53

Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы / The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work

Дополнительная информация / Additional information

Полные данные этой статьи доступны / Extended data is available for this paper at <https://doi.org/10.30901/2227-8834-2021-3-44-53>

Мнение журнала нейтрально к изложенным материалам, авторам и их месту работы / The journal's opinion is neutral to the presented materials, the authors, and their employer

Авторы одобрили рукопись / The authors approved the manuscript

Конфликт интересов отсутствует / No conflict of interest

ORCID

Sakhno T.M. <https://orcid.org/0000-0002-4850-342X>
 Plugatar Y.V. <https://orcid.org/0000-0001-5262-8957>
 Shevchuk O.M. <https://orcid.org/0000-0002-3811-3161>
 Feskov S.A. <https://orcid.org/0000-0002-0740-6906>
 Bulavin I.V. <https://orcid.org/0000-0002-9929-0946>

Оценка гибридов картофеля по признаку потемнения мякоти клубней и других хозяйственно ценных признаков в условиях Кировской области

DOI: 10.30901/2227-8834-2021-3-54-62

УДК 633.491:631.523

Поступление/Received: 06.05.2021

Принято/Accepted: 02.09.2021



Н. Ф. СИНЦОВА, И. В. ЛЫСКОВА*,
Е. И. КРАТЮК, В. М. АРХИПОВ

Федеральный аграрный научный центр Северо-Востока
имени Н.В. Рудницкого,
610007 Россия, г. Киров, ул. Ленина, 166а

* ✉ fss.nauka@mail.ru

Evaluation of potato hybrids
according to tuber flesh darkening
and other useful agronomic characters
under the conditions of Kirov Province

N. F. SINTSOVA, I. V. LYSKOVA*,
E. I. KRATYUK, V. M. ARKHIPOV

Federal Agricultural Research Center
of the North-East named N.V. Rudnitsky,
166a Lenina St., Kirov 610007, Russia

* ✉ fss.nauka@mail.ru

Актуальность. При переработке картофеля на картофелепродукты и непосредственном потреблении важным критерием является устойчивость к потемнению мякоти сырых и вареных клубней новых сортов картофеля. Выделение гибридов, устойчивых к потемнению мякоти, важно для дальнейшего использования в селекционной работе.

Материалы и методы. В течение пяти лет (2016–2020 гг.) изучены родительские формы и гибридный материал картофеля в почвенно-климатических условиях Кировской области. Исследования проведены в коллекционном питомнике лаборатории селекции и первичного семеноводства картофеля Фалёнской селекционной станции – филиале ФАНЦ Северо-Востока в соответствии с методикой по технологии селекционного процесса картофеля. Проанализировано потомство 10 сортов, использованных в качестве опылителей.

Результаты и выводы. Выделены сорта с высоким уровнем устойчивости к потемнению сырой мякоти клубней. Всего отобрано 62 образца (или 24%) из 256 с отсутствием потемнения мякоти или со слабым потемнением (8 баллов) сырых клубней. Со средним и сильным потемнением мякоти (4–5 баллов) выделено 45 образцов. Анализ потомства сортов опылителей показал повышенную встречаемость устойчивых к потемнению мякоти гибридов в потомстве сорта 'Манифест': 71% изученных гибридов имел нетемнеющую мякоть (9 баллов). Установлено, что проявление потемнения мякоти в почвенно-климатических условиях Кировской области зависело от метеопараметров вегетационного периода: чем выше температура воздуха, тем слабее было выражено потемнение мякоти сырых клубней; чем выше влажность почвы в период клубнеобразования, тем сильнее потемнение мякоти клубней. Наиболее высокая устойчивость к потемнению сырых и вареных клубней картофеля отмечена у гибрида 72-13. Выявлена статистически значимая связь между потемнением вареных клубней и содержанием сырого протеина ($r = 0,74$) и витамина С ($r = 0,79$). Выделен гибрид 179-10 с высокой продуктивностью (32,5 т/га) и содержанием сырого протеина (1,54%).

Ключевые слова: *Solanum tuberosum* L., селекция, сорт, продуктивность, родительские формы, биохимические показатели.

Background. Resistance of raw and boiled tuber flesh to darkening when potato is processed into potato-based products or consumed directly is an important requirement for new potato cultivars. Identification of hybrids resistant to tuber flesh darkening would contribute immensely to future breeding work.

Materials and methods. Parent forms and hybrid progeny of potato were tested for five years (2016–2020) in Kirov Province using the methods and technologies approved for potato breeding process. The progeny of 10 cultivars used as pollinators was analyzed.

Results and conclusions. Cultivars with high levels of resistance to the darkening of raw tuber flesh were selected in the collection nursery. A total of 62 accessions (or 24%) out of 256 were identified for the absence of darkening or only small traces thereof (8 points) in raw tubers. Medium and strong darkening of the flesh (4–5 points) was recorded for 45 accessions. Analyzing the progeny of pollinator cultivars showed an increased occurrence of hybrids resistant to tuber flesh darkening in the progeny of cv. 'Manifest': 71% of the studied hybrids had non-darkening flesh (9 points). Manifestation of tuber flesh darkening was found to depend on weather conditions during the growing season: the higher was the air temperature, the weaker was the darkening of raw tuber flesh, but when the soil moisture during tuberization was high, tuber flesh became more darkened. A statistically significant relationship was observed between the darkening of boiled tubers and the content of crude protein ($r = 0.74$) and vitamin C ($r = 0.79$). Hybrid 179-10 was identified for high productivity (32.5 t/ha) and crude protein content (1.54%), while the highest resistance to the darkening of raw and boiled potato tubers was registered in hybrid 72-13.

Key words: *Solanum tuberosum* L., breeding, cultivar, productivity, parent forms, biochemical indicators.

Введение

Картофель (*Solanum tuberosum* L.), родина которого – высокогорья Южной Америки, адаптировался к условиям произрастания по всему миру и является сытным, недорогим и достаточно насыщенным питательными веществами источником энергии и продуктом питания для человека (Caballero et al., 2015). По данным Росстата (<https://www.prod.center/news/11261-rosstat-za-minuvshie-40-let-menyu-zhitelei-rf-kardinalno-pomenyalos>), в 1980 г. жители России употребили 117 кг картофеля на человека, а в 2018 г. эта цифра снизилась до 59 кг. Несмотря на это, картофель и продукты его переработки, используемые в питании человека, остаются очень востребованными в пищевой промышленности. В связи с этим остается в приоритете направление в селекционной работе научных учреждений как в России, так и за рубежом – селекция на улучшение потребительских качеств картофеля (Gumerov, Reshetnik, 2011; Melito et al., 2017; Asadova, Novikova, 2017; Bashlakova, Sintsova, 2019). Более 100 лет назад началась селекция картофеля на Фалёнской селекционной станции (Кировская область). Доля сортов российской селекции, районированных в Кировской области, составляет 47%, иностранные сорта имеют происхождение из Белоруссии и Германии – по 21%, Нидерландов – 11%. При этом 7 сортов (или 38% от российских сортов) выведены на Фалёнской селекционной станции: 'Алиса', 'Виза', 'Чайка', 'Огниво', 'Голубка', 'Глория', 'Вираз'. На Фалёнской селекционной станции ведутся работы по созданию гибридов картофеля, которые используются в практической селекции для создания сортов с улучшенными кулинарными показателями и свойствами.

Все больше внимания уделяется питательным свойствам потребляемого картофеля: содержанию в нем крахмала, белка, углеводов, витаминов, минеральных веществ и аминокислот (Sergeeva et al., 2018; Yuan et al., 2019). Большое значение имеет содержание сухого вещества, крахмала и особенно редуцирующих сахаров, приводящих, если содержание их в клубне превышает допустимую норму для переработки (0,25%), к потемнению окраски выпускаемой продукции (Bolieva et al., 2016; Kim et al., 2012). От количества редуцирующих сахаров зависит степень потемнения мякоти картофеля за период хранения. Значительное влияние на уровень содержания редуцирующих сахаров в клубнях картофеля оказывают метеоусловия вегетационного периода и степень вызревания клубней (Dergacheva, Kozhevnikova, 2016).

Цвет мякоти клубня играет важную роль в оценке качества получаемой продукции. После очистки и в процессе термической обработки мякоть многих сортов картофеля темнеет. Рядового потребителя интересует сортовой картофель с хорошим внешним видом, вкусовыми качествами, белой мякотью, без повреждений, хорошо развариваемый, не темнеющий после варки, пригодный для длительного хранения (Korshunov, 2003a, b).

Нетемнеющая мякоть является одним из основных конкурентоспособных параметров для создания столовых сортов картофеля, клубни которых используются непосредственно для питания (Simakov, 2011). Изменение цвета мякоти клубня вызывается гидролизом ферментов и окислением аминокислоты тирозина и других фенольных соединений. Разные сорта имеют разную устойчивость к потемнению мякоти. Примерно 40% устойчивости определяется генетически. Поздние и крупноклубневые сорта с высоким содержанием сухих

веществ наиболее восприимчивы, за некоторыми исключениями (Ross, 1989; Torikov et al., 2012; Bolieva et al., 2016; Mystkowska et al., 2018; Molyavko et al., 2020). Таким образом, актуальность наших исследований заключается в выведении новых столовых сортов картофеля, устойчивых к потемнению мякоти сырых и вареных клубней, что имеет значение при различном целевом использовании картофеля.

Цель исследования – оценить коллекционные сорта и гибриды картофеля по устойчивости к потемнению мякоти клубней, выделить гибриды, обладающие высокой устойчивостью к потемнению мякоти и ценными хозяйственно значимыми признаками.

Материалы и методы

Полевые испытания сортов и гибридов картофеля проводили на опытных полях селекционного севооборота Фалёнской селекционной станции – филиала ФГБНУ Федерального аграрного научного центра Северо-Востока имени Н.В. Рудницкого (ФАНЦ Северо-Востока) в 2016–2020 гг. Ежегодно в изучении находилось по 450–500 гибридов, в том числе 256 коллекционных образцов, включающих селекционные сорта, межвидовые гибриды, выведенные в ВИР, на Фалёнской селекционной станции и в других научных учреждениях РФ.

Почва опытного участка дерново-подзолистая среднесуглинистая, $pH_{\text{ккл}}$ – 4,8–5,3, содержание гумуса – 2,5–2%, фосфора – 288–351 мг/кг, калия – 186–237 мг/кг почвы. Предшественник – зерновые культуры.

Климат Кировской области умеренно континентальный. Вегетационный период 2016 г. характеризовался как засушливый, за всю вегетацию выпало 141,1 мм осадков, что на 55% ниже нормы, ГТК составил 0,63. Вегетационный период 2017 г. отличался холодным летом, из-за пониженных температур ($-1,4^{\circ}\text{C}$ от климатической нормы) фенологические фазы развития растений отставали от средних многолетних данных на 2–3 недели, ГТК = 1,65. Вегетационный период 2018 г. был теплым ($+0,6^{\circ}\text{C}$ к среднему многолетнему значению) и нормально увлажненным (99% от нормы), ГТК = 1,25. Метеоусловия 2019 г. характеризовались крайним переувлажнением, ГТК = 2,17. Вегетационный период 2020 г. по значению средней температуры и количеству осадков оказался близок к метеоусловиям вегетационного периода 2018 г. Во все годы исследований ярко проявилась тенденция повышения неравномерности выпадения осадков в течение вегетационного периода.

Исследовательскую работу проводили согласно методическим указаниям по технологии селекционного процесса картофеля (Simakov et al., 2006). Оценку потемнения мякоти сырых клубней (10 шт.) проводили через 3 и 24 часа после разреза клубня на две части. Потемнение вареных клубней оценивали непосредственно после варки и через 24 часа. Использовали 9-балльную шкалу Международного классификатора СЭВ видов картофеля секции *Tuberarium* (Dun.) Buk. рода *Solanum* L. (Bukasov et al., 1984), где 9 баллов – цвет не изменился, 7 – слабое изменение цвета, 5 – среднее потемнение, 3 – сильное потемнение, 1 балл – очень сильное потемнение.

Все сорта и гибриды в полевых условиях оценивали по устойчивости к вирусным болезням и фитофторозу по 9-балльной шкале, где 9 – отсутствие признаков болезни, 1 балл – 100-процентное поражение ботвы.

Оценку селекционного материала по биохимическим показателям проводили с использованием общеприня-

тых методик (Practical works..., 2008): определение содержания крахмала в свежих клубнях картофеля – по Эверсу на поляриметре, сухого вещества и воды в анализируемом материале, определение аскорбиновой кислоты (витамин С) – по Мурри, общего азота – по методу Кьельдаля, содержание сырого белка (%) вычисляли путем умножения содержания общего азота (%) на коэффициент 6,25.

За стандарты приняты районированные сорта, утвержденные Госкомиссией по сортоиспытанию в Кировской области: 'Удача' (ФИЦ картофеля имени А.Г. Лорха) – раннеспелый, 'Невский' (Северо-Западный НИИСХ) – среднеранний, 'Чайка' (ФАНЦ Северо-Востока) – среднеспелый.

Статистическую обработку данных выполнили методом корреляционного и дисперсионного анализов с использованием пакета программы AGROS, версия 2.07.

Результаты и обсуждение

Наблюдения по потемнению мякоти клубней (сырых и вареных) показали, что в разные годы исследований коллекционный и гибридный материал картофеля имел разную степень интенсивности потемнения среза клубней, то есть проявление признака зависело от погодных условий вегетационного периода. Усредненные данные по степени потемнения мякоти клубней приведены в таблице 1. Влияние погодных условий на проявление потемнения мякоти также отмечается в работах других авторов (Ross, 1989; Torikov et al., 2012; Bolieva et al., 2016; Molyavko et al., 2020).

ти сырых клубней. В противовес наблюдалась обратная зависимость от количества выпавших осадков ($r = -0,47$): чем большее количество осадков выпадает в период клубнеобразования, тем сильнее потемнение мякоти сырых клубней.

В коллекционном питомнике за пять лет наблюдений выделены сорта с высоким уровнем устойчивости к потемнению сырой мякоти: 'Надежда', 'Горняк', 'Спиридон', 'Наяда', 'Дарик', 'Эффект', 'Кузнечанка', 'Крепыш', 'Фрителла', 'Сударыня', 'Чародей', 'Рябинушка' (Россия); 'Чарауник', 'Каприз', 'Лилея', 'Вектар Белорусский', 'Янка', 'Журавинка', 'Скарб', 'Талисман', 'Рагнеда', 'Зоричка', 'Альтаир' (Беларусь); 'Зарево' (Украина); 'Albina', 'Bellarosa', 'Романце' (Германия) и гибриды: 493-05, 431-08, 56-09, 170-08, 168-11, 1-2, 217-07, 232-12, 233-12, 18-10-11, 18-33-30, 5-2-5, 6-2-1, 24-1-6 и другие. Всего отобрано 62 образца (или 24%) из 256 с отсутствием потемнения мякоти или со слабым потемнением (8 баллов). С другой стороны, 45 образцов (24,2%) имели среднюю и сильную степень потемнением мякоти сырых клубней (5–3 балла). Среди сильнопотемняющих сортов – сорт 'Маделине', гибрид 198-00 и другие, которые при наличии других хозяйственно ценных признаков могут быть вовлечены в скрещивания с более устойчивыми к потемнению мякоти сырых клубней родительскими формами.

В селекции картофеля для повышения потребительских и кулинарных качеств клубней важным моментом является подбор родительских форм, в потомстве которых высока встречаемость гибридов с нужными качествами (Simakov et al., 2017; Kostina et al., 2020). В связи

Таблица 1. Вариабельность показателя потемнения мякоти клубней и погодных условий, 2016–2020 гг.
(Фаленская селекционная станция – филиал ФАНЦ Северо-Востока)

Table 1. Variability in tuber flesh darkening degrees and weather conditions, 2016–2020
(Falenki Breeding Station, branch of the Federal Agricultural Research Center of the North-East named N.V. Rudnitsky)

Годы	Степень потемнения, средний балл	Средняя температура воздуха вегетационного периода, °С	Количество осадков за вегетационный период, мм
2016	6,4	16,0	141,1
2017	5,5	13,3	300,5
2018	7,9	15,3	253,4
2019	5,4	14,7	373,6
2020	6,9	15,3	247,3

Сильное потемнение мякоти клубней картофеля отмечено в 2017 и в 2019 г., среднее значение составило 5,4–5,5 балла, тогда как в 2018 г. потемнение мякоти было слабым и незначительным, среднее значение составило 7,9 балла. В 2020 г. среднее значение потемнения мякоти составило 6,9 балла.

Выявлена средняя сопряженность признака потемнения мякоти со средней температурой воздуха вегетационного периода, коэффициент корреляции составил 0,58. Статистически значимая корреляция ($r = 0,84$) определена в отношении средней температуры воздуха в июле (период начала формирования клубней) и степени потемнения мякоти в баллах (слабое потемнение мякоти), то есть чем выше температура воздуха вегетационного периода, тем слабее потемнение мякоти

с этим было проанализировано потомство 10 сортов, использованных в качестве опылителей в 2016–2019 гг. Сорта имели разное проявление признака потемнения сырой мякоти: от слабого в пределах 8 баллов у сортов 'Манифест' и 'Голубка' и от среднего до сильного – у сортов 'Ирбитский' и 'Лазарь' (табл. 2).

Анализ по потомству сортов опылителей показал повышенную встречаемость устойчивых к потемнению мякоти гибридов в потомстве сорта 'Манифест': у 71% изученных гибридов наблюдали нетемнеющую мякоть (9 баллов), и только 5,7% гибридов было включено в группу с сильным потемнением мякоти, оцениваемым баллами от 1 до 3 (табл. 3). Средний балл потемнения мякоти всех выделенных гибридов с этим сортом составил 8,2 балла. Сорт 'Дубрава' также является успешным для

Таблица 2. Результаты оценки опылителей по устойчивости к потемнению мякоти сырых клубней, 2016–2020 гг. (Фалёнская селекционная станция – филиал ФАНЦ Северо-Востока)**Table 2. Results of the evaluation of potato pollinators according to raw tuber flesh darkening, 2016–2019** (Falenki Breeding Station, branch of the Federal Agricultural Research Center of the North-East named N.V. Rudnitsky)

Сорт, гибрид	Оригинатор, страна	Степень потемнения сырой мякоти клубней, средний балл	
		через 3 часа	через 24 часа
Дубрава	НПЦ НАН Беларуси по картофелеводству и плодоовощеводству, Беларусь	7	6
Манифест		8	8
Ирбитский	Уральский НИИСХ, Россия	5	4
Каменский		8	8
Тулеевский	ФИЦ картофеля имени А.Г. Лорха, Сибирский ФНЦ агробиотехнологий РАН, Россия	7	7
Лазарь	Сибирский НИИСХ, Россия	8	5
Голубка	Фалёнская селекционная станция, Россия	9	8
316-02		7	6
45-7-17		9	7

Таблица 3. Результаты оценки родительских форм по способности передавать устойчивость к потемнению мякоти клубней гибридным потомствам, 2016–2020 гг. (Фалёнская селекционная станция – филиал ФАНЦ Северо-Востока)**Table 3. Results of the evaluation of parent forms according to their ability to transfer the resistance to tuber flesh darkening onto their hybrid progeny, 2016–2020** (Falenki Breeding Station, branch of the Federal Agricultural Research Center of the North-East named N.V. Rudnitsky)

Родительская форма (опылитель)	Количество		Количество гибридов (%), оцененных баллами			Средний балл устойчивости
	комбинаций	гибридов	9–8	7–4	3–1	
Дубрава	12	22	59,1	40,9	0	7,9
Манифест	15	35	71,4	22,8	5,7	8,2
Ирбитский	29	65	15,4	52,3	32,3	5,8
Каминский	5	6	33,3	50,0	16,6	5,6
Тулеевский	1	1	0	100	0	7,8
Лазарь	6	7	42,8	28,6	28,6	6,0
Голубка	19	34	29,4	61,7	8,8	6,4
316-02	14	29	10,3	44,8	44,8	6,1
45-7-17	4	9	33,3	55,5	11,1	6,5

передачи потомству этого признака. Сам сорт показал слабое потемнение мякоти (6 баллов), потомство же этого сорта в почти равных пропорциях вошло в две группы: устойчивые (9 баллов), составившие 59,1 % от всех изученных гибридов, и со слабым потемнением мякоти (7 баллов) – 40,9%. Соответственно, в потомстве сорта 'Дубрава' отсутствовали гибриды с сильным потемнением мякоти. Значительное (3–1 балла) потемнение мякоти в потомстве отмечено у образца 316-02, а также у сортов 'Ирбитский' и 'Лазарь'. Промежуточное положение заняли сорта 'Каменский', 'Голубка' и образец 45-7-17, потомство которых имело потемнение мякоти от слабого до среднего.

Корреляции между степенью потемнения мякоти клубней исходных родительских форм и средним значением этого показателя у их гибридных потомств не обнаружено. По-видимому, важная роль принадлежит также и материнской форме.

Выявлена существенная связь между потемнением вареных клубней и содержанием сырого протеина ($r = 0,74$) и витамина С ($r = 0,79$) (табл. 4). Повышение содержания этих веществ приводит к осветлению мякоти вареных клубней. Работы других авторов (Gordeeva, Udalova, 2017) показывают, что существует связь между содержанием крахмала и устойчивостью к потемнению мякоти клубней. Баумгартнер с соавторами (Ross, 1989)

нашли следующие средние коэффициенты корреляции (r) между устойчивостью к потемнению мякоти клубней и содержанием сухого вещества ($r = 0,55$), а также крахмала ($r = 0,44$).

По результатам селекционной работы из потомства проанализированных опылителей были отобраны гибриды картофеля с высокими показателями хозяйственно ценных признаков (табл. 5). Гибрид 179-10 по урожайности превзошел стандарт 'Удача' на 13,2%. По скороспелости выделенные гибриды отнесены к ранним и среднеранним. По устойчивости к вирусным болезням лучший результат среди гибридов показали образцы 72-13 и 179-10, которые превзошли стандарт 'Невский'. Стандартные сорта восприимчивы к золотистой картофельной нематоде, гибриды, в отличие от стандартов, проявляли устойчивость (по данным исследований ФГБНУ «ФИЦ картофеля имени А.Г. Лорха»). По содержанию сухого вещества выделен гибрид 182-13. Превысил стандартные сорта по содержанию витамина С гибрид 172-13.

Оценка потемнения мякоти сырых и вареных клубней выявила наиболее сильное потемнение мякоти сырых клубней у стандартного сорта 'Невский', а мякоти вареных клубней – у сорта-стандарта 'Чайка'. Наиболее сильная склонность к потемнению сырой мякоти клубней отмечена у гибрида 182-13, а наиболее высокая

Таблица 4. Матрица коэффициентов корреляции биохимических показателей и потемнения мякоти клубней картофеля у селекционных образцов Фалёнской селекционной станции – филиала ФАНЦ Северо-Востока (2016–2020 гг.)

Table 4. Correlation coefficient matrix of biochemical indicators and tuber flesh darkening in advanced potato accessions at Falenki Breeding Station, branch of the Federal Agricultural Research Center of the North-East named N.V. Rudnitsky (2016–2020)

Показатель	Сухое вещество	Крахмал	Протеин	Витамин С	Редуцирующие сахара	Потемнение сырых клубней	Потемнение вареных клубней
Сухое вещество	1,00						
Крахмал	0,28	1,00					
Протеин	-0,19	-0,22	1,00				
Витамин С	-0,53	-0,22	0,46	1,00			
Редуцирующие сахара	-0,49	-0,10	-0,21	0,51	1,00		
Потемнение сырых клубней	-0,15	0,49	-0,36	-0,04	0,22	1,00	
Потемнение вареных клубней	-0,45	0,01	0,74*	0,79*	0,09	-0,17	1,00

Примечание: * – значимо при $p \leq 0,05$
Note: * – statistically significant at $p \leq 0.05$

Таблица 5. Характеристика перспективных гибридов картофеля по хозяйственно ценным признакам, 2016–2020 гг.
(Фалёнская селекционная станция – филиал ФАНЦ Северо-Востока)

Table 5. Description of promising potato hybrids according to their agronomic characters, 2016–2019
(Falenki Breeding Station, branch of the Federal Agricultural Research Center of the North-East named N.V. Rudnitsky)

Гибрид, сорт	Комбинация скрещивания	Урожайность, т/га	Скороспелость	Устойчивость, балл			Содержание, %						Потемнение мякоти клубней, балл		Консистенция мякоти	Вкус, балл
				Фитотороз	вирусные инфекции	немода	сухого вещества	крахмала	белка	витамина С, мг%	редуцирующих сахаров	сырых	вареных			
Удача	-	28,2	р*	5	7	воспр.	22,83	14,62	1,61	19,64	0,39	6,3	9,0	плотная	4,6	
Невский	-	24,2	ср**	7	3	воспр.	21,4	13,35	1,71	23,21	0,24	5,5	8,5	плотная	4,0	
Чайка	-	24,5	сс***	5	7-9	воспр.	19,72	15,32	1,35	18,28	0,44	8,1	9,0	водянистая	3,8	
172-13	Огниво × Ирбитский	27,5	р	1	5	уст.	21,63	13,99	1,56	23,56	0,37	6,9	7,0	плотная	4,8	
182-13	Глория × Ирбитский	27,8	ср	3	5-3	уст.	22,59	12,77	1,54	14,72	0,36	4,9	8,5	сухая	4,0	
72-13	281-97 × 45-7-17	26,1	ср	3	7	уст.	20,96	14,00	1,58	16,15	0,32	7,6	9,0	сухая, рассыпчатая	3,6	
179-10	Дина × 45-7-17	32,5	ср	3	7	уст.	21,61	14,87	1,54	18,0	0,35	7	8,5	рассыпчатая	4,3	
НСР ₀₅		4,2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	

Примечание воспр. – восприимчивый, уст. – устойчивый;

* – ранний, ** – среднеранний, *** – среднеспелый

Note: воспр. – susceptible, уст. – resistant;

* – early, ** – mid-early, *** – medium

устойчивость – у гибрида 72-13. По устойчивости к потемнению мякоти вареных клубней гибрид 172-13 превысил сорт-стандарт 'Чайка'. По высоким вкусовым качествам выделен гибрид 172-13 (4,8 балла).

Заключение

В период 2016–2020 гг. в почвенно-климатических условиях Кировской области были изучены образцы коллекционного питомника по устойчивости к потемнению мякоти клубней. Гибридное потомство 10 опылителей проанализировано по потемнению мякоти сырых клубней. Отобраны сорта 'Манифест' и 'Дубрава', дающие в потомстве наибольший процент гибридов с устойчивостью к потемнению мякоти.

Выделены гибриды картофеля с хозяйственно ценными признаками: высокой товарной продуктивностью, высокими биохимическими показателями, устойчивостью к болезням и потемнению мякоти клубней. Наибольшую урожайность (32,5 т/га) имел гибрид 179-10. Наиболее высокая устойчивость к вирусным болезням отмечена у гибридов 179-10 и 72-13. Гибрид 72-13 отмечен как наиболее устойчивый к потемнению мякоти сырых и вареных клубней.

Работа выполнена в рамках Государственного задания ФГБНУ «Федеральный аграрный научный центр Северо-Востока имени Н.В. Рудницкого» (тема № 0767-2019-0099) «Разработка и совершенствование научно-методических основ изучения и поддержания генетических коллекций технических культур (картофель, лен-долгунец) для мобилизации их потенциальных возможностей в селекции и научных основ приемов повышения продуктивности сортов; создание новых сортов картофеля и льна-долгунца с повышенной урожайностью, устойчивых к неблагоприятным биотическим и абиотическим факторам Волго-Вятского региона с улучшенными продовольственными и технологическими характеристиками».

The work was carried out within the framework of the State Task assigned to the Federal Agricultural Research Center of the North-East named N.V. Rudnitsky (Theme No. 0767-2019-0099) "Development and improvement of scientific and methodological principles of the study and maintenance of industrial crop genetic collections (potato and fiber flax) for mobilization of their potential in breeding, and scientific bases of increasing productivity of cultivars; development of new high-yielding potato and fiber flax cultivars resistant to unfavorable biotic and abiotic factors in the Volga-Vyatka Region, with improved food and technological characteristics".

References / Литература

- Asadova M.G., Novikova O.A. The effect of the varietal characteristics of potato on his technological quality. *Vestnik of Kursk State Agricultural Academy*. 2017;(5):18-21. [in Russian] (Асадова М.Г., Новикова О.А. Влияние сортовых особенностей картофеля на его технологические качества. *Вестник Курской государственной сельскохозяйственной академии*. 2017;(5):18-21).
- Bashlakova O.N., Sintsova N.F. The assessment of selection numbers of potato according to the combination of traits in the conditions of Kirov region. *Agricultural Science Euro-North-East*. 2019;20(6):575-584. [in Russian] (Башлакова О.Н., Синцова Н.Ф. Оценка селекционных номеров картофеля по комплексу признаков в условиях Кировской области. *Аграрная наука Евро-Северо-Востока*. 2019;20(6):575-584). DOI: 10.30766/2072-9081.2019.20.6.575-584
- Bolieveva Z.A., Basiev S.S., Kozhaeva D.P. Evaluating darkening of raw and boiled potato of hybrids selected FSBEI HE "Gorsky State Agrarian University". *Journal of Proceedings of the Gorsky State Agrarian University*. 2016;53(2):27-31. [in Russian] (Болиева З.А., Басиев С.С., Козаева Д.П. Оценка потемнения мякоти сырого и вареного клубня картофеля гибридов селекции ФГБОУ ВО «Горский государственный аграрный университет». *Известия Горского государственного аграрного университета*. 2016;53(2):27-31).
- Bukasov S., Budin K., Kameraz A., Lehnovich V., Kostina L., Bavyko N., Korneychuk V., Zadina J., Vidner I., Major M., Bareš I., Odegnal V., Baranek N. International COMECON list of descriptors for potato species of the section *Tuberarium* (Dun.) Buk., genus *Solanum* L. (Mezhdunarodny klassifikator SEV vidov kartofelya seksii *Tuberarium* (Dun.) Buk. roda *Solanum* L.). Leningrad: VIR; 1984. [in Russian] (Букасов С., Будин К., Камераз А., Лехнович В., Костина Л., Бавыко Н., Корнейчук В., Задина Я., Виднер И., Майор М., Бареш И., Одегнал В., Баранек Н. Международный классификатор СЭВ видов картофеля секции *Tuberarium* (Dun.) Buk. рода *Solanum* L. Ленинград: ВИР; 1984).
- Caballero B., Finglas P.M., Toldrá F. *Encyclopedia of Food and Health*. Elsevier/Academic Press; 2015. Available from: <https://ru.scribd.com/document/343741472/Benjamin-Caballero-Paul-Finglas-Fidel-Toldra-Encyclopedia-of-Food-and-Health-Academic-Press-2016-pdf> [accessed Feb. 10, 2021].
- Dergacheva N. V., Kozhevnikova L. M. Variability of the biochemical parameters of tubers in potato cultivars under the conditions of the forest-steppe zone of Western Siberia (Izmenchivost biokhimičeskikh pokazateley klubney u sortov kartofelya v usloviyakh lesostepnoy zony Zapadnoy Sibiri). In: S.V. Zhevorá (ed.). *Development of new breeding technologies and establishment of a domestic competitive potato seed stock (Razvitiye novykh tekhnologiy selektsii i sozdaniye otechestvennogo konkurentosposobnogo semennogo fonda kartofelya)*. Proceedings of the International Scientific and Practical Conference. Moscow: VNIKKKh; 2016. p.100-107. [in Russian] (Дергачева Н.В., Кожевникова Л.М. Изменчивость биохимических показателей клубней у сортов картофеля в условиях лесостепной зоны Западной Сибири. В кн.: *Развитие новых технологий селекции и создание отечественного конкурентоспособного семенного фонда картофеля. Материалы международной научно-практической конференции / под ред. С.В. Жеворы*. Москва: ВНИИКХ; 2016. С.100-107).
- Gordeeva A.V., Udalova E.Yu. Assessment of culinary qualities of potato hybrids on the basis of darkening the flesh of raw and boiled tubers. *Vestnik of the Mari State University. Chapter "Agriculture. Economics"*. 2017;3(3-11):7-12. [in Russian] (Гордеева А.В., Удалова Е.Ю. Оценка кулинарных качеств гибридов картофеля по признаку потемнения мякоти сырых и вареных клубней. *Вестник Марийского государственного университета. Серия "Сельскохозяйственные науки. Экономические науки"*. 2017;3(3-11):7-12).
- Gumerov T.Yu., Reshetnik O.A. Evaluation of the quality of various potato cultivars during under their culinary

- processing (Otsenka kachestva razlichnykh sortov kartofelya pri ikh kulinarной obrabotke). *Vestnik Kazanskogo tekhnologicheskogo universiteta = Bulletin of the Kazan Technological University*. 2011;(16):178-186. [in Russian] (Гумеров Т.Ю., Решетник О.А. Оценка качества различных сортов картофеля при их кулинарной обработке. *Вестник Казанского технологического университета*. 2011;(16):178-186).
- Kim I.V., Novoselova L.A., Novoselov A.K. Changes in the consumer properties of various potato cultivars during long-term storage (Izmeneniye potrebitelskikh svoystv razlichnykh sortov kartofelya v protsesse dlitel'nogo khraneniya). In: *Potato breeding (Kartofelevodstvo). Collection of scientific papers. Proceedings of the Scientific Conference "Global potato genetic resources and their use in modern breeding trends (Mirovye geneticheskiye resursy kartofelya i ikh ispolzovaniye v sovremennykh napravleniyakh selektsii)" (for the 125th birthday of N.I. Vavilov)*. Moscow; 2012. p.228-234. [in Russian] (Ким И.В., Новоселова Л.А., Новоселов А.К. Изменение потребительских свойств различных сортов картофеля в процессе длительного хранения. В кн.: *Сборник научных трудов. Материалы научной конференции «Мировые генетические ресурсы картофеля и их использование в современных направлениях селекции» (к 125-летию со дня рождения Н.И. Вавилова)*. Москва; 2012. С.228-234).
- Korshunov A.V. Potatoes of Russia (Kartofel Rossii). Vol. II. Moscow: PИK VINITI; 2003a. [in Russian] (Коршунов А.В. Картофель России. Т. II. Москва: ПИК ВИНТИ; 2003a).
- Korshunov A.V. Potatoes of Russia (Kartofel Rossii). Vol. III. Moscow: PИK VINITI; 2003b. [in Russian] (Коршунов А.В. Картофель России. Том III. Москва: ПИК ВИНТИ; 2003b).
- Kostina L.I., Kosareva O.S., Truskinov E.V., Kirpicheva T.V. The collection of potato varieties as a reserve of source material for breeding for high yield, earliness, and resistance to diseases and pests. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2020;181(2):50-56. [in Russian] (Костина Л.И., Косарева О.С., Трускинов Э.В., Кирпичева Т.В. Коллекция селекционных сортов картофеля – источник исходного материала для селекции на продуктивность, скороспелость, устойчивость к болезням и вредителям. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2020;181(2):50-56). DOI: 10.30901/2227-8834-2020-2-50-56
- Melito S., D'Amelia V., Garramone R., Villano C., Carputo D. Tuber yield and processing traits of potato advanced selections. *Advances in Horticultural Science*. 2017;31(3):151-156. DOI: 10.13128/ahs-21953
- Molyavko A.A., Marukhlenko A.V., Borisova N.P., Belou N.M., Torikov V.E. The dependence of potato products quality on soil variations. *Vestnik of the Bryansk State Agricultural Academy*. 2020;2(78):9-15. [in Russian] (Молявко А.А., Марухленко А.В., Борисова Н.П., Белоус Н.М., Ториков В.Е. Влияние почвенной разности на качество картофелепродуктов. *Вестник Брянской государственной сельскохозяйственной академии*. 2020;2(78):9-15).
- Mystkowska I., Baranowska A., Zarzecka K., Gugała M., Sikorska A. The effect of biostimulators on the tastiness and darkening of the pulp of raw and cooked potato tubers. *Journal of Ecological Engineering*. 2018;19(5):116-121. DOI: 10.12911/22998993/91269
- Practical works on agrochemistry (Praktikum po agrokhimii). Moscow: Kolos; 2008. [in Russian] (Практикум по агрохимии. Москва: Колос; 2008).
- Ross H. Potato breeding. Problems and prospects. Moscow: Agropromizdat; 1989. [in Russian] (Росс Х. Селекция картофеля. Проблемы и перспективы. Москва: Агропромиздат; 1989).
- Sergeeva Z.F., Sintsova N.F., Lyskova I.V., Lyskova T.V. Estimating the potato varieties by productivity and biochemical parameters under conditions of Kirov region. *Agricultural Science Euro-North-East*. 2018;64(3):34-38. [in Russian] (Сергеева З.Ф., Синцова Н.Ф., Лыскова И.В., Лыскова Т.В. Оценка сортов картофеля по урожайности и биохимическим показателям в условиях Кировской области. *Аграрная наука Евро-Северо-Востока*. 2018;64(3):34-38). DOI: 10.30766/2072-9081.2018.64.3.34-38
- Simakov E.A. Promising directions of the development of potato breeding and seed production (Perspektivnye napravleniya razvitiya selektsii i semenovodstva kartofelya). In: *Modern trends and prospects of potato breeding and seed production development (Sovremennyye tendentsii i perspektivy razvitiya selektsii i semenovodstva kartofelya). Collection of scientific papers*. Moscow; 2011. p.35-40. [in Russian] (Симаков Е.А. Перспективные направления развития селекции и семеноводства картофеля. В кн.: *Современные тенденции и перспективы развития селекции и семеноводства картофеля. Сборник научных трудов*. Москва; 2011. С.35-40).
- Simakov E.A., Mityushkin A.V., Mityushkin A.V., Zhuravlev A.A. Search the parent forms in potato breeding to increase consumer and culinary quality of tubers. *Modern Science Success*. 2017;2(10):38-43. [in Russian] (Симаков Е.А., Митюшкин А.В., Митюшкин А.В., Журавлев А.А. Подбор родительских форм в селекции картофеля на повышение потребительских и кулинарных качеств клубней. *Успехи современной науки*. 2017;2(10):38-43).
- Simakov E.A., Sklyarova N.P., Yashina I.M. (comp.). Methodological guidelines for potato breeding process technology (Metodicheskiye ukazaniya po tekhnologii selektsionnogo protsessa kartofelya). Moscow: Achievements of Science and Technology of AIC; 2006. [in Russian] (Методические указания по технологии селекционного процесса картофеля / сост. Е.А. Симаков, Н.П. Склярова, И.М. Яшин. Москва: Достижения науки и техники АПК; 2006).
- Torikov V.E., Marukhlenko A.V., Borisova N.P., Pikatov A.A., Kazimirova E.M. Influence of mineral nutrition backgrounds on the quality of potato processing products. *Agrokonsultant = Agricultural Consultant*. 2012;3(2012):17-23. [in Russian] (Ториков В.Е., Марухленко А.В., Борисова Н.П., Пикатов А.А., Казимирова Е.М. Влияние фонов минерального питания на качество продуктов переработки картофеля. *Агроконсультант*. 2012;3:17-23). <https://elibrary.ru/item.asp?id=25136764>
- Yuan J., Bizimungu B., Leblanc D., Laque M. Effects of field selection parameters and specific gravity on culinary evaluation traits in a potato breeding programme. *Potato Research*. 2019;62(4):361-377. DOI: 10.1007/s11540-019-9416-5

Прозрачность финансовой деятельности / The transparency of financial activities

Авторы не имеют финансовой заинтересованности в представленных материалах или методах.

The authors declare the absence of any financial interest in the materials or methods presented.

Для цитирования / How to cite this article

Синцова Н.Ф., Лыскова И.В., Кратюк Е.И., Архипов В.М. Оценка гибридов картофеля по признаку потемнения мякоти клубней и других хозяйственно ценных признаков в условиях Кировской области. Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 2021;182(3):54-62. DOI: 10.30901/2227-8834-2021-3-54-62

Sintsova N.F., Lyskova I.V., Kratyuk E.I., Arkhipov V.M. Evaluation of potato hybrids according to tuber flesh darkening and other useful agronomic characters under the conditions of Kirov Province. Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding. 2021;182(3):54-62. DOI: 10.30901/2227-8834-2021-3-54-62

Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы / The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work

Дополнительная информация / Additional information

Полные данные этой статьи доступны / Extended data is available for this paper at <https://doi.org/10.30901/2227-8834-2021-3-54-62>

Мнение журнала нейтрально к изложенным материалам, авторам и их месту работы / The journal's opinion is neutral to the presented materials, the authors, and their employer

Авторы одобрили рукопись / The authors approved the manuscript

Конфликт интересов отсутствует / No conflict of interest

ORCID

Sintsova N.F. <http://orcid.org/0000-0001-5135-9978>

Lyskova I.V. <http://orcid.org/0000-0002-1079-3513>

Kratyuk E.I. <http://orcid.org/0000-0002-4795-4683>

Arkhipov V.M. <https://orcid.org/0000-0002-3098-5088>

Анализ взаимодействия «генотип × среда» и оценка адаптивного потенциала ячменя в условиях Северного Зауралья

DOI: 10.30901/2227-8834-2021-3-63-73

УДК 633.16:631.527

Поступление/Received: 27.04.2021

Принято/Accepted: 02.09.2021



Analysis of the genotype × environment interactions and assessment of the adaptability potential in barley under the conditions of the Northern Trans-Urals

Н. В. ТЕТЯНИКОВ^{1*}, Н. А. БОМЕ²N. V. TETYANNIKOV^{1*}, N. A. BOME²

¹ Федеральный научный селекционно-технологический центр садоводства и питомниководства, 115598 Россия, г. Москва, ул. Загорьевская, 4
* [✉ tetyannikovnv@ya.ru](mailto:tetyannikovnv@ya.ru)

¹ Federal Horticultural Research Center for Breeding, Agrotechnology and Nursery, 4 Zagoryevskaya St., Moscow 115598, Russia
* [✉ tetyannikovnv@ya.ru](mailto:tetyannikovnv@ya.ru)

² Тюменский государственный университет, 625003 Россия, г. Тюмень, ул. Володарского, 6
[✉ bomena@mail.ru](mailto:bomena@mail.ru)

² University of Tyumen, 6 Volodarskogo St., Tyumen 625003, Russia
[✉ bomena@mail.ru](mailto:bomena@mail.ru)

Актуальность. Урожайность является сложным, комплексным признаком. Эффективность реализации высокой и стабильной урожайности определяется генотипом, влиянием окружающей среды и взаимодействием данных факторов. Комплексная оценка по показателям адаптации, пластичности и стабильности сортов позволяет выделить среди изучаемого сортимента наиболее перспективные, потенциально высокоурожайные и экологически пластичные формы растений, адаптированные к широкому диапазону условий окружающей среды.

Материалы и методы. Оценка 146 образцов двурядного (subsp. *distichon* L.) и многорядного (subsp. *vulgare*) ячменя (*Hordeum vulgare* L.) проведена в 2015–2017 гг. по показателям адаптивности, пластичности, стабильности и гомеостатичности урожайности ячменя. Статистическая обработка экспериментальных данных выполнена методами двухфакторного дисперсионного и корреляционного анализа.

Результаты и заключение. Установлено, что формирование урожайности ячменя практически в равной степени определяется генотипическими особенностями (34,3%), условиями окружающей среды (31,9%), а также взаимодействием факторов «генотип × среда» (33,7%), что указывает на относительно хорошую адаптивную способность ячменя к климатическим изменениям в условиях Северного Зауралья. Урожайность ячменя в большей степени сопряжена с массой зерна с растения ($r = 0,72$), количеством продуктивных стеблей на единицу площади ($r = 0,63$), в меньшей – с полевой всхожестью семян ($r = 0,39$) и массой 1000 зерен ($r = 0,37$). Выявлены сильные корреляции урожайности с коэффициентом адаптивности ($r = 0,94$), индексом экологической пластичности ($r = 1,00$), компенсаторной способностью ($r = 0,96$). Комплексом адаптивных и продуктивных свойств характеризовались образцы 'Abyssinian 14' (к-23504, var. *pallidum*) и 'Харьковский 70' (к-23683, var. *nutans*).

Ключевые слова: урожайность, стабильность, пластичность, гомеостатичность.

Background. Crop yield is a compound and complex character in breeding programs. A stable high yield is determined by the genotype, environmental impacts, and their interaction. A comprehensive assessment of cultivars based on their adaptability, plasticity and stability makes it possible to select among the studied assortment the most promising, potentially high-yielding and environmentally flexible plant forms adaptable to a wide range of environmental conditions.

Materials and methods. Evaluation of 146 accessions representing two-row (subsp. *distichon* L.) and six-row (subsp. *vulgare*) barleys (*Hordeum vulgare* L.) was performed in 2015–2017 to measure the adaptability, stability, plasticity and homeostasis of barley yield. Experimental data were statistically processed using the methods of the two-way ANOVA and correlation analysis.

Results and conclusion. It was established that barley yield formation was almost equally determined by the genotype (34.3%), environmental conditions (31.9%), and genotype × environment interactions (33.7%), showing that the tested barleys were relatively well adaptable to climate changes in the Northern Trans-Urals. Barley yield was more closely associated with grain weight per plant ($r = 0.72$) and the number of productive stems per area unit ($r = 0.63$), and to a lesser extent with seed germination rate in the field ($r = 0.39$) and 1000 grain weight ($r = 0.37$). Strong correlations were observed for the yield with the adaptability coefficient ($r = 0.94$), environmental plasticity index ($r = 1.00$), and compensatory capacity ($r = 0.96$). Cvs. 'Abyssinian 14' (k-23504, var. *pallidum*) and 'Kharkovsky 70' (k-23683, var. *nutans*) exhibited a set of adaptive and productive properties.

Key words: yield, stability, plasticity, homeostasis.

Введение

Стрессовое воздействие климатических факторов оказывает существенное влияние на рост и развитие растений, вызывая снижение урожайности сельскохозяйственных культур (Kendal, 2021). Агроэкологические зоны Тюменской области (таежная, подтаежная, северная лесостепь, южная лесостепь) отличаются резко континентальным климатом и контрастностью погодно-климатических условий, существенно варьируя по сумме активных температур и сумме осадков вегетационных периодов от таежной к южной лесостепной зоне (Ivanenko, Kulyasova, 2008).

Одними из лимитирующих факторов, определяющих урожайность сельскохозяйственных культур, являются недостаточная или избыточная тепло- и влагообеспеченность, проявляющиеся в отдельные годы (Yakubushina, 2018). Значительный размах между максимальной и минимальной урожайностью связывают с внедрением в производство новых сортов интенсивного типа, а также с недостаточной адаптивностью растений к жестким условиям окружающей среды, что в свою очередь отражается в общей вариабельности урожайности зерновых культур в Северном Зауралье (Sapega, Tursumbekova, 2018).

Ячмень (*Hordeum vulgare* L.) остается важной и значимой культурой во всем мире, применяемой в разных отраслях производства (Miralles et al., 2021). В Северном Зауралье он традиционно является основной фуражной культурой (Loginov et al., 2014). Основной упор при создании и внедрении в производство новых сортов делается на высокую и стабильную урожайность в сочетании с хорошими технологическими качествами зерна (Yakubushina, 2020).

Урожайность представляет собой сложный, комплексный признак, определяющийся генотипом, окружающей средой и эффектами их взаимодействия (Vaezi et al., 2019). Причинно-следственные связи в системе «генотип × среда» рассматриваются как важные для понимания и организации эффективной селекционной работы (Komaroff, 2012).

Для характеристики взаимодействия и интерпретации результатов полевых испытаний используются различные статистические методы оценки адаптации, пластичности и стабильности сортов, что является удобным инструментом для выделения перспективных, потенциально высокоурожайных и экологически пластичных форм растений в контрастных климатических условиях окружающей среды конкретного региона (Gudzenko, 2019).

Как правило, нестабильные и невысокие значения урожая происходят из-за совместного воздействия ряда стрессовых факторов, при которых эффект взаимодействия «генотип × среда» достаточно высок (Zenkina, Aseeva, 2019). Данное взаимодействие определяет фенотипическую изменчивость хозяйственно ценных признаков, а также способность реализовывать высокую и стабильную урожайность сельскохозяйственных культур (Kang, 2004). В связи с чем эффективное повышение стабильности урожая и его структуры должно достигаться за счет использования селекционного материала, адаптированного к широкому диапазону условий окружающей среды.

Целью исследования являлась оценка адаптивного потенциала ячменя на основе показателей адаптивности, стабильности, пластичности и их взаимосвязи с урожайностью в контрастных условиях окружающей среды.

Материал и методы исследования

Исследования проводились в 2015–2017 гг. в подтаежной зоне Нижнетавдинского района Тюменской области. Почва экспериментального участка окультуренная, дерново-подзолистая, супесчаная. Кислотность в солевой вытяжке почвы составила 6,6 (близкая к нейтральной). Объектом исследования служили 146 образцов двурядного (subsp. *distichon* L.) и многорядного (subsp. *vulgare*) ячменя различного эколого-географического происхождения. В качестве стандарта использовался рекомендованный к возделыванию по Западно-Сибирскому региону сорт 'Ача' (var. *nutans*). Полевые испытания проведены в соответствии с методикой полевого опыта (Dospikhov, 2014) и методическими указаниями по изучению и сохранению мировой коллекции ячменя и овса (Loskutov et al., 2012). Площадь учетных делянок – 1 м², междурядье – 15 см, глубина заделки семян – 5–6 см, норма высева – 500 шт./м².

Для оценки влияния изучаемых факторов на результирующий признак и выявления наиболее значимых среди них использовали статистический метод дисперсионного анализа. Обработка зависимости показателей выполнена методом корреляционного анализа (Dospikhov, 2014).

Коэффициент адаптивности (КА) рассчитан по методике Л. А. Животкова (Zhivotkov et al., 1994), индекс стабильности (ИС) – по Р. А. Удачину, А. П. Головченко (Udachin, Golovchenko, 1990). Оценку семенной продуктивности по показателю уровня стабильности сорта (ПУСС) проводили согласно Э. Д. Неттевичу и др. в изложении Ю. В. Горбуновой, Е. В. Власовой (Gorbunova, Vlasova, 2019). Показатель гомеостатичности (Hom) вычисляли по В. В. Хангильдину (Hangildin, Viryukov, 1984), индекс экологической пластичности (ИЭП) – по А. А. Грязнову (Gryaznov, 1996). Коэффициент индекса условий среды (Ij), пластичности (b_j) и стабильности (S²_j) определяли в соответствии с методикой S. A. Eberhart, W. A. Russell в изложении В. З. Пакудина и Л. М. Лопатиной (Pakudin, Lopatina, 1984). Стрессоустойчивость и компенсаторную способность вычисляли согласно методике А. А. Rossielle, J. Hemblin в изложении А. А. Гончаренко (Goncharenko, 2005).

Статистический анализ выполнен с использованием программного обеспечения Statistica 7.0. Достоверность различий определена по t-критерию Стьюдента.

Результаты и обсуждение

Многолетнее полевое испытание позволяет более объективно оценить реакцию растений на климатические изменения окружающей среды. В наших исследованиях (2015–2017 гг.) рост и развитие ячменя проходили в контрастные по тепло- и влагообеспеченности вегетационные периоды (табл. 1).

Условия увлажнения носили неоднозначный характер, о чем свидетельствуют значения гидротермического коэффициента (ГТК). Вегетационные периоды 2015 и 2017 г. были влажные (ГТК = 1,5 и 1,6 соответственно), условия 2016 г. – засушливые (ГТК = 0,7). Индекс условий среды (I_j) позволяет сравнить условия возделывания исследуемых культур в конкретный год с усредненным результатом за весь период испытания (Yusova, 2018). При расчете было установлено, что вегетационный период 2016 г., несмотря на дефицит влаги в период прорастания семян и созревания зерна, был благоприятным

Таблица 1. Погодные условия в годы исследования
(2015–2017 гг., Тюмень)**Table 1. Weather conditions in the years of research**
(2015–2017, Tyumen)

Месяц	Среднесуточная температура воздуха, °С				Сумма осадков, мм			
	год			средняя многолетняя	год			средняя многолетняя
	2015	2016	2017		2015	2016	2017	
Май	13,4	12,2	10,2	11,3	49,3	5,8	65,2	45,0
Июнь	20,0	17,2	16,9	17,1	85,8	57,7	107,0	55,0
Июль	16,4	19,8	17,7	18,8	81,1	72,5	64,4	89,0
Август	13,1	21,2	17,0	15,8	65,6	13,8	45,0	60,0
ГТК	1,5	0,7	1,6		281,8	149,8	281,2	

($I_1 - 5,24$) за счет достаточного увлажнения в июне – июле, способствовавшего увеличению относительной скорости формирования биомассы. Оптимальные значения наблюдались в 2017 г. (3,89). Отрицательные значения индекса условий в 2015 г. (-9,13) свидетельствуют о неблагоприятно складывавшихся условиях вегетационного периода.

Оценку значимости и доли вклада генотипических и средообразующих факторов, а также генотип-средового взаимодействия в формирование хозяйственно ценных признаков ячменя определяли с помощью двухфакторного дисперсионного анализа. В наших расчетах фактор «генотип» обозначает генетические особенности

каждого из изученных коллекционных образцов ячменя. Фактор «окружающая среда» отражает метеорологические особенности (среднесуточная температура воздуха, количество выпавших осадков) исследуемых вегетационных периодов.

Контрастный климатический фон в годы исследования позволил установить статистически значимый вклад факторов внешней среды в общее фенотипическое варьирование ряда хозяйственно ценных признаков ячменя при 5-процентном уровне значимости ($P < 0,05$). Так, наибольший вклад условия года вносят в формирование изменчивости высоты и массы зерна с растения – 51,6 и 41,6% соответственно (табл. 2).

Таблица 2. Вклад факторов и их взаимодействия в формирование хозяйственно ценных признаков ячменя
(2015-2017 гг., Тюмень)**Table 2. Contribution of the factors and their interaction to the formation of useful agronomic traits in barley**
(2015–2017, Tyumen)

Источник варьирования	df	mS	F _{факт.}	Доля вклада фактора, %
Результаты дисперсионного анализа полевой всхожести семян				
Фактор А (генотип)	145	831,08	897,79*	33,1
Фактор В (окружающая среда)	2	45712,40	49381,41*	25,1
Взаимодействие А × В	290	523,57	565,60*	41,6
Неучтенный фактор	876	0,92	–	0,2
Результаты дисперсионного анализа высоты растений				
А (генотип)	145	669,45	1634,05*	29,5
В (окружающая среда)	2	24936,40	207319,77*	51,6
А × В	290	212,49	518,68*	18,7
Неучтенный фактор	876	0,41	–	0,2

Таблица 2. Окончание
Table 2. The end

Источник варьирования	df	mS	F _{факт.}	Доля вклада фактора, %
Результаты дисперсионного анализа массы зерна с растения				
A (генотип)	145	0,81	1185,33*	25,0
B (окружающая среда)	2	97,53	142977,54*	41,6
A × B	290	0,53	789,09*	33,3
Неучтенный фактор	876	0,00	–	0,1
Результаты дисперсионного анализа массы 1000 зерен				
A (генотип)	145	212,64	426,34*	68,1
B (окружающая среда)	2	752,79	1509,36*	3,3
A × B	290	43,12	84,46*	27,6
Неучтенный фактор	876	0,49	–	1,0
Результаты дисперсионного анализа урожайности				
A (генотип)	145	39638,6	8197,95*	34,3
B (окружающая среда)	2	2678313,1	553920,75*	31,9
A × B	290	19428,1	4018,07*	33,7
Неучтенный фактор	876	4,8	–	0,1

Примечание: df – степень свободы; mS – средний квадрат; * P < 0,05
Note: df. – degrees of freedom, mS – mean squares, * P < 0.05

Изменчивость массы 1000 зерен в большей степени была обусловлена генотипическими особенностями (68,1%), превалирующими над влиянием среды и генотип-средовым взаимодействием. В формировании полевой всхожести семян наибольший эффект отмечен от влияния факторов «генотип × среда» (41,6%). Влияние климатических условий и генотипических особенностей ячменя, а также их совместного взаимодействия отражается в фенотипическом проявлении хозяйственно ценных признаков. Наличие достоверных эффектов генотип-средового взаимодействия подтверждается статистически достоверной значимостью данных факторов ($F_{\text{факт.}} > F_{\text{теор.}}$).

Неустойчивость гидротермического режима в период активного роста и развития растений может являться ключевым звеном, вносящим существенный вклад фактора среды в общую дисперсию урожайности (Dogan et al., 2016). В конкретной популяции варьирование урожайности также может быть вызвано фенологическими различиями генотипов и их реакцией на стрессовые условия (Van Oosterom et al., 1993). В рамках взаимодей-

ствия адаптация растений к стрессовым условиям может иметь ключевое значение для повышения стабильности и урожайности ячменя (Ceccarelli et al., 1994). В нашем исследовании доля влияния факторов на формирование урожайности практически в равной степени определялась генотипическими особенностями (34,3%), условиями внешней среды (31,9%), а также взаимодействием данных факторов (33,7%), что указывает на относительно хорошие адаптивные свойства ячменя к меняющимся факторам среды.

Корреляционный анализ позволяет установить степень сопряженности урожайности с основными показателями на фоне действия лимитирующих факторов, предоставляя возможность определения диагностических признаков оценки и отбора генотипов на ранних этапах селекционной работы (Volkova, 2016). Поскольку улучшение сортов по комплексу признаков является трудоемким процессом, понимание силы связи между конкретными признаками может помочь селекционеру в определении направления дальнейшей работы (Karahana, Akgun, 2019).

В ходе полевых исследований нами проводилась комплексная оценка по ряду хозяйственно ценных признаков. На основании корреляционного анализа установлено, что урожайность ячменя в большей степени была сопряжена с массой зерна с растения ($r = 0,72$), числом продуктивных стеблей на единицу площади ($r = 0,63$), в меньшей – с полевой всхожестью семян ($r = 0,39$) и массой 1000 зерен ($r = 0,37$) (рисунок).

Статистически значимая корреляция урожайности была менее выражена: с содержанием хлорофилла в листьях по показателям оптического счетчика SPAD 502, Minolta Co. Ltd., Tokyo, Japan ($r = 0,30$), высотой растений ($r = 0,28$), длиной колоса ($r = 0,19$). Взаимосвязь урожайности с устойчивостью растений к полеганию не установлена ($r = -0,06$).

Наряду с дисперсионным анализом, учитывающим взаимодействие «генотип × среда», разработаны методы оценки селекционного материала по свойствам адаптивности, пластичности и стабильности к изменяющимся внешним условиям среды, дополняющие информацию об общей приспособленности изучаемой культуры в конкретном регионе, а также позволяющие выделить лучшие генотипы по исследуемым параметрам.

Методика S. A. Eberhart, W. A. Russell (1966) является общепринятой для определения экологической стабиль-

ности и пластичности сорта. Сущность данного метода заключается в расчете коэффициента линейной регрессии (b_1) и дисперсии отклонений от линии регрессии (S^2_d) для каждого сорта. Зависимость роста пластичности сорта зачастую способствует снижению его стабильности. (Pakudin, Lopatina, 1984). В связи с этим для селекционной практики более ценными являются генотипы с высокой пластичностью ($b_1 > 1$) и низким индексом стабильности (S^2_d). В нашем опыте исследуемый материал обладал широким пределом изменчивости коэффициента регрессии – от $-0,95$ до $2,90$. Образцы с пластичностью ниже 1 ($b_1 < 1$) относятся к экстенсивному типу сортов с низкой отзывчивостью на улучшение условий выращивания. Высокой отзывчивостью ($b_1 > 1$) на улучшение условий характеризовался 71 образец, что характерно для сортов интенсивного типа. Наибольшее значение отмечено у многорядного образца 'Mansholts Fletument D' (к-24799, Нидерланды, var. *pallidum*) – 2,90, и двурядного 'Днепровский 427' (к-24741, Украина, var. *nutans*) – 2,72. Однако они имели высокие показатели стабильности ($S^2_d = 344,11$ и $504,26$ соответственно) и коэффициента вариации ($CV = 78,10\%$ и $89,61\%$), что говорит о значительной изменчивости их продуктивности при высокой отзывчивости на условия возделывания. Среди высокоурожайных образцов наибольшая пластичность, при

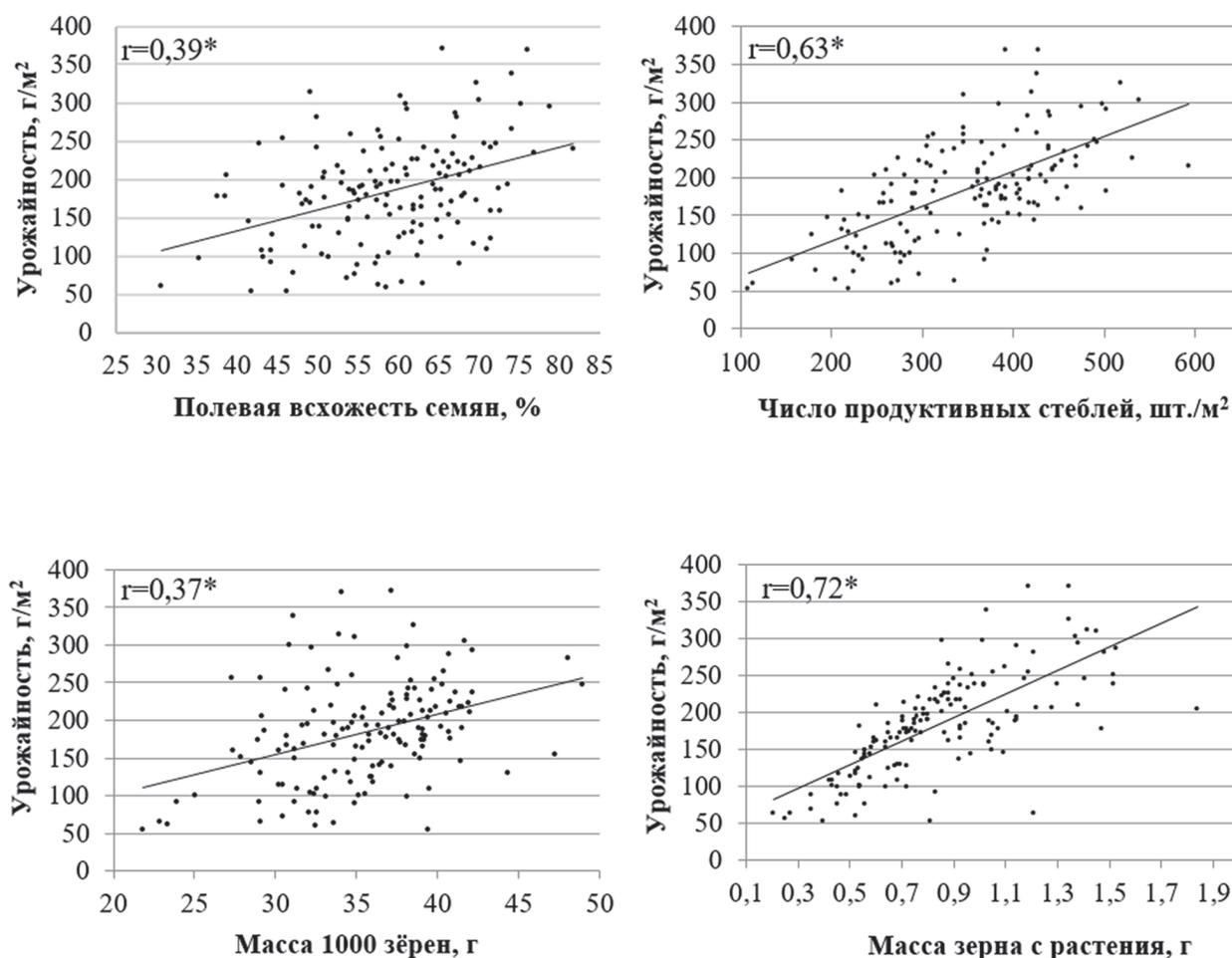


Рисунок. Корреляция урожайности с биологическими признаками ячменя

* – достоверно при 0,05 уровне значимости

Figure. Correlations of barley yield with biological characters

* – significant at the 0.05 level

относительно низкой фенотипической стабильности ($S^2_d = 3,9-45,2$), отмечена у 'Dz02-163' (к-22942, Эфиопия, var. *pallidum*) – 2,76; 'Abyssinian 14' (к-23504, Нидерланды, var. *pallidum*) – 2,18; Местный (26620, Эфиопия, var. *steudelii*) – 1,63, при среднем значении стандарта 'Ача': $b_1 = 1,31$ и $S^2_d = 74,9$.

Расчет коэффициента адаптивности позволяет оценить продуктивный и адаптивный потенциал сортов по изменчивости их урожайности относительно общей видовой адаптивной реакции растений на факторы внешней среды в различные вегетационные периоды (Zhivotkov et al., 1994). К потенциально высокопродуктивным генотипам нами было отнесено 73 образца с высоким коэффициентом адаптивности (КА = 1,01–1,99); у стандарта данное значение составило 1,50. Среди двурядного ячменя наибольшие значения наблюдались у образцов: 'L-2048/63/2 Lageiewnik' (к-22176, Польша) – 1,83; 'Galina' (к-22728, Германия) – 1,79; 'Wirkungerf' (к-25737, Германия) – 1,68; 'Харьковский 70' (к-23683, Украина) – 1,64; 'Cosmos' (к-21967, Франция), 'Haager Isdania' (к-25746, Германия) – 1,57; 'M-702/70' (к-22199, Чехословакия) – 1,52, относящихся к разновидности *nutans*, а также у образца Местный – 1,52. Высокие значения коэффициента адаптивности многорядного ячменя отмечены у образцов Ботаническая форма (к-24820, Германия, var. *harlani*) – 1,99; 'Abyssinian 14' – 1,98; 'С.І. 11071' (к-30711, Перу, var. *parallelum*) – 1,84; 'Arni 7' (к-25783, Германия, var. *pallidum*) – 1,75; 'Knezsza 65' (к-22809, Венгрия, var. *pallidum*) – 1,62; 'С.І. 10995' (к-30630, Перу, var. *sinicum*) – 1,53.

Гомеостатичность является важным свойством саморегуляции живого организма с внешней средой (Hapigildin, 1986). Проявление гомеостаза позволяет стабилизировать и поддерживать нормальные реакции развития растительного организма и противостоять стрессовым воздействиям (Volkova, Shchennikova, 2020). В связи с этим селекционную ценность приобретают сорта с высокими значениями гомеостатичности. Как правило, в благоприятных условиях для таких генотипов свойственно формирование потенциально высокой урожайности, в то время как воздействие неблагоприятных факторов приводит к незначительному снижению продуктивности. Показатель гомеостатичности (Ном) стандарта составил 5,91%, среди изученных образцов высокие показатели были отмечены у трех образцов: 'С.І. DO-1637' (к-25279, США, var. *nutans*) – 170,2%, 'Нур' (к-30820, Россия, var. *nutans*) – 167,2%, 'Gitte' (к-25170, Германия, var. *nutans*) – 112,8%, при этом урожайность данных образцов (99,8–190,2 г/м²) была ниже стандарта (268,8 г/м²) как в среднем, так и отдельно по годам. Среди высокоурожайных образцов наибольшее значение Ном имел образец 'Galina' – 36,3%.

Наряду с показателем гомеостатичности, используются и другие методы оценки гомеостаза. Индекс стабильности (ИС) характеризует сорта по способности приспособляться к определенным условиям и формировать стабильную по годам урожайность, тем самым отражая гомеостаз (Volkova, Gireva, 2017). Изучаемый коллекционный материал характеризовался высокой вариабельностью индекса стабильности – от 0,67 до 26,21. Значение стандартного сорта 'Ача' составило 5,97. На уровне стандарта и более высокие индексы стабильности (ИС = 5,98–26,21) отмечены у 28 образцов, из которых 15 отнесены к подвиду двурядного ячменя, 13 – к многорядному. Стоит отметить, что среди выделенных образцов с высокой стабильностью превышающая стандарт

урожайность отмечена только у семи образцов: 'Galina', 'С.І. 11071', 'Abyssinian 14', Ботаническая форма, Местный, 'Knezsza 65', 'Харьковский 70'. У остальных образцов урожайность была ниже или на уровне стандарта. Наибольшие индексы были отмечены у четырех образцов: 'Нур' – 26,21; 'Gitte' – 24,49; 'Galina' – 23,74; 'С.І. 11071' – 21,24, что характеризует их как более стабильные и приспособленные к данным условиям.

Особенностью показателя ПУСС является зависимость его величины от среднего значения урожайности и ее стандартного отклонения, что позволяет провести сравнительную оценку испытываемого сорта со стандартом, вне зависимости от количества и набора изучаемого материала в конкретных условиях (Gorbunova, Vlasova, 2019). Отмечается, что комплексность, учитывающая уровень и стабильность урожайности, позволяет использовать данный показатель в качестве оценки гомеостатичности (Levakova, Eroshenko, 2017). Дифференцирование изучаемого материала позволило отнести к группе с наиболее высокими значениями ПУСС (более 100%) 21 образец, при максимуме 424,9% у двурядного образца 'Galina' и 391,7% у образца 'С.І. 11071', относящегося к подвиду многорядного ячменя.

При оценке испытываемых сортов в различных условиях среды применение индекса экологической пластичности (ИЭП) дает возможность наблюдать за способностью сортов формировать высокую и стабильную урожайность (Nikolaev et al., 2018). Чем выше данный показатель, тем более ценен сорт. Варьирование индекса отмечено в широком диапазоне (ИЭП = 0,30–2,02). Наиболее пластичными генотипами с высоким индексом (более 1,50) были семь двурядных образцов: 'L-2048/63/2 Lageiewnik' – 1,78; 'Харьковский 70' – 1,69; 'Днепровский 427' – 1,63; 'Cosmos 34' – 1,59; 'Galina' – 1,56; Местный – 1,54; 'M-702/70' – 1,53, а также семь многорядных: 'Abyssinian 14' – 2,02; Ботаническая форма – 2,02; 'Mansholts Fletument D' – 1,85; 'Montcalm T30-10' (к-24662, США, var. *rikotense*) – 1,71; 'Knezsza 65' – 1,66; 'Dz02-163' – 1,63; 'С.І. 11071' – 1,61.

Еще одним подходом дополнительной оценки адаптивности сортов к стрессовым условиям возделывания могут являться показатели стрессоустойчивости и компенсаторной способности (Nikolaev et al., 2018). Уровень устойчивости к стрессу ($Y_{min} - Y_{max}$) определяется разностью между максимальной и минимальной урожайностью сорта (Goncharenko, 2005). О высоких свойствах стрессоустойчивости свидетельствует наименьшее значение величины данного признака. Условное распределение образцов на группы показало, что высокая стрессоустойчивость (от –17,5 до –97,5) наблюдалась у группы, состоящей из 30 образцов двурядного и многорядного ячменя, при средней урожайности 54,6–296,0 г/м². Самая высокая устойчивость к стрессу отмечена у образца из США 'Comfort f8' (к-24678, США, var. *breviaristatum*), урожайность которого в среднем по годам составила 101,4 г/м². Сочетанием высокой стрессоустойчивости и урожайности характеризовались 'С.І. 11071' и 'Galina'.

Показатель компенсаторной способности ($Y_{min} + Y_{max}$)/2 служит дополнением оценки стрессоустойчивости и позволяет судить о генетической гибкости сорта и его степени соответствия факторам среды (Nikolaev et al., 2019). Высокой компенсаторной способностью отличались многорядные образцы 'Abyssinian 14', Ботаническая форма, 'Mansholts Fletument D', 'Knezsza 65', 'Cosmos 32'. Среди образцов двурядного ячменя выделились 'L-2048/63/2 Lageiewnik' и 'Днепровский 427'.

Большое количество методик в оценке адаптивности, устойчивости, пластичности и стабильности сортов дают возможность объективного целенаправленного отбора перспективного селекционного материала, в связи с чем важно понимание наиболее информативных показателей, сопряженных с изучаемым признаком.

На основе проведенного корреляционного анализа установлена зависимость формирования продуктивности ячменя от влияния экологических факторов внешней среды. Наибольшая достоверная сопряженность урожайности наблюдается с коэффициентом адаптивности ($r = 0,94$), индексом экологической пластичности ($r = 1,00$), компенсаторной способностью ($r = 0,96$). Также значимая связь урожайности отмечена со стрессоустойчивостью ($r = -0,67$), показателем уровня и стабильности сорта ($r = 0,58$), коэффициентом пластичности ($r = 0,53$) и стабильности ($r = 0,45$), что выделяет эти показатели как наиболее информативные при оценке адаптивных и продуктивных свойств ячменя в условиях Тюменской области. Другие высокозначимые корреляции (при $P < 0,05\%$) отмечены между показателями CV и ИС, b_i , $Y_{\min} - Y_{\max}$; КА и ПУСС, ИЭП, КС; ИС и ПУСС; ПУСС и ИЭП, КС; ИЭП и $Y_{\min} - Y_{\max}$; КС; b_i и $Y_{\min} - Y_{\max}$; S^2_d и $Y_{\min} - Y_{\max}$; КС; $Y_{\min} - Y_{\max}$ и КС (табл. 3).

Неблагоприятные условия возделывания ограничивают потенциал урожайности растений и получаемого урожая. Обширный и разносторонний изучаемый

сортимент позволяет более объективно оценить продуктивный и адаптивный потенциал культуры в испытываемых условиях и выделить перспективный селекционный материал для создания новых сортов.

Как отмечалось ранее, создание новых сортов происходит с упором на высокую и стабильную урожайность, однако такой односторонний селекционный подход не в силах реализовать продуктивность растений в полной мере. В связи с этим в работах многих селекционеров акцентируется важность повышения адаптивности растений к контрастным погодным условиям конкретного региона возделывания для создания экологически устойчивых и высокопродуктивных сортов (Goncharenko, 2016; Surin et al., 2017).

Среди изученного материала особый интерес представляют образцы с потенциально высокой урожайностью. В качестве контроля использовали стандартный сорт 'Ача' со средней урожайностью 268,8 г/м². По усредненным данным (2015–2017 гг.), урожайность большей части исследуемых образцов (91,1%) была ниже стандарта. Относительно высокой урожайностью характеризовались 13 образцов, среди которых шесть относятся к подвиду многорядного ячменя, семь – к подвиду двурядного; превышение над стандартом составило 4,8–21,6% и 11,3–38,1%, соответственно. О широкой изменчивости признака свидетельствует коэффициент вариации (CV), который у выделенных генотипов варьировал от 12,10 до 89,61% (табл. 4).

Таблица 3. Коэффициенты парных корреляций между урожайностью и показателями адаптивности, пластичности и стабильности

Table 3. Pairwise correlation coefficients between the yield and the indicators of adaptability, plasticity and stability

Показатели	КА	ИС	ПУСС	Ном	ИЭП	b_i	S^2_d	$Y_{\min} - Y_{\max}$	КС	УР
CV	-0,32*	-0,68*	-0,55*	-0,23*	-0,06	0,62*	0,38*	-0,65*	-0,10	-0,06
КА		0,54*	0,70*	0,06	0,94*	0,23*	0,38*	-0,43*	0,95*	0,94*
ИС			0,94*	0,45*	0,38*	-0,27*	-0,11	0,26*	0,39*	0,38*
ПУСС				0,37*	0,58*	-0,10	0,02	0,06	0,58*	0,58*
Ном					0,02	-0,10	-0,11	0,17*	0,03	0,02
ИЭП						0,53*	0,45*	-0,67*	0,96*	1,00*
b_i							0,34*	-0,87*	0,42*	0,53*
S^2_d								-0,66*	0,58*	0,45*
$Y_{\min} - Y_{\max}$									-0,62*	-0,67*
КС										0,96*

Примечание: * $P < 0,05$; УР – урожайность; CV – коэффициент вариации (Dospikhov, 2014); КА – коэффициент адаптивности (Zhivotkov et al., 1994); ИС – индекс стабильности (Udachin, Golovchenko, 1990); ПУСС – показатель уровня и стабильности урожайности сорта (Gorbunova, Vlasova, 2019); Ном – гомеостатичность (Hangildin, 1986); ИЭП – индекс экологической пластичности (Gruazlov, 1996); b_i – коэффициент пластичности, S^2_d – стабильность (Pakudin, Lopatina, 1984); $Y_{\min} - Y_{\max}$ – стрессоустойчивость, КС – компенсаторная способность (Goncharenko, 2005)

Notice: * $P < 0,05$; УР – grain yield; CV – coefficient of variation; КА – coefficient of adaptability; ИС – stability index; ПУСС – index of the yield level and stability of a cultivar; Ном – homeostasis; ИЭП – environmental plasticity index; b_i – coefficient of plasticity; S^2_d – stability; $Y_{\min} - Y_{\max}$ – stress tolerance; КС – compensatory ability (Goncharenko, 2005)

Таблица 4. Показатели адаптивности, пластичности и стабильности высокоурожайных образцов ячменя (2015–2017 гг., Тюмень)
 Table 4. Adaptability, plasticity and stability indicators in high-yielding barley accessions (2015–2017, Tyumen)

№ по каталогу ВИР	Образец, разновидность	Урожайность, г/м ²		CV, %	% к стандарту	КА, %	b _i	S ² _d	ИС	ПУСС	Ном	ИЭП	Y _{min} -Y _{max}	КС
		min	max											
<i>Hordeum vulgare</i> L. subsp. <i>vulgare</i> – многоурядный														
23504	Abyssinian 14, <i>pallidum</i>	167,9	504,1	48,16	38,1	1,98	2,18	42,5	7,71	178,4	2,29	2,02	-336,2	336,00
24820	Ботаническая форма, <i>harlani</i>	171,2	587,1	56,24	37,9	1,99	2,04	343,7	6,59	152,2	1,58	2,02	-415,9	379,15
24799	Mansholts Fletument D, <i>pallidum</i>	61,4	589,3	78,10	26,2	1,62	2,90	344,1	4,34	91,8	0,82	1,85	-527,9	325,35
22809	Kneza 65, <i>pallidum</i>	161,7	466,4	50,21	13,5	1,69	1,46	200,3	6,07	115,4	1,99	1,66	-304,7	314,05
30711	C. I. 11071, <i>parallelum</i>	254,0	336,5	13,93	10,1	1,84	0,43	10,2	21,24	391,7	25,75	1,61	-82,5	295,25
22942	Dz02-163, <i>pallidum</i>	42,9	451,2	74,61	11,3	1,40	2,76	36,6	4,01	74,8	0,98	1,63	-408,3	247,05
<i>Hordeum vulgare</i> L. subsp. <i>distichon</i> L. – двуурядный														
22176	L-2048/63/2 Lagewink, <i>nutans</i>	180,7	554,6	61,15	21,6	1,83	1,42	544,1	5,34	108,8	1,43	1,78	-373,9	367,65
23683	Харьковский 70, <i>nutans</i>	131,8	444,7	51,88	15,4	1,64	1,89	67,6	5,98	115,6	1,91	1,69	-312,9	288,25
24741	Днепровский 427, <i>nutans</i>	35,1	570,3	89,61	11,1	1,39	2,72	504,3	3,33	62,0	0,62	1,63	-535,2	302,70
25977	Cosmos 34, <i>nutans</i>	92,7	511,1	71,64	9,0	1,79	2,05	351,4	4,09	74,6	0,98	1,59	-418,4	301,90
22728	Galina, <i>nutans</i>	247,9	313,3	12,10	6,9	1,15	0,42	1,6	23,74	425,0	36,28	1,56	-65,4	280,60
26620	Местный, <i>steudelii</i>	135,2	380,9	45,98	5,0	1,52	1,63	3,9	6,14	108,1	3,14	1,54	-195,7	233,05
22199	M-702/70, <i>nutans</i>	137,2	421,1	50,40	4,8	1,52	1,64	63,2	5,59	98,1	3,74	1,53	-283,9	279,15
St	Ача, <i>nutans</i>	154,8	395,6	45,00	-	1,00	1,31	74,9	5,97	100,0	5,91	1,46	-240,8	275,20

Примечание: расшифровка обозначений приведена в таблице 3
 Note: see the note to Table 3 for the list of abbreviations

Заключение

Изучение реакции образцов ячменя на факторы окружающей среды показало, что в формировании урожайности практически равнозначное значение имеют генотип (34,3%), среда (31,9%) и взаимодействие генотипа и среды (33,7%).

Выявлены различия по доли влияния каждого фактора на проявление отдельных признаков, определяющих зерновую продуктивность ячменя. Наибольшее действие фактора «генотип» обнаружено на признак массы 1000 зерен (68,1%), фактора «среда» – на высоту растений (51,6%) и массу зерна с растения (41,6%), взаимодействия факторов «генотип × среда» – на полевую всхожесть семян (41,6%).

Среди изученных хозяйственно ценных признаков тесная зависимость урожайности ячменя отмечена с массой зерна с растения ($r = 0,72$), количеством продуктивных стеблей на единицу площади ($r = 0,63$), полевой всхожестью семян ($r = 0,39$) и массой 1000 зерен ($r = 0,37$).

Анализ десяти показателей адаптивности и стабильности позволил выявить тесную корреляцию между ИЭП и КС ($r = 0,96$), КА и КС ($r = 0,95$), ИС и ПУСС ($r = 0,94$), КА и ИЭП ($r = 0,94$), b_i и $Y_{\min} - Y_{\max}$ ($r = -0,87$). Отмечены сильные корреляции урожайности с коэффициентом адаптивно-

сти ($r = 0,94$), индексом экологической пластичности ($r = 1,00$), компенсаторной способностью ($r = 0,96$), что позволяет рекомендовать эти показатели как наиболее информативные при отборе ценных форм ячменя для селекционных программ в условиях Северного Зауралья. Показатели уровня и стабильности урожайности сорта, стрессоустойчивости, коэффициент пластичности и коэффициент стабильности могут быть использованы для дополнительной информации о связи адаптивных и продуктивных свойств с урожайностью растений.

По результатам комплексной оценки и анализа полученных данных, наблюдаются различия в реализации высокой и стабильной зерновой продуктивности растений ячменя. У большинства генотипов формирование высокой урожайности сопровождается нестабильностью экологической устойчивости и пластичности. Среди выделенных образцов установлена широкая норма реакции на факторы окружающей среды. Наиболее стабильными образцами в условиях Северного Зауралья являются образец двурядного ячменя 'Galina' (к-22728, Германия, var. *nutans*) и многорядного – 'С.І. 11071' (к-30711, Перу, var. *parallelum*), относящиеся к экстенсивному типу. Комплексом адаптивных и продуктивных свойств характеризовались 'Abyssinian 14' (к-23504, var. *pallidum*) и 'Харьковский 70' (к-23683, Украина, var. *nutans*).

Работа выполнена в соответствии с темой НИОКТР «Изучение генетических ресурсов культурных растений и формирование коллекционного фонда для условий Северного Зауралья». Номер государственной регистрации 115050610202.

The work was carried out in accordance with the R&D theme "Study of genetic resources of cultivated plants and the formation of a collection fund for the conditions of the Northern Trans-Urals". State number registration 115050610202.

References / Литература

- Seccarelli S., Erskine W., Hamblin J., Grando S. Genotype by environment interaction and international breeding programmes. *Experimental Agriculture*. 1994;30(2):177-187. DOI: 10.1017/S0014479700024121
- Dogan Y., Kendal E., Oral R. Identifying of relationship between traits and grain yield in spring barley by GGE biplot analysis. *Agriculture and Forestry*. 2016;62(4):239-252. DOI: 10.17707/AgricultForest.62.4.25
- Dospikhov B.A. Methodology of field trial (with fundamentals of statistical processing of research results) (Metodika polevogo opyta [s osnovami statisticheskoy obrabotki rezultatov issledovaniy]). 5th ed. Moscow: Alyans; 2014. [in Russian] (Доспехов Б.А. Методика полевого опыта (с основами статистической обработки результатов исследований). 5-е изд. Москва: Альянс; 2014).
- Eberhart S.A., Russel W.A. Stability parameters for comparing varieties. *Crop Science*. 1966;6(1):36-40. DOI: 10.2135/cropsci1966.0011183X000600010011x
- Goncharenko A.A. Ecological stability of grain crop varieties and tasks of breeding. *Grain Economy of Russia*. 2016;(3):31-37. [in Russian] (Гончаренко А.А. Экологическая устойчивость сортов зерновых культур и задачи селекции. *Зерновое хозяйство России*. 2016;(3):31-37).
- Goncharenko A.A. On adaptivity and ecological resistance of grain crop varieties. *Vestnik of the Russian Academy of Agricultural Sciences*. 2005;(6):49-53. [in Russian] (Гончаренко А.А. Об адаптивности и экологической устойчивости сортов зерновых культур. *Вестник Российской академии сельскохозяйственных наук*. 2005;(6):49-53).
- Gorbunova Yu.V., Vlasova E.V. Applying the cultivar stability level index to assess seed productivity in new common vetch accessions (Primeneniye pokazatelya PUSS dlya otsenki semennoy produktivnosti novykh obraztsov viki posevnoy). In: *Methods and Technologies in Plant Breeding and Crop Production (Metody i tekhnologii v selektsii rasteniy i rasteniyevodstve): Proceedings of the V International Scientific and Practical Conference*. Kirov: FASC of the North-East; 2019. p.213-219. [in Russian] (Горбунова Ю.В., Власова Е.В. Применение показателя ПУСС для оценки семенной продуктивности новых образцов вики посевной. В кн.: *Материалы V Международной научно-практической конференции «Методы и технологии в селекции растений и растениеводстве»*. Киров: ФАНЦ Северо-Востока; 2019. С.213-216).
- Gryaznov A.A. Karabalyk barley (Karabalykский ячмень). Kstanay; 1996. [in Russian] (Грязнов А.А. Карабалыкский ячмень. Кустанай; 1996).
- Gudzenko V.N. Statistical and graphical (GGE biplot) evaluation of the adaptive ability and stability of winter barley breeding lines. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2019;23(1):110-118. [in Russian] (Гудзенко В.Н. Статистическая и графическая (GGE biplot) оценка адаптивной способности и стабильности селекционных линий ячменя озимого. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2019;23(1):110-118). DOI: 10.18699/VJ19.469
- Hangildin V.V. Parameters for evaluating the homeostasis of varieties and breeding lines in the testing of ear crops

- (Parametry otsenki gomeostatichnosti sortov i selekcionnykh liniy v ispytanii kolosovykh kultur). *Nauchno-tekhnicheskii byulleten VSGI = Scientific and Technical Bulletin of the All-Union Breeding and Genetics Institute*. 1986;2(60):36-41. [in Russian] (Хангильдин В.В. Параметры оценки гомеостатичности сортов и селекционных линий в испытании колосовых культур. *Научно-технический бюллетень ВСГИ*. 1986;2(60):36-41).
- Hangildin V.V., Biryukov S.V. The problem of homeostasis in genetic and breeding selection research (Problema gomeostaza v genetiko-selekcionnykh issledovaniyakh). In: L.K. Sechnyak (ed.). *Genetic and cytological aspects of agricultural plant breeding (Genetiko-tsitologicheskiye aspekty seleksii selskokhozyaystvennykh rasteniy)*. Odessa; 1984. p.67-76. [in Russian] (Хангильдин В.В., Бирюков С.В. Проблема гомеостазы в генетико-селекционных исследованиях. В кн.: *Генетико-цитологические аспекты селекции сельскохозяйственных растений* / под ред. Л.К. Сечняка. Одесса; 1984. С.67-76).
- Ivanenko A.S., Kulyasova O.A. Agroclimatic conditions of Tyumen Province (Agroklimaticheskiye usloviya Tyumenskoj oblasti). Tyumen; 2008. [in Russian] (Иваненко А.С., Кулясова О.А. Агроклиматические условия Тюменской области. Тюмень; 2008).
- Kang M.S. Breeding: Genotype-by-environment interaction. In: R.M. Goodman (ed.). *Encyclopedia of Plant and Crop Science*. New York, NY: Marcel-Dekker; 2004. p.218-221.
- Karahan T., Akgun I. Selection of barley (*Hordeum vulgare*) genotypes by GYT (genotype × yield × trait) bipot technique and its comparison with GT (genotype × trait). *Applied Ecology and Environmental Research*. 2019;18(1):1347-1359. DOI: 10.15666/aeer/1801_13471359
- Kendal E. Effects of ecological factors on spring barley genotypes. In: N. Eslem (ed.). *Hordeum vulgare: Production, Cultivation and Uses*. New-York, NY: Nova Science Publishers; 2021. p.87-114.
- Komaroff N.M. Some aspects of the problem the interaction genotype-environment. *Achievements of Science and Technology of AIC*. 2012;(7):39-41. [in Russian] (Комаров Н.М. Некоторые аспекты проблемы взаимодействия «генотип-среда». *Достижения науки и техники АПК*. 2012;(7):39-41).
- Levakova O.V., Eroshenko L.M. Results of study of ecological adaptability and stability of new varieties and lines of spring barley in the conditions of Ryazan area. *Agroindustrial Complex of Upper Volga Region Herald*. 2017;1(37):18-22. [in Russian] (Левакова О.В., Ерошенко Л.М. Результаты изучения экологической адаптивности и стабильности новых сортов и линий ярового ячменя в условиях Рязанской области. *Вестник АПК Верхневолжья*. 2017;1(37):18-22).
- Loginov Yu.P., Surin N.A., Yakubyshina L.I. Stability of the formation of agronomic traits in barley breeding lines in the northern forest-steppe of Tyumen Province (Stabilnost formirovaniya khozyaystvennykh priznakov u selekcionnykh liniy yachmenya v severnoy lesostepi Tyumenskoj oblasti). *Agro-Food Policy in Russia*. 2014;10(34):41-45. [in Russian] (Логинов Ю.П., Сурин Н.А., Якубышина Л.И. Стабильность формирования хозяйственных признаков у селекционных линий ячменя в северной лесостепи Тюменской области. *Агропродовольственная политика России*. 2014;10(34):41-45).
- 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 sokhraneniyu mirovoy kollektsii 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).
- Miralles D.J., Abeledo G.L., Prado S.A., Chenu K., Serrago R.A., Savin R. Barley. In: V.O. Sadras, D.F. Calderini (eds). *Crop Physiology Case Histories for Major Crops*. Cambridge, MA: Academic Press; 2021. p.164-195. DOI: 10.1016/B978-0-12-819194-1.00004-9
- Nikolaev P.N., Aniskov N.I., Yusova O.A., Safonova I.V. Adaptability of spring oat yield in the environments of the Near-Irtysh area in Omsk Province. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2018;179(4):28-38. [in Russian] (Николаев П.Н., Аниськов Н.И., Юсова О.А., Сафонова И.В. Адаптивность урожайности ярового овса в условиях Омского Прииртышья. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2018;179(4):28-38). DOI: 10.30901/2227-8834-2019-28-38
- Nikolaev P.N., Yusova O.A., Vasyukevich S.V., Aniskov N.I., Safonova I.V. Adaptive potential of spring oats varieties by "mass of 1000 grains" in the conditions of Omsk Priirtyshye. *Agrophysica*. 2019;(2):38-44. [in Russian] (Николаев П.Н., Юсова О.А., Васюкевич С.В., Аниськов Н.И., Сафонова И.В. Адаптивный потенциал сортов ярового овса по признаку «масса 1000 зерен» в условиях Омского Прииртышья. *Агрофизика*. 2019;(2):38-44). DOI: 10.25695/AGRP.2019.02.06
- Pakudin V.Z., Lopatina L.M. Rating of crop varieties for ecological plasticity and stability. *Agricultural Biology*. 1984;19(4):109-113. [in Russian] (Пакудин В.З., Лопатина Л.М. Оценка экологической пластичности и стабильности сортов сельскохозяйственных культур. *Сельскохозяйственная биология*. 1984;19(4):109-113).
- Sapega V.A., Tursumbekova G.Sh. Temporary dynamics of change of area sown and productivity of grain crops in the Tyumen Oblast'. *Agrarian Russia*. 2018;(11):13-17. [in Russian] (Сапега В.А. Турсумбекова Г.Ш. Временная динамика изменения площади посева и урожайности зерновых культур в Тюменской области. *Аграрная Россия*. 2018;(11):13-17). DOI: 10.30906/1999-5636-2018-11-13-17
- Surin N.A., Lyakhova N.E., Gerasimov S.A., Lipshin A.G. Adaptive potential of barley of East Siberian breeding. *Achievements of Science and Technology of AIC*. 2017;31(5):28-31. [in Russian] (Сурин Н.А. Ляхова Н.Е., Герасимов С.А., Липшин А.Г. Адаптивный потенциал ячменя Восточно-Сибирской селекции. *Достижения науки и техники АПК*. 2017;31(5):28-31).
- Udachin R.A., Golovchenko A.P. Method for assessing the ecological plasticity of wheat varieties (Metodika otsenki ekologicheskoy plastichnosti sortov pshenitsy). *Seleksiya i semenovodstvo = Plant Breeding and Seed Production*. 1990;(5):2-6. [in Russian] (Удачин Р.А., Головченко А.П. Методика оценки экологической пластичности сортов пшеницы. *Селекция и семеноводство*. 1990;(5):2-6).
- Vaezi B., Pour-Aboughadareh A., Mohammadi R., Mehraban A., Hossein-Pour T., Koohkan. E. et al. Integrating different stability models to investigate genotype × environment interactions and identify stable and high-yielding barley genotypes. *Euphytica*. 2019;215(4):63. DOI: 10.1007/s10681-019-2386-5

- Van Oosterom E.J., Kleijn D., Ceccarelli S., Nachit M.M. Genotype-by-environment interactions of barley in the Mediterranean region. *Crop Science*. 1993;33(4):669-674. DOI: 10.2135/cropsci1993.0011183X003300040004x
- Volkova L.V. Productivity of spring wheat and its relation to elements of yield structure in years differ by meteorological conditions. *Agricultural Science Euro-North-East*. 2016;6(55):9-15. [in Russian] (Волкова Л.В. Урожайность яровой мягкой пшеницы и ее связь с элементами продуктивности в разные по метеорологическим условиям годы. *Аграрная наука Евро-Северо-Востока*. 2016;6(55):9-15).
- Volkova L.V., Gireva V.M. Estimation of spring soft wheat varieties by yield and adaptive properties. *Agricultural Science Euro-North-East*. 2017;4(59):19-23. [in Russian] (Волкова Л.В., Гирева В.М. Оценка сортов яровой мягкой пшеницы по урожайности и адаптивным свойствам. *Аграрная наука Евро-Северо-Востока*. 2017;4(59):19-23).
- Volkova L.V., Shchennikova I.N. Comparative evaluation of methods for calculating adaptive responses of cereals. *Theoretical and Applied Ecology*. 2020;(3):140-146. [in Russian] (Волкова Л.В., Щенникова И.Н. Сравнительная оценка методов расчета адаптивных реакций зерновых культур. *Теоретическая и прикладная экология*. 2020;(3):140-146). DOI: 10.25750/1995-4301-2020-3-140-146
- Yakubyshina L.I., Plasticity and stability of barley breeding lines in the Tyumen region. *IZVESTIA Orenburg State Agrarian University*. 2020;6(86):54-57. [in Russian] (Якубышина Л.И. Пластичность и стабильность селекционных линий ячменя в условиях Тюменской области. *Известия Оренбургского государственного аграрного университета*. 2020;6(86):54-57).
- Yakubyshina L.I., Yield and plasticity of breeding lines for spring barley in the northern forest-steppe of the Tyumen region. *Vestnik of Kursk State Agricultural Academy*. 2018;(8):97-99. [in Russian] (Якубышина Л.И. Урожайность и пластичность селекционных линий ярового ячменя в северной лесостепи Тюменской области. *Вестник Курской государственной сельскохозяйственной академии*. 2018;(8):97-99).
- Yusova O.A. New sources of higher green matter quality for perennial grasses in the southern forest-steppe environments of West Siberia. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2018;179(4):39-49. [in Russian] (Юсова О.А. Новые источники повышенного качества зеленой массы многолетних трав в условиях южной лесостепи Западной Сибири. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2018;179(4):39-49). DOI: 10.30901/2227-8834-2018-4-39-49
- Zenkina K.V., Aseeva T.A. Effects of the spring triticale genotypes interaction with environmental factors. *Vestnik of the Russian Agricultural Science*. 2019;(4):18-22. [in Russian] (Зенкина К.В., Асеева Т.А. Эффекты взаимодействия генотипов ярового тритикале с факторами окружающей среды. *Вестник Российской сельскохозяйственной науки*. 2019;(4):18-22). DOI: 10.30850/vrsn/2019/4/18-22
- Zhivotkov L.A., Morozova Z.A., Sekatueva L.I. Methods of detecting potential productivity and adaptability in cultivars and breeding forms of winter wheat according to their 'yield' indicator (Metodika vyyavleniya potentsialnoy produktivnosti i adaptivnosti sortov i selektsionnykh form ozimoy pshenitsy po pokazatelyu "urozhaynosti"). *Selektsiya i semenovodstvo = Plant Breeding and Seed Production*. 1994;(2):3-6. [in Russian] (Животков Л.А., Морозова З.А., Секатуева Л.И. Методика выявления потенциальной продуктивности и адаптивности сортов и селекционных форм озимой пшеницы по показателю «урожайности». *Селекция и семеноводство*. 1994;(2):3-6).

Прозрачность финансовой деятельности / The transparency of financial activities

Авторы не имеют финансовой заинтересованности в представленных материалах или методах.

The authors declare the absence of any financial interest in the materials or methods presented.

Для цитирования / How to cite this article

Тетьяников Н.В., Боме Н.А. Анализ взаимодействия «генотип × среда» и оценка адаптивного потенциала ячменя в условиях Северного Зауралья. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2021;182(3):63-73. DOI: 10.30901/2227-8834-2021-3-63-73

Tetyannikov N.V., Bome N.A. Analysis of the genotype × environment interactions and assessment of the adaptability potential in barley under the conditions of the Northern Trans-Urals. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2021;182(3):63-73. DOI: 10.30901/2227-8834-2021-3-63-73

Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы / The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work

Дополнительная информация / Additional information

Полные данные этой статьи доступны / Extended data is available for this paper at <https://doi.org/10.30901/2227-8834-2021-3-63-73>

Мнение журнала нейтрально к изложенным материалам, авторам и их месту работы / The journal's opinion is neutral to the presented materials, the authors, and their employer

Авторы одобрили рукопись / The authors approved the manuscript

Конфликт интересов отсутствует / No conflict of interest

ORCID

Tetyannikov N.V. 0000-0002-8496-5365

Bome N.A. 0000-0002-5467-6538

Комплексная оценка образцов люпина узколистного (*Lupinus angustifolius* L.) из коллекции ВИР в условиях Беларуси

DOI: 10.30901/2227-8834-2021-3-74-85
 УДК 633.367.1:57.084.2:577.13:577.112.825
 Поступление/Received: 15.09.2021
 Принято/Accepted: 02.09.2021



Complex assessment of narrow-leaved lupine (*Lupinus angustifolius* L.) accessions from the VIR collection in Belarus

В. С. АНОХИНА^{1*}, И. Ю. РОМАНЧУК¹, И. Б. САУК¹,
 Г. П. ЕГОРОВА², М. А. ВИШНЯКОВА²

V. S. ANOKHINA^{1*}, I. YU. RAMANCHUK¹, I. B. SAUK¹,
 G. P. EGOROVA², M. A. VISHNYAKOVA²

¹ Белорусский государственный университет,
 220030 Республика Беларусь, г. Минск,
 пр. Независимости, 4

* ✉ anokhina@tut.by, anokhina@bsu.by

² Федеральный исследовательский центр
 Всероссийский институт генетических ресурсов
 растений имени Н.И. Вавилова,
 190000 Россия, г. Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44
 ✉ m.vishnyakova.vir@gmail.com

¹ Belarusian State University,
 4 Nezavisimosti Ave., Minsk 220030,
 Republic of Belarus

* ✉ anokhina@tut.by, anokhina@bsu.by

² N.I. Vavilov All-Russian Institute
 of Plant Genetic Resources,
 42, 44 Bolshaya Morskaya Street,
 St. Petersburg 190000, Russia
 ✉ m.vishnyakova.vir@gmail.com

В Минском районе Республики Беларусь изучено и описано по комплексу морфобиологических признаков, биохимическим и молекулярно-генетическим характеристикам 50 образцов люпина узколистного различного происхождения из коллекции ВИР им. Н.И. Вавилова. По результатам полевых и лабораторных исследований выделено 10 перспективных образцов, которые рекомендованы для использования в региональной селекции и включены в рабочую коллекцию Белорусского государственного университета.

Ключевые слова: алкалоиды, запасные белки, молекулярные маркеры, селекционно значимые признаки.

Fifty narrow-leaved lupine accessions of various origin from the VIR collection were studied in Minsk District, Republic of Belarus, and described by a set of morphobiological, biochemical and molecular-genetic characters. According to the results of field and laboratory studies, 10 promising accessions were selected. They are recommended for use in regional breeding programs and included in the working collection of the Belarusian State University.

Key words: agronomic traits, alkaloids, plant productivity, proteins.

Введение

Обогащение генофонда любой культуры крайне актуально, с одной стороны, для привлечения в селекционный процесс новых аллелей хозяйственно ценных признаков, способствующих расширению его генетической основы, с другой – для накопления и сохранения аллелей, невостребованных сегодня, но, возможно, представляющих ценность в моделях сортов будущего, для увеличения возможностей диверсификации использования культуры и т. п.

Пополнение генофонда возможно за счет гибридизации для получения новых комбинаций признаков и выявления рецессивных аллелей, путем мутагенеза для получения новых генотипов и фенотипов, а также пополнения коллекций гермоплазмы путем обмена с другими генбанками и селекционными учреждениями. При любом способе получения нового генетического материала необходимо его изучение с целью характеристики по комплексу признаков. При получении коллекционных образцов из удаленных генбанков большую роль играет оценка их адаптационных способностей в новых экологических условиях.

Объект исследования – люпин узколистный (*Lupinus angustifolius* L.), наиболее широко возделываемый из всех культивируемых видов люпина в мире (Gladstones, 1998). Это многофункциональная культура с далеко не полностью использованным потенциалом (Vishnyakova et al.,

2020). В настоящее время его выращивают главным образом в качестве кормовой и сидеральной культуры. Производство кормов на основе люпина в 2,5-3 раза дешевле, чем, например, из сои, при условии равной пищевой ценности (Privalov, Shor, 2015). Возделывание люпина способствует сохранению естественного плодородия почвы за счет азотфиксации и способности его мощной корневой системы проникать глубоко в почву и использовать большое количество питательных веществ, в том числе труднодоступного фосфора (Lambers et al., 2012). Уже сейчас пищевые ингредиенты из зерна люпина (мука, белковые изоляты, концентраты) используются в хлебобулочных и безглютеновых продуктах в европейских странах, но перспективы их использования гораздо шире (Lucas et al., 2015).

Несомненное преимущество люпина узколистного – высокая пластичность и способность расти на сравнительно бедных почвах в разных эколого-географических условиях (Egorova et al., 2020), в том числе в высоких широтах (до 60° с. ш.).

Республика Беларусь (РБ) входит в топ-10 стран – производителей люпина. Он считается оптимальной высокобелковой культурой, причем основные площади в настоящее время заняты именно люпином узколистным (Privalov, Shor, 2015). Однако урожайность культуры пока далека от желаемой, что в большой степени можно отнести за счет недостаточного использования генетического разнообразия генофонда в селекции.

Целью нашей работы было изучение комплекса признаков у образцов из коллекции ВИР в условиях Минского района Республики Беларусь, выделение перспективных форм для использования в селекционном процессе, а также включения в коллекцию люпина Белорусского государственного университета.

Материалы и методы исследований

Изучено 50 образцов люпина узколистного (табл. 1) из коллекции ВИР по морфобиологическим, биохимическим и молекулярно-генетическим параметрам.

Изучение образцов проводили в течение двух лет (2013, 2014 г.) в Ботаническом саду Белорусского государственного университета (БГУ), расположенном на юго-западной окраине г. Минска около деревни Щемыслица (53°49' с. ш., 27°27' в. д.). Земельный участок Ботанического сада БГУ относится к Ошмянско-Минскому агропочвенному району. Почвы здесь дерново-подзолистые, средне- и слабоподзоленные, развиваются на суглинках. Среднегодовая температура воздуха – +5,5°C, средняя температура января равна –6,9°C, июля – +17,8°C. Вегетационный период длится 170–200 дней, безморозный период – около 230 дней. Среднегодовое количество осадков составляет 650 мм. В весенне-летний период участок подвержен подтоплению, что связано как со слабопропускной способностью почв, так и с тем, что направления естественного стока перекрыты дорогами. Характерна высокая влажность воздуха (в холодное время года составляет 90–95%) (Hirilovich, Dzhus, 2009).

Посев семян осуществляли в третьей декаде апреля и первой декаде мая соответственно по годам.

Был проведен комплекс исследований, включающий:

- оценку полевой всхожести семян;
- определение процента выживаемости растений;
- анализ элементов структуры продуктивности растений;
- анализ количества алкалоидов в семенах и в зеленой массе;
- определение компонентного состава белков;
- молекулярное маркирование образцов.

Полевую всхожесть – количество взошедших растений, выраженное в процентах к высеванному количеству семян – определяли ежегодно; для обсуждения взяты 2014 г.

Процент выживаемости растений вычисляли как отношение числа выживших к уборке растений к числу взошедших семян в процентах.

Анализ структуры продуктивности проводили по признакам: «число бобов», «число семян», «масса семян с растения» и «масса 1000 семян» в соответствии с методикой ВИР (Vishnyakova et al., 2018) и Международным классификатором СЭВ рода *Lupinus L.* (Stepanova et al., 1985).

Оценку содержания алкалоидов в вегетативной массе растений в полевых условиях определяли в период «бутионизация – начало цветения» экспресс-методом с помощью алкалоидочувствительной бумаги, пропитанной реактивом Драгендорфа (Ertnakov et al., 1987). В зависимости от проявления качественной реакции на бумаге образцы разделяли на безалкалоидные, малоалкалоидные и высокоалкалоидные. В последующем концентрацию алкалоидов в листьях и семенах определяли в лаборатории БГУ по методике Т. В. Яговенко с соавторами (Yagovenko et al., 2005). Для этого семена люпина предварительно измельчали в лабораторной зерновой мельнице

до состояния мелкодисперсной муки. Далее алкалоиды извлекали из полученной муки следующим способом: 0,1 г муки заливали 4 мл 8-процентной трихлоруксусной кислоты. После 16-часовой экстракции взвесь фильтровали, 0,1 мл экстракта вносили в градуированную пробирку с 3,0 мл дистиллированной воды, добавляли 0,15 мл йод-йодного реактива и колориметрировали через 4 мин при длине волны 500 нм. Количество алкалоидов определяли по калибровочной кривой, построенной по препарату алкалоида спартеина сульфату пятиводному (Fluka). По методике допускается использование препарата одного алкалоида для трех видов люпина.

Состав запасных белков изучали в зрелых семенах. Электрофорез в полиакриламидном геле проводили по Леммли в модификации (Konarev, 2000). Учет компонентов белковых спектров проводили, используя в качестве стандарта молекулярного веса белков набор PS-105 (Jena Bioscience, Germany). При этом белок-стандарт с молекулярной массой 63 кДа соответствовал 24-му компоненту шкалы, 25 кДа – 37-му компоненту соевой шкалы по рекомендации (Konarev, 2000).

Дендрограмма построена на основе полиморфизма белковых компонентов изученных образцов с применением пакета программ Statistica 6.0 по методу Уорда (Ward, 1963).

Молекулярное маркирование образцов выполнено с использованием праймеров к генам хозяйственно ценных признаков: нерастрескиваемость бобов (ген *lentus*) – праймер LeM2 (Boersma et al., 2007c), устойчивость к антракнозу (*AnMan*) – AnMan (Yang et al., 2008), отсутствие твердокаменности (*mollis*) – MoA (Boersma et al., 2007a), потребность в яровизации (*Ku*) – KuH (Boersma et al., 2007b). ПЦР проводили по стандартной методике с разделением продуктов амплификации в агарозном или полиакриламидном гелях с последующей окраской бромистым этидием и визуализацией в УФ-трансиллюминаторе.

Результаты

В опыте 2013 г. использовали семена образцов коллекции ВИР разных лет репродукции. Поэтому анализ полевой всхожести семян проводили только в 2014 г. – у семян репродукции 2013 г., выращенной в один год в одном месте. Полевая всхожесть репродуцированных семян значительно различалась (от 32,2 до 100%). Большая часть образцов имела всхожесть в интервале от 71 до 80% (13 образцов) (см. табл. 1, рис. 1).

Выживаемость растений варьировала у изученных образцов от 0 до 100%. Самая низкая выживаемость была характерна для образца к-3619 из Австралии, который за два года показал степень выживаемости 0,0 и 23,6% соответственно. Для образцов, у которых в 2013 г. не было получено полноценных семян, в 2014 г. использовали резервный фонд семян репродукции ВИР.

В 2013 г. 12 образцов (24% всей выборки) показали 100-процентную степень выживаемости. В 2014 г. ни один образец не показал 100% выживаемости. Целый ряд образцов, показавших 100-процентную выживаемость в 2013 г., на следующий год снизил этот показатель до 17,9% (к-2952), 19,04% (к-2631), 27,7% (к-2951) и т. д. Одинаковую или близкую к одинаковой степень выживаемости в оба года показали немногие образцы. У ряда образцов низкая степень выживаемости отмечена в оба года изучения – не более 30% (к-2954, к-3748, к-3813 и др.).

Таблица 1. Полевая всхожесть семян и выживаемость растений образцов люпина узколистного в полевых условиях Ботанического сада Белорусского государственного университета (Минский район; 2013, 2014 г.)

Table 1. Outdoor seed germination and plant survival rate of narrow-leaved lupine accessions in the Botanical Garden of the Belarusian State University (Minsk District; 2013, 2014)

№ по каталогу ВИР / VIR catalogue No.	№ образца в эксперименте / No. of the accession in the experiment	Название образца* / Accession name	Страна происхождения / Accession origin	Полевая всхожесть семян (2014 г.), % / Seed germination (2014), %	Выживаемость растений, % / Plant survival rate, %	
					2013	2014
1618	184	Müncheberger sus.	Германия	89,5	75,0	41,8
1716	185	ЭС 30504	США	68,7	100,0	36,6
1732	186	N.Z. Blue	Австралия	81,2	100,0	58,9
2006	187	Uniwhite	Австралия	81,2	75,0	23,07
2090	188	Uniharvest	Австралия	58,3	100,0	92,8
2096	189	Unicrop	Австралия	58,3	100,0	46,4
2631	190	Chittick	Австралия	87,5	100,0	19,04
2632	191	Yandee	Австралия	93,7	57,1	15,5
3056	192	Danja	Австралия	81,2	42,9	25,6
3766	193	Myallie	Австралия	77,0	100,0	29,7
3603	194	Fest	Австралия	37,5	40,0	55,5
3747	196	Tanjil	Австралия	79,1	30,0	34,2
3786	197	б/н	Австралия	64,5	50,0	51,6
3567	198	Jak	Германия	79,1	57,1	28,9
3566	199	Steb	ЮАР	64,5	62,5	45,1
3610	200	2.84-S0-36-162	Австралия	65,6	20,0	38,0
3619	201	14.85A198-10Ex	Австралия	79,1	0,0	23,6
3625	202	SSL-6	ЮАР	77,0	100,0	40,5
3790	203	б/н	Кения	37,5	33,3	33,3
2703	204	ДС-397	Беларусь	70,8	100,0	17,6
2840	205	ЛАФ-рбс-10	Беларусь	52,0	75,0	36,0
2750	206	БСХА-892	Беларусь	68,7	50,0	39,3
3525	207	БСХА-408	Беларусь	81,2	66,7	50,0
2748	208	БСХА-640	Беларусь	77,0	83,3	48,6
3715	210	б/н	Португалия	68,7	50,0	45,4
2954	211	Вика-65	Беларусь	77,0	25,0	24,3
3764	212	Boltensia	Германия	70,8	87,5	8,82
3815	213	Глат	Беларусь	96,8	44,4	19,3
3798	214	б/н	Германия	75,0	62,5	11,1
3791	215	224 A/01	Португалия	58,3	16,7	59,0
2951	216	Вада	Беларусь	68,7	100,0	27,2
2952	217	Ксеран	Беларусь	69,7	100,0	17,9
3527	218	БСХА-505	Беларусь	64,5	30,0	31,0
3805	219	Вектор	Россия	41,6	77,8	80,0

Таблица 1. Окончание
Table 1. The end

№ по каталогу ВИР / VIR catalogue No.	№ образца в эксперименте / No. of the accession in the experiment	Название образца* / Accession name	Страна происхождения / Accession origin	Полевая всхожесть семян (2014 г.), % / Seed germination (2014), %	Выживаемость растений, % / Plant survival rate, %	
					2013	2014
2833	220	ЛАФ-рбс-5	Беларусь	83,3	80,0	50,0
3762	221	Wogweta	Германия	85,4	66,7	65,0
3828	222	Добрыня	Беларусь	81,3	37,5	48,7
3827	223	Витязь	Россия	32,2	100,0	80,6
2878	224	Линия Н-58-10	Россия	96,8	33,3	32,2
3759	225	б/н	Австралия	78,1	50,0	49,3
3748	227	Wonga	Австралия	71,8	14,3	36,2
2834	228	ЛАФ-рбс-9	Беларусь	82,2	54,5	37,9
3826	229	Брянский сидерат	Россия	38,5	71,4	78,3
3765	230	Woga	Германия	82,1	8,3	61,5
3813	231	Белогорский 310	Россия	77,7	11,1	28,5
3814	232	Олигарх	Олигарх	93,7	62,5	77,7
2950	233	Апва	Беларусь	100	25,0	80,0
2841	234	ДМ 75/84	Беларусь	50,0	66,7	80,0
3561	235	Szaraky	Польша	59,3	40,0	47,3
3551	236	Mut 1 × Frost	Россия	91,6	100,0	65,9

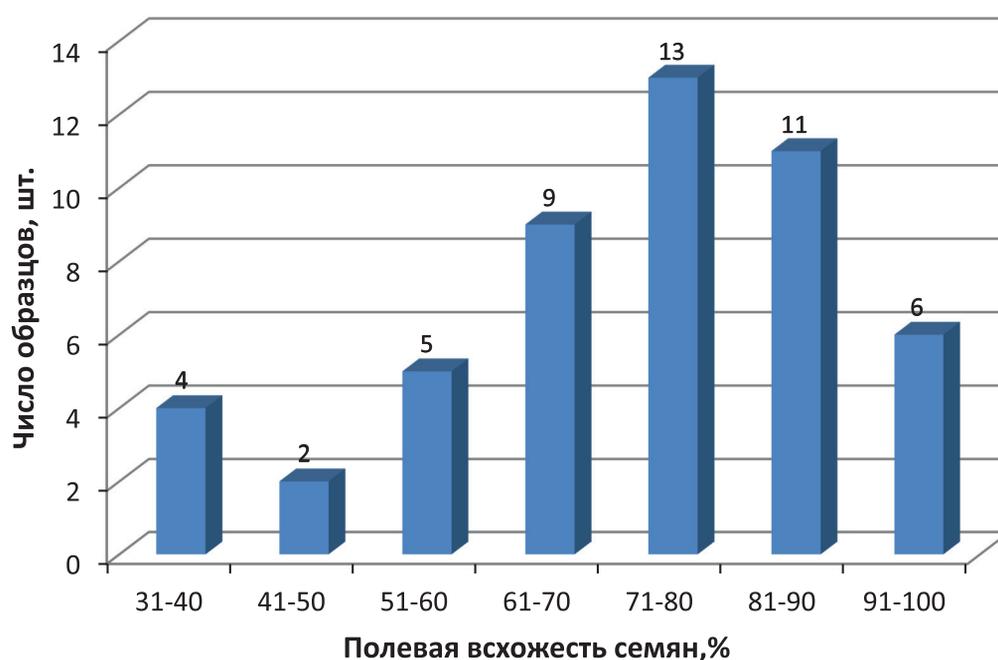


Рис. 1. Распределение изученных образцов по полевой всхожести семян в Ботаническом саду Белорусского государственного университета (Минский район) при посеве репродукции 2013 г.

Fig. 1. Distribution of the studied accessions according to outdoor seed germination in the Botanical Garden of the Belarusian State University (Minsk District) after sowing the reproduction of 2013

Оценка признаков семенной продуктивности показала их значительную изменчивость в пределах изученной выборки:

- *число бобов на растении*: min 3,3 шт. (к-1716), max 40,5 шт. (к-3791). Минимальное варьирование признака ($C_v \leq 50$) характерно для образцов к-3525, 3551, 3603, 3762, 3791. Максимальное варьирование признака ($C_v \geq 100$) характерно для образцов к-2632, 2703, 3764;

- *число семян на растении*: min 9,0 шт. (к-1716), max 135,5 шт. (к-3791). Варьирование признака ($C_v \leq 50$) характерно для образцов к-2632, к-2703, к-2952, к-3747, к-3764 и др., всего 9 образцов. Максимальное варьирование признака ($C_v \geq 100$) характерно для трех образцов к-2631, к-3762, к-3791;

- *масса семян с растения*: min 1,67 г (к-1716), max 13,32 г (к-3791). Максимальное варьирование признака ($C_v \geq 100$) характерно для образцов: к-2703, к-2952, к-3715, к-3747, к-3764 и к-3791;

- *масса 1000 семян*. В соответствии с Международным классификатором СЭВ рода *Lupinus* L. (Stepanova et al, 1985) все изученные образцы относились к группе, характеризующейся средней величиной семян (масса 1000 семян – от 81 до 250 г). Однако классификатор относится ко всему роду, в пределах которого, по оценкам разных авторов, – от 164 (Integrated Taxonomic..., 2018) до 878 видов (Maysuryan, Atabekova, 1974). Размеры семян в пределах рода очень различны: масса 1000 семян – от

< 21 до > 450 г. В пределах изученной нами выборки образцы разделились на группы – мелкосемянные, у которых масса 1000 семян была до 90 г (к-2750, к-2954, к-3603, к-3747 и др. – всего 12 образцов); крупносемянные, с показателем этого признака свыше 120 г (к-26311, к-3828 и др. – всего 10 образцов); остальные 26 образцов мы отнесли к категории среднесемянных. Этот признак был наименее вариабельным из изученных. Всего у четырех образцов коэффициент вариации был более 50, в интервале 52,2–59,5% (к-1732, к-3748, к-3786, к-3828).

Суммарная характеристика изученных образцов по перечисленным элементам семенной продуктивности отображена на рисунке 2.

На основе характеристики образцов по элементам семенной продуктивности и выживаемости растений в полевых условиях отобрано 10 наиболее продуктивных и адаптивных, по нашему мнению, образцов для последующей их лабораторной оценки по биохимическим показателям и характеристике генома по четырем генам селекционно ценных признаков.

Проведенная в поле экспресс-оценка посредством качественной реакции на алкалоидочувствительной бумаге, пропитанной реактивом Драгендорфа, позволила выделить предварительно три группы образцов: безалкалоидные, малоалкалоидные и высокоалкалоидные. Уточняющий анализ содержания алкалоидов

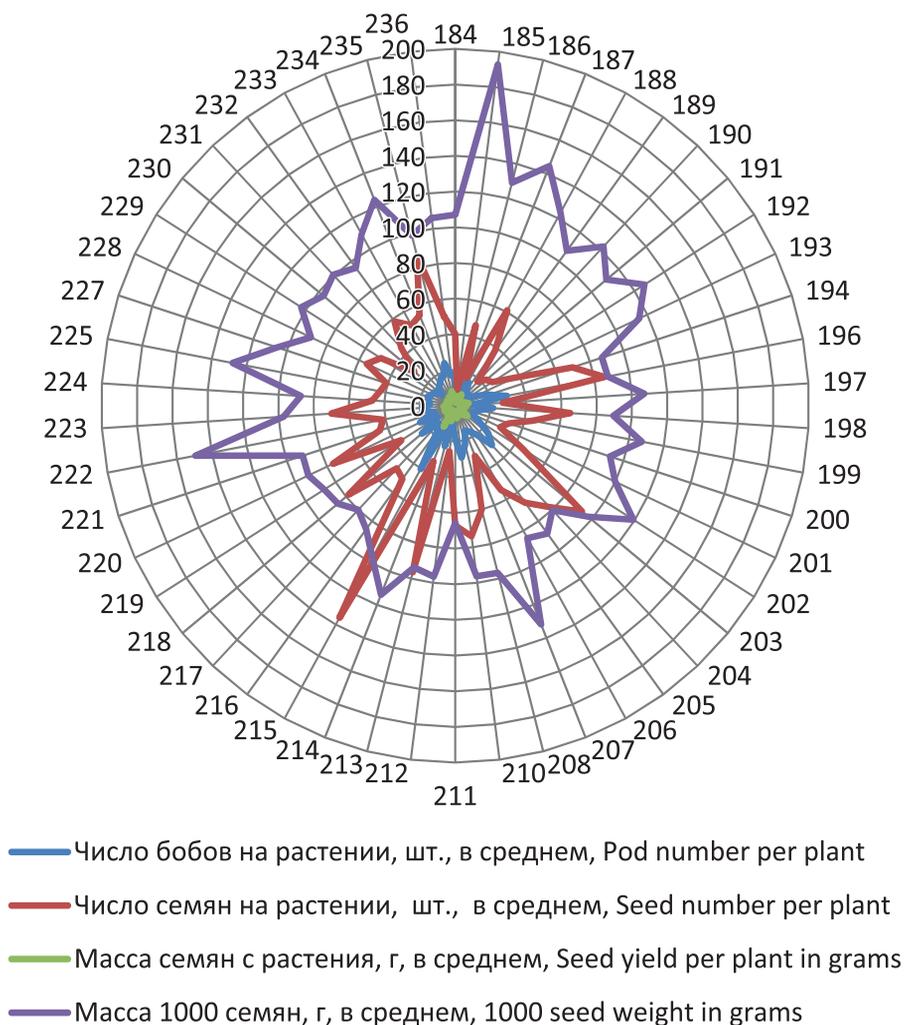


Рис. 2. Полиморфизм изученных образцов по отдельным элементам семенной продуктивности растений (номера образцов соответствуют присвоенным в эксперименте и приведенным в таблице 1)

Fig. 2. Polymorphism of the studied accessions according to seed yield components (Nos. of the accessions were assigned for this experiment and are presented in Table 1)

в вегетативной массе в лабораторных условиях показал, что растения, идентифицированные экспресс-методом как безалкалоидные, при лабораторной оценке содержали 0,01–0,07% алкалоидов, малоалкалоидные – 0,11–0,12% и высокоалкалоидные – более 0,23% (табл. 2). Содержание алкалоидов в листьях не всегда имело положительную корреляцию с концентрацией их в семенах. К примеру, образец 224А/01 показал высокую концентрацию алкалоидов и в листьях (0,232%), и в семенах (0,370%), а сорт 'Витязь' классифицирован нами как безалкалоидный по листьям (0,070%), но при этом имеющий самое высокое содержание алкалоидов в семенах – 0,480% (см. табл. 2).

число общих компонентов. Так, образцы 'Добрыня' (к-3828) и 'Витязь' (к-3827) имеют практически идентичные спектры, отличаясь лишь наличием 17-го компонента у сорта 'Добрыня' и отсутствием 41-го у сорта 'Витязь'. Образцы 'Глат' и 224 А/01 отличаются друг от друга наличием 19-го компонента и 43-го у образца 224 А/01.

У 10 образцов с установленной концентрацией алкалоидов в листьях и в семенах и известным компонентным составом белков осуществлено ДНК-маркирование по четырем генам хозяйственно ценных признаков: *lentus* (нерастрескиваемость бобов), *AnMan* (устойчивость к антракнозу), *mollis* (отсутствие твердосемянности), *ku* (нетребовательность к яровизации).

Таблица 2. Уровень содержания алкалоидов у образцов, отобранных по результатам полевой оценки экспресс-методом для лабораторных исследований

Table 2. Levels of alkaloid content in the accessions selected for laboratory research using a rapid field assessment method

№ по каталогу ВИР / VIR catalogue No.	№ образца в эксперименте / No. of the accession in the experiment	Название образца / Accession name	Качественный анализ на наличие алкалоидов в листьях / Qualitative analysis for the presence of alkaloids in leaves	Концентрация алкалоидов, % / Concentrations of alkaloids, %	
				листья / in leaves	семена / in seeds
3603	194	Fest	м/а	0,124	0,043
3747	196	Tanjil	б/а	0,010	0,088
3567	198	Jak	б/а	0,040	0,047
2748	208	БСХА-640	б/а	0,032	0,038
2954	211	Вика-65	б/а	меньше 0,010	0,075
3815	213	Глат	м/а	0,110	0,072
3791	215	224 А/01	в/а	0,232	0,370
3828	222	Добрыня	б/а	0,041	0,062
3827	223	Витязь	б/а	0,070	0,480
3561	235	Szaraky	б/а	0,039	0,061

Примечание: б/а – безалкалоидные растения; м/а – малоалкалоидные растения; в/а – высокоалкалоидные растения
Note: б/а – non-alkaloid plants; м/а – low-alkaloid plants; в/а – high-alkaloid plants

Электрофоретическое разделение запасных белков позволило выделить компоненты спектра, так называемые реперные (основные), встречающиеся у всех изученных образцов. К ним относятся 18, 23, 30, 42 и 45-й компоненты. При анализе электрофоретических спектров учитывали наличие/отсутствие каждого компонента. Всего у образцов идентифицировали от 12 ('Tanjil' к-3747) до 16 ('Вика-65', к-2954; 'Глат', к-3815; 224 А/01, к-3791) компонентов спектров запасных белков (табл. 3). В отличие от них, минорные компоненты встречаются редко. К ним относятся 13-й компонент, отмеченный лишь у 'БСХА-640' (к-2748); 29-й компонент у образцов 'Вика-65' и 'Szaraky' (к-3561); 21-й компонент характерен только для сорта 'Вика-65'. На основе статистического анализа компонентного состава запасных белков люпина узколистного построена дендрограмма (рис. 3).

Образцы в пределах каждого кластера наиболее схожи по белковым спектрам, то есть имеют максимальное

По данным молекулярного тестирования, все изученные образцы несут аллель твердосемянности гена *mollis*. Отсутствие аллелей генов потребности в яровизации выявлено у образцов 'Tanjil', 'Вика-65', 'Глат', 224 А/01, 'Добрыня'.

Из 10 изученных образцов лишь два содержат в своих геномах алели нерастрескиваемости бобов – сорта 'Добрыня' и 'Витязь'. Несмотря на то что в нашем исследовании не предпринимали оценку поражаемости образцов антракнозом, информация о наличии в изученной выборке источников аллелей устойчивости к этому вредоносному заболеванию очень важна. На рисунке 4 представлен результат визуализации продуктов амплификации с использованием праймера AnMap для отдельных образцов люпина узколистного. Выявлено, что среди изученных образцов половина несет аллель антракнозоустойчивости.

Итоги ДНК-маркирования представлены в таблице 4.

Таблица 3. Спектры запасных белков отдельных образцов у изученных образцов люпина узколистного
Table 3. Storage protein patterns of some narrow-leaved lupine accessions from the studied set

№ по каталогу ВИР / VIR catalogue No.	№ образца в эксперименте / No. of the accession in the experiment	Название образца / Accession name	Компоненты спектра запасных белков / Components of storage protein patterns	Количество компонентов в спектре / Number of components in the pattern
3603	194	Fest	18,20,22,23,25,26,28,30,33,35,41,42,45	13
3747	196	Tanjil	15,18,20,22,26,27,28,30,38,41,42,45	12
3567	198	Jak	14,18,19,20,23,25,27,30,35,38,41,42,45	13
2748	208	БСХА-640	13,18,19,20,23,25,26,28,30,35,39,41,42,45	14
2954	211	Вика-65	14,18,19,20,21,23,25,26,27,29,30,35,39,41,42,45	16
3815	213	Глат	14,15,18,19,20,23,25,27,30,32,35,36,38,40,42,45	16
3791	215	224 А/01	14,15,18,20,23,25,27,30,32,35,36,38,40,42,43,45	16
3828	222	Добрыня	15,17,18,20,23,25,26,30,32,35,39,42,45	13
3827	223	Витязь	15,18,20,23,25,26,30,32,35,39,41,42,45	13
3561	235	Szaraky	16,18,20,23,25,26,29,30,34,35,39,41,42,45	14

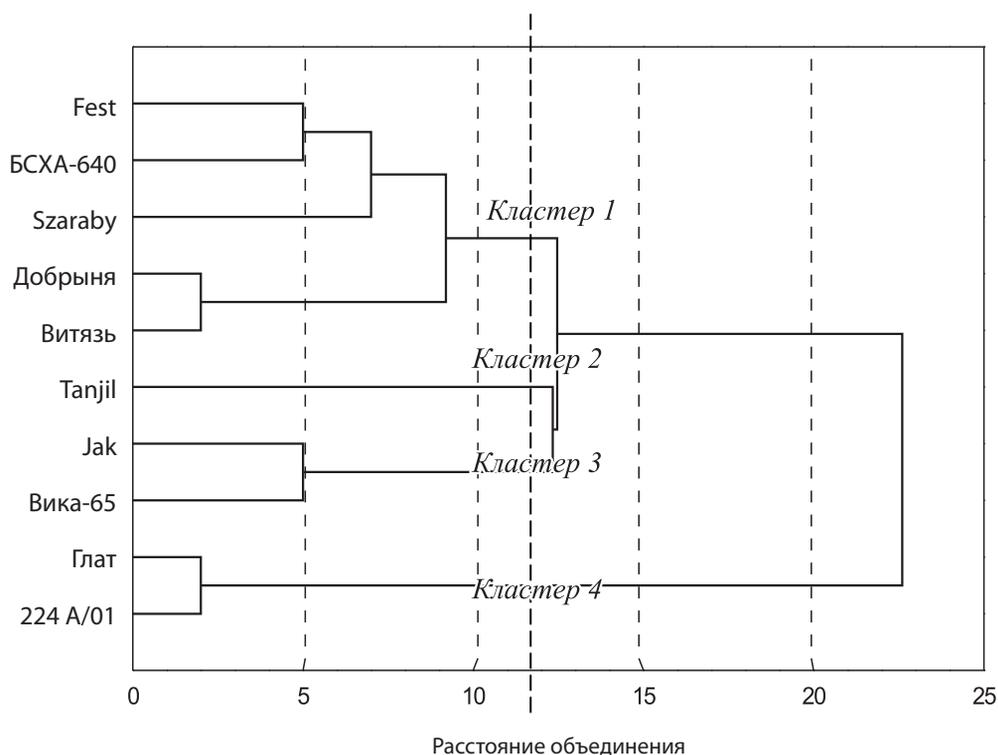


Рис. 3. Дендрограмма изученных образцов люпина узколистного, построенная по спектрам запасных белков по методу Уорда (Ward, 1963)

Fig. 3. Dendrogram of the studied narrow-leaved lupine accessions, constructed according to their storage protein patterns using Ward's method (Ward, 1963)

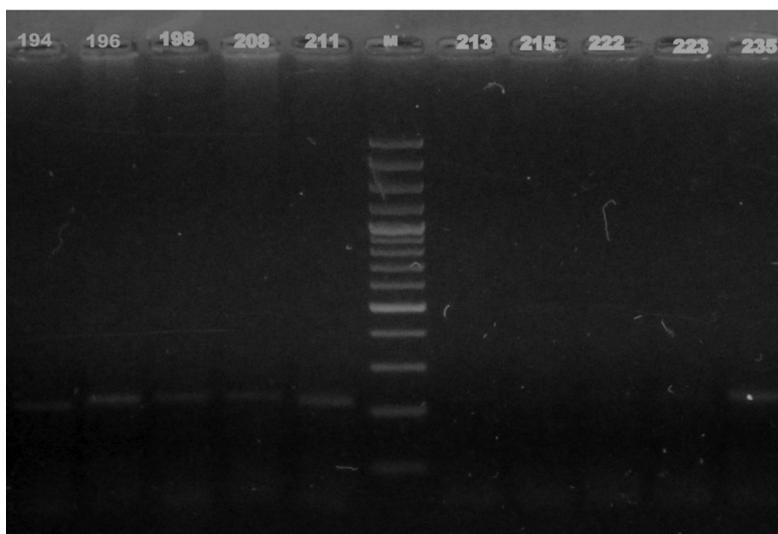


Рис. 4 Визуализация продуктов амплификации с праймером AnMan:

194 – Fest, 196 – Tanjil, 198 – Jak, 208 – Szaraky, 211 – Глат; м – маркер молекулярного веса (2000 пн, Primetech),
213 – Добрыня, 215 – БСХА-640, 222 – Витязь, 223 – Вика-65, 235 – 224 А/01
(номера образцов соответствуют присвоенным в эксперименте и приведенным в таблице 1)

Fig. 4. Visualization of amplification products with the AnMan primer:

194 – Fest, 196 – Tanjil, 198 – Jak, 208 – Szaraky, 211 – Glat, м – marker of molecular weight (2000 bp, Primetech),
213 – Dobrynya, 215 – BSKhA-640, 222 – Vityaz, 223 – Vika-65, 235 – 224 A/01
(Nos. of the accessions were assigned for this experiment and are presented in Table 1)

Таблица 4. Результаты типирования геномов коллекционных образцов люпина узколистного с праймерами хозяйственно ценных генов

Table 4. Genome typing results for narrow-leaved lupine accessions with primers of genes useful for agriculture

№ по каталогу ВИР / VIR catalogue No.	№ образца в эксперименте / No. of the accession in the experiment	Название образца / Accession name	Устойчивость к антракнозу (праймер AnMan, ген AnMan) / Anthracnose resistance (primer: AnMan, gene: AnMan)	Твердокамен- ность семян (праймер MoA, ген mollis) / Seed hardness (primer: MoA, gene: mollis)	Потребность в яровизации (праймер KuH, ген Ku) / Vernalization requirement (primer: KuH, gene: Ku)	Растрескиваемость бобов (праймер LeM, ген lentus) / Pod shattering (primer: LeM2, gene: lentus)
3603	194	Fest	+	+	+	-
3747	196	Tanjil	+	+	-	-
3567	198	Jak	+	+	+	-
2748	208	БСХА-640	-	+	+	-
2954	211	Вика-65	-	+	-	-
3815	213	Глат	-	+	-	-
3791	215	224 А/01	+	+	-	-
3828	222	Добрыня	-	+	-	+
3827	223	Витязь	-	+	+	+
3561	235	Szaraky	+	+	+	-

Обсуждение

Изученная нами выборка из 50 образцов люпина узколистного характеризовалась разным происхождением, селекционным статусом, а также разными морфотипами растений. Для люпина узколистного характерен значительный полиморфизм морфотипов. Однако в настоящем исследовании мы не учитывали особенности архитектуры растений и взаимосвязь семенной продуктивности с морфотипом. На данном этапе мы стремились выявить наиболее продуктивные образцы и охарактеризовать их по содержанию алкалоидов в семенах и зеленой массе, а также наличию аллелей, определяющих наиболее актуальные признаки доместикикации: нерастрескиваемость бобов, отсутствие твердосемянности, отсутствие необходимости в яровизации, а также важного признака адаптивности – устойчивости к антракнозу. Образцы, выделившиеся по комплексу изученных признаков, могут стать ценным исходным материалом для селекции.

Уместно напомнить, что селекция люпина узколистного насчитывает менее 100 лет. Ее началом считают дату выявления в генофонде безалкалоидных форм – 1930-е гг. (von Sengbusch, 1931). Неудивительно поэтому, что в генофонде люпина узколистного есть сравнительно стабильные формы (как правило, это сорта научной селекции) и имеется материал, слабо затронутый селекцией. Этим можно объяснить и большую степень выявленной нами изменчивости признаков.

Начало исследованию положило определение полевой всхожести семян. Это признак далеко не всегда входит в число характеристик образцов и отсутствует в дескрипторах. Однако наличие у люпина узколистного твердосемянности послужило поводом для его оценки. Поскольку семена из коллекции ВИР имели разные сроки хранения (от одного до пяти лет) после репродукций в разных географических точках, для чистоты эксперимента мы определили полевую всхожесть только для семян одной, самой свежей (предыдущего года) репродукции в условиях проводимого эксперимента – в РБ. Сравнительно низкие показатели всхожести у многих образцов мы объясняем твердосемянностью, генетические детерминанты которой, как показало молекулярное маркирование образцов, присутствуют во всей изученной выборке.

Важной характеристикой генотипов является их выживаемость в полевых условиях, что может служить одним из показателей степени их адаптивности. Обычно этот показатель изучают при сравнении одной и той же выборки в разных условиях выращивания. Мы предприняли эту оценку для понимания успешности интродукции образцов коллекции ВИР в условия изучения. Большую часть полученных образцов репродуцировали в условиях РБ впервые. Значительная степень внутривидового полиморфизма по этому признаку, выявленная в нашем эксперименте, требует дальнейшего изучения. Факт разной степени выживаемости растений в течение двух лет у одних и тех же образцов можно объяснить также разной степенью выполненности посеянных семян. Пока не находит объяснения факт низкой степени выживаемости белорусских образцов. Полагаем, что хотя бы отчасти межсортную изменчивость этого признака можно объяснить реакцией разных морфотипов на одну и ту же плотность посева. Известно, что образцы имеют разные морфотипы, определяемые различной высотой стебля, характером ветвления, степенью ветвления, детерми-

нантностью роста стебля или ветвей. Пока мы не имеем достаточной доказательной базы объяснения этой изменчивости. Тем не менее, для дальнейшего изучения мы отобрали образцы с высокой степенью выживаемости за два года.

Коллекция изученных форм отличалась широким полиморфизмом по всем анализируемым элементам семенной продуктивности растений (см. рис. 2). Это позволило выявить самые продуктивные образцы, а также крупно- и мелкосемянные. Последние могут быть рекомендованы для селекции на сидеральные и кормовые цели, где предпочтение отдается мелкосемянным формам.

Содержание алкалоидов в семенах и вегетативной массе растений определяет возможное направление их использования. Известно, что по стандартам производства, принятым в России, содержание алкалоидов в семенах люпина, предназначенных для пищевого и кормового назначения, не должно превышать 0,04% (40 мг/100 г) от массы семян (Kuptsov, Takunov, 2006), а в некоторых европейских странах и в Австралии – 0,02% (20 мг/100 г) (Frick et al., 2017). В нашем исследовании найдены как безалкалоидные образцы ('Вика-65', 'Tanjil', 'БСХА-640' и др.), так и высокоалкалоидный образец 224 А/01 с высоким содержанием алкалоидов и в семенах, и в листьях. Выявлены образцы с различным содержанием алкалоидов в листьях и в семенах. К примеру, сорт 'Витязь' охарактеризован как безалкалоидный по листьям и высокоалкалоидный по семенам. У образца 'Fest' (к-3603), напротив, содержание алкалоидов в листьях почти в три раза превосходило таковое в семенах. Полагаем, что эти факты можно объяснить характером и временем экспрессии генов биосинтеза алкалоидов, который, как известно, происходит в листьях, но по мере созревания семян происходит отток алкалоидов в репродуктивную зону растения (Vishnyakova et al., 2020). При условии сохранения высокого содержания алкалоидов в листьях и низкого в семенах в ряде поколений, можно использовать этот признак для создания новой модели сорта. Это, возможно, будет иметь значение в формировании устойчивости растений к неблагоприятным биотическим факторам в полевых условиях и в то же время давать возможность использовать семена этого сорта в кормовых и пищевых целях. При этом выявленный полиморфизм по алкалоидности у перспективных по продуктивности форм следует учитывать при подборе родительских пар для селекции на различные цели: кормовые, пищевые, сидеральные.

Дендрограмма, построенная на основе спектров запасных белков изученных образцов люпина узколистного (см. рис. 3), отражает степень их сходства, которая может быть результатом близкородственного происхождения либо конвергенции геномов в процессе селекции, что также следует учитывать при подборе пар для скрещивания, принимая во внимание отсутствие информации об истории происхождения большинства сортов. Образцы, близкие по белковым спектрам, даже не являясь близкородственными, могут нести в своих геномах, наряду со схожими аллелями белковых компонентов, одинаковые аллели других признаков.

Интересен факт выделения сорта 'Tanjil' в отдельный кластер, что позволяет предположить наличие у него и других, отличающихся аллелей генов. Данное предположение подтверждается и крайне низким содержанием алкалоидов в зеленой массе лишь у этого образца (менее 0,01%).

Сортоспецифичную характеристику компонентов спектра запасных белков, а также степень алкалоидно-

сти люпина можно использовать для создания биохимической составляющей паспорта сорта.

Признак твердосемянности, выявленный косвенно при определении полевой всхожести и подтвержденный молекулярным маркированием образцов, имеет эволюционное значение у дикорастущих люпинов, позволяя сохранять всхожесть семян длительное время в естественных условиях. У селекционных сортов этот признак нежелателен, так как всхожесть семян без скарификации снижается, что ведет к дополнительным затратам при производстве продукции. Все исследуемые по данным ДНК-типирования с праймером MoA образцы люпина узколистного обладают аллелями твердосемянности, в связи с чем перед посевом семена этих образцов нуждаются в скарификации. Следует отметить, что праймер MoA не является косегрегированным непосредственно в ген (Boersma et al, 2007a), чем и может быть объяснено различие во всхожести семян образцов, несущих аллель твердокаменности гена *mollis* по праймеру MoA. Возможно, у части образцов в результате селекции произошла рекомбинация участка «отжига» праймера и непосредственно гена. Данный факт требует дополнительных исследований классическими методами генанализа либо поиска новых методических приемов оценки твердокаменности.

Отсутствие потребности в яровизации приводит к сокращению длины вегетационного периода и возможности возделывания люпина в северных широтах. Однако несколько изученных образцов: 'Fest', 'Jak' (к-3567), 'БСХА-640', 'Szaraky', 'Витязь', по данным молекулярного маркирования, содержат в геноме аллели потребности к яровизации.

Среди изученных образцов аллели устойчивости к антракнозу (см. рис. 4) были обнаружены у образцов – 'Fest', 'Tanjil', 'Szaraky', 'Глат', 'Jak', A-01, поэтому их можно рекомендовать как источники данного признака.

Выводы

В результате двухлетней оценки 50 образцов люпина узколистного из коллекции ВИР, репродуцированных в Минском районе РБ, выявлена широкая изменчивость по элементам семенной продуктивности, содержанию алкалоидов в семенах и в зеленой массе, по белковым спектрам.

Рекомендованы для включения в дальнейший селекционный процесс источники низкого содержания алкалоидов в семенах и листьях – 'Tanjil' (к-3747), 'Szaraky' (к-3561), 'Jak' (к-3567), 'БСХА-640' (к-2748); высокой продуктивности – 224 А/01 (к-3791); крупносемянности – 'Добрыня' (к-3828); оригинальных белковых спектров – 'БСХА-640', 'Вика-65' (к-2954), 'Szaraky'.

Редкие компоненты белковых спектров, выявленные у отдельных образцов, могут быть использованы в качестве маркеров геномов этих образцов.

Среди изученных образцов выявлены формы с наличием в геноме аллелей устойчивости к антракнозу – 'Fest' (к-3567), 'Tanjil', 'Jak', 'Szaraky', 'Глат' (к-3815), 224 А/01; твердосемянности – все образцы; нерастрескиваемости бобов – 'Витязь' (к-3827) и 'Добрыня'; потребности в яровизации – 'Fest', 'Jak', 'БСХА-640', 'Витязь', 'Szaraky'.

Наличие внутривидового полиморфизма по изученным признакам, относительно высокая выживаемость растений в условиях РБ позволили включить изученные и выделенные по комплексу признаков перспективные генотипы в рабочую коллекцию люпина БГУ для после-

дующего использования в качестве источников селекционно значимых биохимических и молекулярно-генетических признаков, а их сортоспецифические характеристики учитывать при паспортизации образца.

Работа выполнена: (Республика Беларусь) в рамках государственного задания № 082/54/2016-31-292 «Идентификация коллекционных образцов зернобобовых культур (люпин, нут, кормовые бобы) и создание генетически маркированной коллекции люпина по изученным признакам. Воспроизводство семенного материала гибридов и мутантов люпина и пополнение ими рабочих коллекций. Использование коллекции люпина в учебном процессе для проведения генетического анализа частных культур» Государственной программы «Наукоемкие технологии и техника» подпрограммы 4 «Мобилизация и рациональное использование генетических ресурсов растений национального банка для селекции, обогащения культурной и природной флоры Беларуси» на 2016–2020 годы; (Российская Федерация) в рамках государственного задания согласно тематическому плану ВИР по теме № 0662-2019-0002 «Научное обеспечение эффективного использования мирового генофонда зернобобовых культур и их диких родичей из коллекции ВИР».

The work was performed (Republic of Belarus) within the framework of State Task No. 082/54/2016-31-292 "Identification of collection accessions of leguminous crops (lupine, chickpea, and broad beans) and development of a genetically marked lupine collection according to the studied characters. Reproduction of seed material of lupine hybrids and mutants to replenish working collections. Use of the lupine collection in the educational process for genetic analysis of private crops" of the State Program "Science-intensive technologies and practices", Subprogram 4 "Mobilization and rational use of plant genetic resources from the National Bank for breeding and enrichment of the cultivated and natural flora of Belarus" for 2016–2020; and (Russian Federation) within the framework of the State Task in accordance with the topical plan of VIR for Project No. 0662-2019-0002 "Scientific support for effective utilization of the global genetic diversity of grain legume crops and their wild relatives from the VIR collection".

References / Литература

- Boersma J.G., Buirchell B.J., Sivasithamparam K., Yang H. Development of a PCR marker tightly linked to *mollis*, the gene that controls seed dormancy in *Lupinus angustifolius* L. *Plant Breeding*. 2007a;126(6):612-616. DOI: 10.1111/j.1439-0523.2007.01417.x
- Boersma J.G., Buirchell B.J., Sivasithamparam K., Yang H. Development of a sequence-specific PCR marker linked to the *Ku* gene which removes the vernalization requirement in narrow-leaved lupin. *Plant Breeding*. 2007b;126(3):306-309. DOI: 10.1111/j.1439-0523.2007.01347.x
- Boersma J.G., Buirchell B.J., Sivasithamparam K., Yang H. Development of two of a sequence-specific PCR marker linked to the *le* gene that reduces pod shattering in narrow-leaved lupin (*Lupinus angustifolius* L.). *Genetics and Molecular Biology*. 2007c;30(3):623-629. DOI: 10.1590/S1415-47572007000400020
- Egorova G.P., Rybnikova V.A., Pomomareva L.T., Nikishkina M.A., Yakusheva A.S. Catalogue of the VIR global

- collection. Issue 909. Narrow-leaved lupin (*Lupinus angustifolius* L.). Description of accessions according to their seed productivity elements, chemical composition of seeds, and resistance to anthracnose. St. Petersburg: VIR; 2020. [in Russian] (Егорова Г.П., Рыбникова В.А., Пономарева Л.Т., Никишкина М.А., Якушева А.С. Каталог мировой коллекции ВИР. Выпуск 909. Люпин узколистый (*Lupinus angustifolius* L.). Характеристика образцов по элементам семенной продуктивности, химическому составу семян, устойчивости к антракнозу. Санкт-Петербург: ВИР; 2020). DOI: 10.30901/978-5-907145-15-3
- Ermakov A.I., Arasimovich V.V., Yarosh N.P. Methods of biochemical research in plants (Metody biokhimičeskogo issledovaniya rasteniy). Leningrad: Agropromizdat; 1987. [in Russian] (Ермаков А.И., Арасимович В.В., Ярош Н.П. Методы биохимического исследования растений. Ленинград: Агропромиздат; 1987).
- Frick K.M., Kamphuis L.G., Siddique K.H.M., Singh K.B., Foley R.C. Quinolizidine alkaloid biosynthesis in lupins and prospects for grain quality improvement. *Frontiers in Plant Science*. 2017;8:87. DOI: 10.3389/fpls.2017.00087
- Gladstones J.S. Distribution, origin, taxonomy, history and importance. In: J.S. Gladstones, C.A. Atkins, J. Hamblin (eds). *Lupins as Crop Plants: Biology, Production, and Utilization*. Wallingford: CAB International; 1998. p.1-36.
- Hirilovich I.S., Dzhus M.A. Dubrava: nature monument of republican significance. (Pamyatnik prirody respublikanskogo znacheniya "Dubrava"). Minsk; 2009. [in Russian] (Гирилович И.С., Джус М.А. Памятник природы республиканского значения «Дубрава». Минск; 2009).
- Integrated Taxonomic Information System. 2018. Available from: <https://www.itis.gov/> [accessed Feb. 10, 2020].
- Konarev V.G. (ed.). Identification of varieties and registration of crop genetic diversity according to seed proteins (Identifikatsiya sortov i registratsiya genofonda kulturnykh rasteniy po belkam semyan). St. Petersburg: VIR; 2000. [in Russian] (Идентификация сортов и регистрация генофонда культурных растений по белкам семян / под ред. В.Г. Конарева. Санкт-Петербург: ВИР; 2000).
- Kuptsov N.S., Takunov I.P. Lupine (genetics, breeding, and heterogeneous plantings) (Lyupin [genetika, selektsiya, geterogennyye posevy]). Bryansk; 2006. [in Russian] (Купцов Н.С., Такунов И.П. Люпин (генетика, селекция, гетерогенные посева). Брянск; 2006).
- Lambers H., Bishop J.G., Nopper S.D., Laliberté E., Zúñiga-Feest A. Phosphorus-mobilization ecosystem engineering: the roles of cluster roots and carboxylate exudation in young P-limited ecosystems *Annals of Botany*. 2012;110(2):329-348. DOI: 10.1093/aob/mcs130
- Lucas M.M., Stoddard F.L., Annicchiarico P., Frías J., Martínez-Villaluenga C., Sussmann D. et al. The future of lupin as a protein crop in Europe. *Frontiers in Plant Science*. 2015;6:705. DOI.org/10.3389/fpls.2015.00705
- Maysuryan N.A., Atabekova A.I. Lupine (Lyupin). Moscow: Kolos; 1974. [in Russian]. (Майсурян Н.А., Атабекова А.И. Люпин. Москва: Колос; 1974).
- Privalov Ph.I., Shor V.Ch. Prospects of cultivation, breeding and seed growing of lupine in Belarus. *Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Agrarian Series*. 2015;(2):47-53. [in Russian] (Привалов Ф.И., Шор В.Ч. Перспективы возделывания, селекции и семеноводства люпина в Беларуси. *Весці Нацыянальнай акадэміі навук Беларусі. Серыя аграрных навук*. 2015;(2):47-53).
- Stepanova S., Nazarova N., Korneichuk V., Lehmann C., Miko-laichik Y. The international COMECON list of descriptors for the genus *Lupinus* L. Leningrad: VIR; 1985. [in Russian] (Степанова С., Назарова Н., Корнейчук В., Леман Х., Миколайчик Я. Международный классификатор СЭВ рода *Lupinus* L. Ленинград: ВИР; 1985).
- Vishnyakova M.A., Kushnareva A.V., Shelenga T.V., Egorova G.P. Alkaloids of narrow-leaved lupine as a factor determining alternative ways of the crop's utilization and breeding. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2020;24(6):625-635. DOI: 10.18699/VJ20.656
- Vishnyakova M.A., Seferova I.V., Buravtseva T.V., Burly-aeva M.O., Semenova E.V., Filipenko G.I., Aleksandrova T.G., Egorova G.P., Yankov I.I., Bulyntsev S.V., Gerasimova T.V., Drugova E.V. VIR global collection of grain legume crop genetic resources: replenishment, conservation and studying: (guidelines). 2nd ed. M.A. Vishnyakova (ed.). St. Petersburg: VIR; 2018. [in Russian] (Вишнякова М.А., Сеферова И.В., Буравцева Т.В., Бурляева М.О., Семенова Е.В., Филипенко Г.И., Александрова Т.Г., Егорова Г.П., Яньков И.И., Булынтцев С.В., Герасимова Т.В., Другова Е.В. Коллекция мировых генетических ресурсов зерновых бобовых ВИР: пополнение, сохранение и изучение: (методические указания). 2-е изд. / под ред. М.А. Вишняковой. Санкт-Петербург: ВИР; 2018). DOI: 10.30901/978-5-905954-79-5
- von Sengbusch R. Bitterstoffarme Lupinen II. *Züchter*. 1931;3:93-209. [in German]
- Ward J.H. Hierarchical grouping to optimize an objective function. *Journal of the American Statistical Association*. 1963, 58(301):236-244.
- Yagovenko T.V., Rudometkina M.V., Rudometkin S.V., Troshina L.V. An improved colorimetric method for determining alkaloids in lupine. (Usovershenstvovanny kolorimetricheskiy metod opredeleniya alkaloidov v lyupine). *Fodder Production*. 2005;(3):27-29. [in Russian] (Яговенко Т.В., Рудометкина М.В., Рудометкин С.В., Трошина Л.В. Усовершенствованный колориметрический метод определения алкалоидов в люпине. *Кормопроизводство*. 2005;(3):27-29).
- Yang H., Renshaw D., Thomas G.J., Buirchell B., Sweetingham M. A strategy to develop molecular markers applicable to wide range of crosses for marker assisted selection in plant breeding: A case study on anthracnose disease resistance in lupin (*L. angustifolius* L.). *Molecular Breeding*. 2008;21(4):473-483. DOI: 10.1007/s11032-007-9146-2

Прозрачность финансовой деятельности / The transparency of financial activities

Авторы не имеют финансовой заинтересованности в представленных материалах или методах.

The authors declare the absence of any financial interest in the materials or methods presented.

Для цитирования / How to cite this article

Анохина В.С., Романчук И.Ю., Саук И.Б., Егорова Г.П., Вишнякова М.А. Комплексная оценка образцов люпина узколистного (*Lupinus angustifolius* L.) из коллекции ВИР в условиях Беларуси. Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 2021;182(3):74-85. DOI: 10.30901/2227-8834-2021-3-74-85

Anokhina V.S., Ramanchuk I.Yu., Sauk I.B., Egorova G.P., Vishnyakova M.A. Complex assessment of narrow-leaved lupine (*Lupinus angustifolius* L.) accessions from the VIR collection in Belarus. Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding. 2021;182(3):74-85. DOI: 10.30901/2227-8834-2021-3-74-85

Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы / The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work

Дополнительная информация / Additional information

Полные данные этой статьи доступны / Extended data is available for this paper at <https://doi.org/10.30901/2227-8834-2021-3-74-85>

Мнение журнала нейтрально к изложенным материалам, авторам и их месту работы / The journal's opinion is neutral to the presented materials, the authors, and their employer

Авторы одобрили рукопись / The authors approved the manuscript

Конфликт интересов отсутствует / No conflict of interest

ORCID

Anokhina V.S. <https://orcid.org/0000-0003-3880-1623>
Ramanchuk I.Yu. <https://orcid.org/0000-0001-9006-7206>
Sauk I.B. <https://orcid.org/0000-0002-2156-3377>
Egorova G.P. <https://orcid.org/0000-0002-8645-3072>
Vishnyakova M.A. <https://orcid.org/0000-0003-2808-7745>

Североамериканские виды яблони – источники хозяйственно ценных признаков для использования в селекции

DOI: 10.30901/2227-8834-2021-3-86-90

УДК.634.11:631.52+632

Поступление/Received: 11.11.2020

Принято/Accepted: 02.09.2021



О. Н. БАРСУКОВА

Федеральный исследовательский центр
Всероссийский институт генетических ресурсов
растений имени Н.И. Вавилова,
Майкопская опытная станция – филиал ВИР,
385746 Россия, Республика Адыгея, Майкопский район,
п. Подгорный, ул. Научная, 1
✉ semenov50@mail.ru

North American apple-tree species: sources of useful agronomic traits for breeding

O. N. BARSUKOVA

N.I. Vavilov All-Russian Institute
of Plant Genetic Resources,
Maikop Experiment Station of VIR,
1 Nauchnaya St., Podgorny,
Maikopsky District,
Republic of Adygea 385746, Russia
✉ semenov50@mail.ru

В статье представлены результаты изучения коллекции североамериканских видов яблони. Выделены формы, обладающие целым набором ценных признаков для селекционного использования, включая поздние сроки цветения, устойчивость к болезням, длительную лежкость плодов и другие. Кроме того, дана краткая характеристика коллекционных образцов мелкоплодных декоративных яблонь (кребы), полученных с участием североамериканских видов, и выделены наиболее ценные для практического использования.

Ключевые слова: позднее цветение, устойчивость к болезням, длительная лежкость, кребы.

The results of studying the collection of North American apple-tree species are presented. Forms with a whole set of traits interesting for breeding are highlighted, including such features as late flowering schedule, disease resistance, long shelf life of fruits, etc. In addition, the small-fruited ornamental apple-tree (crab apple) accessions obtained from North American species are briefly described, and the most valuable of them are recommended for practical uses.

Key words: late flowering, disease resistance, long shelf life, crab apples.

Введение

Создание новых высокопродуктивных и высококачественных сортов плодовых культур, обладающих устойчивостью к болезням и неблагоприятным условиям среды, невозможно без привлечения в селекцию огромного потенциала дикорастущих видов. Н. И. Вавилов обосновал закономерности концентрации большого разнообразия видов, разновидностей и форм плодовых культур в основных центрах их происхождения (Vavilov, 1964).

На Майкопской опытной станции – филиале ВИР собрана наиболее полная по генетическому разнообразию коллекция диких видов яблони (*Malus* Mill.), которая является важнейшим источником ценных генов для селекции на основные биолого-хозяйственные признаки. Коллекция представлена видами из всех центров происхождения яблони: восточноазиатского, среднеазиатского, переднеазиатского (включая Кавказ), европейско-сибирского и североамериканского. Особое место среди них занимают виды Северной Америки. Согласно исследованиям В. Т. Лангенфельда (Langenfeld, 1991), начало формированию североамериканских видов положили третичные формы яблони в период, когда еще до разделения материков происходило распространение плодовых из первичного восточноазиатского центра в Северную Америку. Проникшие туда некоторые формы первичной яблони сформировали затем особую ветвь эволюции крупноплодных видов яблони, объединенных в секцию *Chloromeles* (Desne) Rehd. (яблони зеленоплодные) по системе В. Т. Лангенфельда (Langenfeld, 1991).

Они сконцентрированы в основном в центральных и восточных штатах США и частично в Канаде. При этом на центральном участке (бассейны рек Миссисипи и Миссури) сформировалась яблоня айвовская – *M. ioensis* (Wood) Britt, в восточных приатлантических штатах – яблоня венечная – *M. coronaria* (L.) Mill. и узколистная – *M. angustifolia* (Ait.) Michx. Они отличаются довольно крупными (3–5 см в диаметре) зелеными шаровидными плодами с твердой горько-кислой мякотью. Цветки – в щитковидных соцветиях, очень ароматные. Кроме того, на тихоокеанском побережье Северной Америки (от Аляски до Калифорнии) сформировалась яблоня бурая – *M. fusca* (Raf.) S.K. Schneid., относящаяся к секции *Sorbomalus* Zabel.

Установлен хромосомный состав североамериканских видов. Так, яблоня айвовская (*M. ioensis*) и яблоня бурая (*M. fusca*) имеют диплоидный набор хромосом, тогда как остальные виды являются триплоидами и тетраплоидами (Ponomarenko V.V., Ponomarenko K.V., 2013; Nesterov, 1977). По данным Е. Н. Седова (Sedov, 2011), селекция яблони с использованием полиплоидии особенно перспективна при создании регулярно плодоносящих сортов с высокотоварными плодами, обладающими повышенным содержанием питательных и биологически активных веществ.

Как и многие коллекционные виды азиатского и европейского центров происхождения, яблони Северной Америки также обладают целым рядом ценных признаков, которые необходимо более широко использовать в селекционном процессе.

Материалы и методы

Со времени основания станции большое внимание было уделено мобилизации дикорастущих видов яблони. Североамериканские виды были интродуцированы уже в 30-е годы прошлого века. Так, яблоня айовская (*M. ioensis*, к-2352) поступила в коллекцию еще в 1932 г. из Германии. Одна из форм яблони венечной (*M. coronaria*, к-2336) приобретена в Уманском СХИ Киевской области в 1937 г., другая форма (к-14986) – из Государственного ботанического сада (г. Москва) в 2004 г. Гибридная яблоня Суларда – *M. × souldardii* (Bailey) Britt. (к-2419) поступила в 1931 г. из Млеевской опытной станции (Украина). Позднее были приобретены две формы гибридной яблони плоскоплодной (*M. × platycarpa* Rehd.) (к-29489 и к-36279) из Ботанического сада МГУ в 1976 г. и Талгарского карантинного питомника в 1979 г. Все они представляют собой секцию зеленоплодных яблонь (*Chloromeles*). Кроме того, из Германии (Ботанический сад в Дрездене-Пильнице) в 2000 г. поступила яблоня бурая (*M. fusca*), относящаяся к секции рябиновидных яблонь (*Sorbomalus*). После апробации было установлено, что, по всей вероятности, это сеянец яблони бурой. От типичной яблони бурой отличается крупными (до 2,5 см в диаметре) плодами и неоппадающей чашечкой.

В настоящей статье также дана характеристика североамериканских мелкоплодных декоративных яблонь (кребы), в происхождении которых принимали участие некоторые североамериканские виды.

Изучение коллекции проводили согласно методическим указаниям ВИР (Krivchenko, 1972; Nesterov, 1986). Для апробации видов использовали помологические описания, составленные В. Т. Лангенфельдом (Langenfeld, 1991) и Я. С. Нестеровым (Nesterov, 1977). Видовые названия указаны в соответствии с В. Т. Лангенфельдом (Langenfeld, 1991). Фотографии и краткая характеристика коллекции видов представлена в атласе (Barsukova, 2012).

Результаты и обсуждение

Яблони североамериканского центра происхождения значительно отличаются по морфологическим и хозяйственно-биологическим признакам от других видов рода *Malus*. В процессе их изучения проведено помологическое описание, определены фенологические особенности, сроки цветения и вступление в плодоношение, устойчивость к болезням, урожайность, качество, лежкость, биохимический состав плодов, декоративность и другие показатели. Установлено, что коллекционные формы североамериканских видов характеризуются поздними сроками цветения. Так, по среднемноголетним данным, массовое цветение их проходит в первой или второй декаде мая, что значительно позже, чем у других видов, особенно ягодных яблонь (sec. *Gymnomeles* Koehne), у которых массовое цветение отмечается в первой половине апреля. Поздние сроки цветения – одно из наиболее значимых преимуществ, которыми обладают зеленоплодные яблони. Это особенно проявляется в последние годы, когда возрастает число климатических аномалий, характеризующихся в нашем регионе экстремально теплой погодой в январе и феврале и последующими поздневесенними заморозками. Так произошло в 2014 г., когда в конце марта температура снизилась до –9°C на уровне двух метров от поверхности. Это привело к сильному подмерзанию некоторых видов из секций

Gymnomeles и *Sorbomalus*. Особенно пострадали ягодные яблони, имеющие наиболее короткий период покоя, у которых подмерзла даже крона деревьев. На этом фоне североамериканские яблони имели степень подмерзания на уровне 1–2 баллов. В мае у некоторых из них было отмечено даже изреженное цветение.

Большое внимание уделено изучению устойчивости коллекционных образцов к болезням: парше листьев – *Venturia inaequalis* (Cooke) Wint., мучнистой росе – *Podosphaera leucotricha* Salm., бурой пятнистости листьев – *Phyllosticta mali* Pr. et Del. Установлено, что все образцы устойчивы к мучнистой росе, но в разной степени поражаются паршой и восприимчивы к бурой пятнистости листьев. В таблице 1 представлен средний балл поражения за все годы изучения, начиная с 70-х годов прошлого века. Следует отметить, что за последние годы вместе с изменением климата изменилась и фитопатогенная обстановка в садах, снизилась степень поражения видов образцов паршой, за исключением наиболее восприимчивых видов, особенно из среднеазиатского центра происхождения: *M. sieversii* (Ledeb.) M. Roem., *M. niedzwetzkyana* Dieck и других. В то же время значительно возросли распространение и вредоносность бурой пятнистости листьев на многих коллекционных видеобразцах.

По многолетним данным, наиболее высокую устойчивость к парше и мучнистой росе показали обе формы *M. coronaria*. Слабое поражение отмечено у *M. × platycarpa*.

Проведено предварительное изучение характера наследования устойчивости к мучнистой росе и парше у выделенных видов после целенаправленных скрещиваний и последующего искусственного заражения гибридных сеянцев в стадии 3–5 листьев на светустановке в лабораторных условиях. Было установлено, что при скрещивании *M. coronaria* (к-2336) с восприимчивыми к мучнистой росе и парше сортами 'Ренет Симиренко' и 'Эзоп Спиценбург' выход устойчивых к мучнистой росе гибридных сеянцев составил 86,4 и 61,5%, при скрещивании *M. × platycarpa* (к-29489) – 56,5 и 76,0% (табл. 2). Кроме того, в анализирующем скрещивании этой же формы *M. coronaria* (к-2336) с восприимчивым к парше сортом 'Эзоп Спиценбург' количество устойчивых к болезни гибридных сеянцев составило 85,7%. Таким образом, *M. coronaria* (к-2336) и *M. × platycarpa* (к-29489) могут быть использованы в селекции как потенциальные источники новых неидентичных генов устойчивости к этим заболеваниям.

Ниже дается более подробная характеристика самых перспективных североамериканских видов, находящихся в коллекции.

Яблоня венечная (*M. coronaria*, к-2336) представляет собой среднерослое дерево с округлой кроной. Листья довольно крупные, овальные, слаболопастные. При распускании – бронзово-красные, позднее – зеленые, без опушения. Осенью приобретают оранжевую окраску. Цветение позднее, в первой или второй декаде мая. Цветки розовые, довольно крупные (до 4,2 см в диаметре), имеют сильный аромат фиалки. Соцветия щитковидные. Плоды зелено-желтые, плоско-шаровидные, слабребристые, в диаметре 2,3–3,5 см. Вкус горьковато-кислый, с терпкостью. Урожайность средняя. Плоды созревают в октябре, обладают длительной лежкостью. По химическому составу отличаются высоким содержанием аскорбиновой кислоты – до 53,1 мг%, сумма сахаров – 6,2%, сухих веществ – от 14,4 до 20,2%. Кроме того, образец выделяется скороплодностью и декоративностью, особен-

Таблица 1. Степень поражения болезнями североамериканских видов яблони (*Malus Mill.*)
Table 1. Degrees of disease affliction among North American apple-tree (*Malus Mill.*) species

№ по каталогу ВИР / VIR catalogue No.	Название вида / Species	Секция / Section	Поражение, балл / Affliction, score			
			Парша / Scab		Мучнистая роса / Powdery mildew	Бурая пятнистость / Leaf spot
			лист / leaf	плод / fruit		
2336	<i>M. coronaria</i>	<i>Chloromeles</i>	0	0	0	3
14986	<i>M. coronaria</i>	<i>Chloromeles</i>	0	0	2	3
2352	<i>M. ioensis</i>	<i>Chloromeles</i>	3	2	0	3
36279	<i>M. × platycarpa</i>	<i>Chloromeles</i>	2	1	0	3
29489	<i>M. × platycarpa</i>	<i>Chloromeles</i>	0	1	0	3
2414	<i>M. × souldardii</i>	<i>Chloromeles</i>	3	2	2	3
41274	<i>M. × fusca</i> (сеянец)	<i>Sorbomalus</i>	3	2	1	3

Таблица 2. Наследование устойчивости к мучнистой росе североамериканских видов яблони (*Malus Mill.*)
Table 2. Inheritance of powdery mildew resistance in North American apple-tree (*Malus Mill.*) species

Комбинации скрещиваний / Cross combinations	Заражено сеянцев (шт.) / Infected seedlings (pcs)	Количество устойчивых сеянцев (0–2 балла) / Number of resistant seedlings (0–2 points)	% устойчивых / Percentage of resistant seedlings
<i>Malus coronaria</i> (к-2336) × Эзоп Спиценбург	26	16	61,5
<i>Malus coronaria</i> (к-2336) × Ренет Симиренко	41	38	86,4
<i>Malus × platycarpa</i> (к-29489) × Ренет Симиренко	82	46	56,5
<i>Malus × platycarpa</i> (к-29489) × Эзоп Спиценбург	25	19	76,0
<i>Malus × platycarpa</i> (к-29489), свободное опыление	56	41	73,2

но в период цветения. Другая форма *M. coronaria* (к-14986) отличается более крупными шаровидными плодами (до 5 см в диаметре).

Яблоня айовская (*M. ioensis*, к-2352). Впервые была описана английским ботаником Вудом еще в 1850 г. под названием *Pyrus coronaria* var. *ioensis* Wood (Langenfeld, 1991). Дерево среднего роста, листья крупные, слабопестчатые. Цветки розовые, ароматные. Плоды довольно крупные (до 4 см в диаметре), широкоокруглые. Мякоть плотная, горьковато-кислая. Как и у яблони венечной, отмечается повышенное содержание аскорбиновой кислоты в плодах – до 44,5 мг%, содержание сухих веществ – 17,6%, сумма сахаров – 7,1%. Плоды отличаются особенно длительной лежкостью. В наших условиях хорошо сохраняются на земле под деревом всю зиму, и затем лежат еще долго, не сгнивая, чему способствует повышенная устойчивость к плодовой гнили (*Monilia fructigena* Pers). Образец отличается высокой урожайностью, скороплодностью и ценится как декоративное растение.

В секцию *Chloromeles* также входят несколько гибридных видов. Среди них яблоня Суларда (*M. × souldardii*), образованная от скрещивания яблонь айовской *M. ioensis* и низкой *M. pumila* Mill. Дерево среднерослое, с густой шаровидной кроной. Листья широкоокруглые, слабопестчатые, толстые, морщинистые. Цветки бледно-розовые, с ароматом розы. Плоды крупные (до 5 см в диаметре), плоскоокруглые, слаборебристые. Мякоть плотная, кисло-сладкая, с горечью. Содержание сухих веществ – 20,4%, сумма сахаров – 10,9%, аскорбиновой кислоты – до 24,8%. Образец восприимчив к парше и бурой пятнистости листьев, но устойчив к мучнистой росе. Урожайность средняя. Обладает длительной лежкостью плодов. Используется в декоративных целях.

В коллекции также имеются две формы гибридной яблони плоскоплодной (*M. × platycarpa*), образованной от скрещивания яблонь венечной и низкой (*M. coronaria* × *M. pumila*). Деревья среднерослые, с широкоокруглой густой кроной. Одна из форм (к-36279) имеет более

крупные листья (до 9 см в диаметре) и плоды в диаметре до 4,6 см. Цветение у обеих форм позднее, проходит в первой половине мая. Цветки розовые, крупные, ароматные. Соцветия щитковидные. Плоды шаровидные и плоскоокруглые. Плодоножки тонкие и длинные (до 4 см в длину). Мякоть зеленоватая, плотная, вкус кислый с горечью, вяжущий. Плодоношение ежегодное, от умеренного до сильного. Плоды обладают длительной лежкостью. Обе формы слабо поражаются паршой и высокоустойчивы к мучнистой росе, но восприимчивы к бурой пятнистости. Как отмечено выше, форма (к-29429) может быть использована в селекции как донор устойчивости к мучнистой росе. В анализирующих скрещиваниях дает выход устойчивых гибридных семян от 56,5 до 76,0%.

Кроме отмеченных видов, в Северной Америке широкое распространение получили мелкоплодные декоративные яблони (кребы). По мнению Л. И. Симиренко (Simirenko, 1972), они произошли от скрещивания видов *M. baccata* (L.) Borkh., *M. spectabilis* (Aiton) Borkh., *M. prunifolia* (Willd.) Borkh. с видами *M. coronaria* и *M. angustifolia*.

В. Л. Витковский (Vitkovsky, 2003) считает, что в происхождении североамериканских кребов участвовали *M. coronaria*, *M. fusca*, *M. pallasiana* Juz. Кроме того, по мнению Ф. Д. Лихоноса (Likhonos, 1972), в их происхождении принимали участие и культурные американские сорта. По системе, предложенной Ф. Д. Лихоносом для сортов культурной яблони (Likhonos, 1972), кребы, как и другие сорта яблони сливолистной, относятся к подвиду яблони домашней *M. domestica* subsp. *prunifolia* (Willd.) Likh. Многие из них отличаются обильным и красивым цветением, богатым урожаем небольших яблок различного цвета, формы и вкуса (табл. 3).

В таблице представлена краткая характеристика некоторых кребов, находящихся в коллекции. Большая часть из них восприимчивы к парше, но устойчивы к мучнистой росе. Выделены кребы, у которых устойчивость к болезням сочетается с высокой урожайностью и удовлетворительным вкусом плодов ('Долго', 'Джон Дауни', 'Фэйри'), что позволяет использовать их для получения экологически чистой продукции, пригодной для технической переработки.

Таблица 3. Коллекционные образцы североамериканских кребов
Table 3. North American crab apple accessions

№ по каталогу ВИР / VIR catalogue No.	Название / Name	Степень поражения, балл / Affliction degree, score		Краткое описание / Brief description
		парша / scab	мучнистая роса / powdery mildew	
2311	Ампл	3	2	Цветки крупные, розовые, махровые. Плоды мелкие, урожайность слабая
362	Виктория	4	2	Сорт летний, урожайный. Плоды сладко-кислые, ароматные.
384	Вирджиния	4	2	Сорт осенний, урожайный, зимостойкий. Плоды мелкие (до 25 г.), вкус удовлетворительный.
409	Геспер Роз	2	1	Плоды, сочные, ароматные, кисло-сладкие, терпкие.
414	Гислоп	4	2	Сорт осенний, урожайный. Плоды мелкие, вкус посредственный.
529	Джон Дауни	1	2	Плоды средней величины, сочные, кисло-сладкие, устойчивые к плодовой гнили.
553	Долго	1	2	Плоды средние (30–40 г.), красные, удлинено-конические, сладко-кислые. Сорт высокоурожайный.
2454	Марта	3	3	Плоды ребристые, темно-красные. Мякоть сочная, нежная, хорошего вкуса.
1472	Рэссет сладкий	3	2	Сорт осенний, высокоурожайный. Плоды (30–40 г.), сладкие с незначительной кислотой.
9285	Орендж	2	2	Плоды оранжевые, сочные, устойчивы к плодовой гнили. Урожайность низкая.
1714	Фэйри	2	2	Плоды округло-конические, весом 30–40 г. Вкус хороший, кисло-сладкий. Сорт осенний, урожайный.

Заключение

Таким образом, в результате изучения из коллекции выделены некоторые формы североамериканских видов, которые обладают целым набором полезных признаков для использования в селекции, включая поздние сроки цветения, высокую урожайность, устойчивость к болезням, скороплодность, крупноплодность, длительную лежкость, высокое содержание аскорбиновой кислоты в плодах, декоративность и другие ценные качества.

Работа выполнена в рамках государственного задания согласно бюджетным проектам ВИР по теме № 0662-2020-0004 «Коллекции ВИР вегетативно размножаемых культур (картофель, плодовые, ягодные, декоративные, виноград) и их диких родичей – изучение и рациональное использование».

The work was done within the framework of the State Task according to the theme plan of VIR, Project No. 0662-2020-0004 "Collections of vegetatively propagated crops (potato, fruit, berry and ornamental crops, grapes) and their wild relatives at VIR: studying and sustainable utilization".

References / Литература

- Barsukova O.N. Atlas. The gene pool of wild apple species (Atlas. Genofond dikorastushchikh vidov yabloni). Mai-kop; 2012. [in Russian] (Барсукова О.Н. Атлас. Генофонд дикорастущих видов яблони. Майкоп; 2012).
- Krivchenko V.I. (ed.) Study of disease resistance in fruit, berry and ornamental crops: guidelines (Izucheniye ustoychivosti plodovykh, yagodnykh i dekorativnykh kultur k zabolevaniyam: metodicheskiye ukazaniya). Leningrad: VIR; 1972. [in Russian] (Изучение устойчивости плодовых, ягодных и декоративных культур к заболеваниям. Методические указания / под ред. В.И. Кривченко. Ленинград: ВИР; 1972).
- Langenfeld V.T. Apple tree. Morphological evolution, phylogeny, geography, systematics (Yablonya. Morfologicheskaya evolyutsiya, filogeniya, geografiya, sistematika). Riga: Zinātne; 1991. [in Russian] (Лангенфельд В.Т. Яблоня. Морфологическая эволюция, филогения, география, систематика. Рига: Зинатне; 1991).
- Likhonos F.D. The systematics of cultivated apple varieties – *Malus domestica* (Borkh.). Likh. comb. nov. (Sistematika sortov kulturnoy yabloni – *Malus domestica* (Borkh.). Likh. comb. nov.). *Bulletin of Applied Botany, Genetics and Plant Breeding*. 1972;46(2):3-24. [in Russian] (Лихонос Ф.Д. Систематика сортов культурной яблони – *Malus domestica* (Borkh.) Likh. comb. nov. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 1972;46(2):3-24).
- Nesterov Ya.S. Catalogue of the VIR global collection. Issue 209. Species and varieties of the genus of *Malus* Mill. Leningrad: VIR; 1977. [in Russian] (Нестеров Я.С. Каталог мировой коллекции ВИР. Выпуск 209. Виды и разновидности рода *Malus* Mill. Ленинград: ВИР; 1977).
- Nesterov Ya.S. Studying the collection of pome fruit crops and identification of intensive-type cultivars, Guidelines (Izucheniye kollektzii semechkovykh kultur i vyyavleniye sortov intensivnogo tipa. Metodicheskiye ukazaniya). Leningrad: VIR; 1986. [in Russian] (Нестеров Я.С. Изучение коллекции семечковых культур и выявления сортов интенсивного типа: Методические указания. Ленинград: ВИР; 1986).
- Ponomarenko V.V., Ponomarenko K.V. The gene pool of *Malus* Mill. spp. (Genofond vidov roda *Malus* Mill. Yablonya). St. Petersburg; 2013. [in Russian] (Пономаренко В.В., Пономаренко К.В. Генофонд видов рода *Malus* Mill. Яблоня. Санкт-Петербург; 2013).
- Sedov E.N. Breeding and new apple cultivars (Selektsiya i novye sorta yabloni). Orel: VNIISPK; 2011. [in Russian] (Седов Е.Н. Селекция и новые сорта яблони. Орел: ВНИИСПК; 2011).
- Simirenko L.P. Pomology. Vol. 1. Apple tree (Pomologiya. T. 1. Yablonya). Kiev: Urozhay; 1972. [in Russian] (Симиренко Л.П. Помология. Т. 1. Яблоня. Киев: Урожай; 1972).
- Vavilov N.I. Problems of crop immunity. Vol. 4 (Problemy immuniteta kulturnykh rasteniy. T. 4). Moscow; Leningrad; 1964. [in Russian] (Вавилов Н.И. Проблемы иммунитета культурных растений. Т. 4. Москва; Ленинград; 1964).
- Vitkovsky V.L. Apple trees (Yabloni). In: *Fruit plants of the world (Plodovye rasteniya mira)*. St. Petersburg; Moscow; Krasnodar: Lan; 2003. p.17-40. [in Russian] (Витковский В.Л. Яблони. В кн.: *Плодовые растения мира*. Санкт-Петербург; Москва; Краснодар: Лань; 2003. С.17-40).

Прозрачность финансовой деятельности / The transparency of financial activities

Автор не имеет финансовой заинтересованности в представленных материалах или методах.

The author declares the absence of any financial interest in the materials or methods presented.

Для цитирования / How to cite this article

Барсукова О.Н. Североамериканские виды яблони – источники хозяйственно ценных признаков для использования в селекции. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2021;182(3):86-90. DOI: 10.30901/2227-8834-2021-3-86-90

Barsukova O.N. North American apple-tree species: sources of useful agronomic traits for breeding. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2021;182(3):86-90. DOI: 10.30901/2227-8834-2021-3-86-90

Автор благодарит рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы / The author thanks the reviewers for their contribution to the peer review of this work

Дополнительная информация / Additional information

Полные данные этой статьи доступны / Extended data is available for this paper at <https://doi.org/10.30901/2227-8834-2021-3-86-90>

Мнение журнала нейтрально к изложенным материалам, авторам и их месту работы / The journal's opinion is neutral to the presented materials, the authors, and their employer

Автор одобрил рукопись / The author approved the manuscript

Конфликт интересов отсутствует / No conflict of interest

The impact of weather conditions in different years on the biochemical composition of linseed oil

DOI: 10.30901/2227-8834-2021-3-91-100

УДК 633.854.54

Поступление/Received: 15.03.2021

Принято/Accepted: 02.09.2021



G. A. POPOVA¹, N. B. ROGALSKAYA¹, N. V. KNYAZEVA¹,
V. M. TROFIMOVA¹, T. V. SHELENGA²,
E. A. POROKHOVINOVA², N. B. BRUTCH^{2*}

¹ Siberian Research Institute of Agriculture and Peat,
branch of the Siberian Federal Scientific Center
of Agro-Bio Technologies
of the Russian Academy of Sciences,
3 Gagarina St., Tomsk 634050, Russia

² N.I. Vavilov All-Russian Institute
of Plant Genetic Resources,
42, 44 Bolshaya Morskaya Street,
St. Petersburg 190000 Russia

* ✉ n.brutch@vir.nw.ru

Влияние погодных условий разных лет на биохимический состав масла льна

Г. А. ПОПОВА¹, Н. Б. РОГАЛЬСКАЯ¹, Н. В. КНЯЗЕВА¹,
В. М. ТРОФИМОВА¹, Т. В. ШЕЛЕНГА²,
Е. А. ПОРОХОВИНОВА², Н. Б. БРАЧ^{2*}

¹ Сибирский научно-исследовательский институт
сельского хозяйства и торфа – филиал Сибирского
федерального научного центра агробиотехнологий
Российской академии наук,
634050 Россия, г. Томск, ул. Гагарина, 3,

² Федеральный исследовательский центр
Всероссийский институт генетических ресурсов
растений имени Н.И. Вавилова,
190000 Россия, г. Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44

* ✉ n.brutch@vir.nw.ru

Background. Linseed oil is a versatile product with varying biochemical composition. Linseed breeding is aimed at producing cultivars with different chemical properties in their oil. The crop is widespread but the environment has a great effect on its fatty acid biosynthesis.

Materials and methods. The impact of weather conditions on the variations in fatty acids composition was studied. Twenty linseed cultivars and accessions of diverse origin and with varying oil composition from the VIR collection were grown in Tomsk Province in 2016–2018. The content of 15 fatty acids (lauric, myristic, palmitic, palmitoleic, margaric, stearic, oleic, cis-vaccenic, linoleic, linolenic, arachidic, eicosenic, arachidonic, behenic, and lignoceric) was assessed in linseed oil using gas-liquid chromatography.

Results. The tested material presented a wide diversity of genes controlling different steps of fatty acids biosynthesis and genetic mechanisms involved in the responses to the changing environment. The analysis of variance proved that the content of oleic, linoleic, linolenic and lignoceric acids was controlled solely by the genotype. The content of palmitic and stearic acids was influenced by both the genotype and environment. The synthesis of lauric and cis-vaccenic acids was significantly affected by the weather. Practically all acids, except linoleic and linolenic ones, showed a very high random variation, which in our experiment included genotype × environment interaction. The accessions differed in the range of variation in their characters under different conditions. There was no definite regularity in the changes of fatty acid content in the tested genotypes during 3 years.

Conclusion. The assessed genotypes probably possess different regulatory mechanisms for fatty acid biosynthesis. Thus, they present a diverse stock for further investigations into fatty acid biosynthesis and for the development of new linseed cultivars widely adaptable to environmental conditions.

Key words: linseed oil, fatty acids, environmental conditions, genotype.

Актуальность. Масло льна используют для различных целей в зависимости от состава, и селекция культуры направлена на создание сортов с различными биохимическими характеристиками. Культура широко распространена в различных климатических зонах, условия оказывают сильное влияние на биосинтез жирных кислот. Исследование направлено на изучение воздействия погодных условий на изменения состава жирных кислот.

Материалы и методы. Двадцать сортов и линий масличного льна из коллекции ВИР, различающихся по происхождению и составу масла, выращивали в Томской области в 2016–2018 гг. Содержание лауриновой, миристиновой, пальмитиновой, пальмитолеиновой, маргаритиновой, стеариновой, олеиновой, вакценовой, линолевой, линоленовой, арахидиновой, эйкозеновой, арахидоновой, бегеновой и лигноцеридной кислот оценивали методом газо-жидкостной хроматографии.

Результаты. Проанализированный материал представляет широкое разнообразие генов, контролирующих различные этапы биосинтеза жирных кислот, и генетических механизмов, участвующих в реакциях на изменяющиеся условия среды. Дисперсионный анализ показал, что содержание олеиновой, линолевой, линоленовой кислот контролируется только генотипом. Содержание пальмитиновой и стеариновой кислот зависит от генотипа и окружающей среды. На синтез лауриновой и цис-вакценовой кислот значимо влияют условия выращивания. Все кислоты, кроме линолевой и линоленовой, демонстрировали высокое случайное варьирование, которое в нашем опыте включало в себя взаимодействие генотипа со средой. Образцы различались по степени варьирования признаков в разных условиях. Определенной закономерности изменения содержания жирных кислот за три года эксперимента обнаружено не было.

Заключение. Изученные генотипы, возможно, имеют различные механизмы регуляции синтеза жирных кислот и представляют разнообразный материал для дальнейших теоретических исследований этой регуляции и, с другой стороны, для селекции новых сортов масличного льна с широкой адаптацией к условиям выращивания.

Ключевые слова: масло льна, жирные кислоты, погодные условия, генотип.

Introduction

Linum usitatissimum L. is one of the oldest and most important industrial crops. It is grown all over the world. For many centuries, mainly fiber flax was cultivated in Russia. But now its area is greatly reduced and replaced by linseed because of its unique traits and wide-scale applications in various industries and medicine (Kapinos et al., 2014). So, an increase in linseed production appeared to be an answer to the demands of the world market. In 2001, linseed in Russia occupied only 8.7 thousand hectares. According to the data of the Federal State Statistics Service for 2019, the sowing area of linseed in Russia farms of all categories reached 814.7 thousand hectares. In one year, the linseed cultivation area increased by 9.3% (by 69,100 ha). In 5 years, the increase by 63.6% (by 316,700 ha) was observed; in 10 years, by 458.3% (by 668,800 ha). Significant part of linseed is now produced in Siberia, where this crop is not traditional. In Omsk Province, in 2019, linseed was cultivated over the area of 124,100 ha (15.2% of the total area under linseed); in Chelyabinsk Province, 92,000 ha (11.3%); in Altai Territory, 89,000 ha (10.9%); in Kurgan Province, 62,400 ha (7.7%). Although the main oilseed crop in terms of its sowing area in Novosibirsk Province is sunflower (Kapinos et al., 2014), its yield is not high: in 2008–2012 it was 0.4 t/ha. The average yield of linseed in those years was 0.76 t/ha. This figure also exceeded the yield of rapeseed (0.69 t/ha), cultivated in more humid areas. Such results may be explained by a relatively high drought tolerance of linseed, cultivated in areas with different water availability (Antonova et al., 2012). So, the choice of the linseed crop for cultivation in Siberia should be recognized as rational (Kapinos et al., 2014).

Linseed oil is used for various purposes, depending on its chemical composition. Main differences among modern linseed cultivars can be found in the content of linoleic (LIO) and linolenic (LIN) acids. Traditional linseed oil contains 50% of LIN acid or more. But this kind of oil is not stable – after pressing, it turns rancid quickly (within 3 months). However, it is this acid that provides the oil with a wide range of pharmacological properties (Thompson, Cunnane, 2003) and the ability to dry quickly, which is necessary for the paint industry. Nowadays, many cultivars with low LIN acid content – 2–3% (solin) – are being bred. The latter type of cultivars is usually distinguished for a lot of LIO acid. The ratio between LIO and LIN acids determines the main utilization purposes of the oil: industrial or nutrition and medicine. Oleic (OLE) acid also makes an important contribution to oil quality. Other fatty acids can be found in linseed oil in low and very low concentrations. However, as these acids form a sequential chain of biosynthesis, evaluation of their intraspecific diversity plays an important role in discovering their genetic control and biosynthesis regulation. Such knowledge can also be used in breeding (Brutch et al., 2016a).

The synthesis of fatty acids in plants starts on the basis of acetyl-CoA. After carboxylation, malonyl-CoA is formed. Then the acetyl-CoA carboxylate complex initiates the development of malonyl-acyl carrier protein (ACP), which is the initial substrate of fatty acid synthesis (Durrett et al., 2008). The newly formed malonyl-CoA joins the growing carbon chain. Thus, by sequentially adding two-carbon fragments, myristoyl- and palmitoyl-ACPs are synthesized (Tai, Jaworski, 1993). The formation of a carbon chain is catalyzed by the acetyl-CoA carboxylase complex (Nikolau et al., 2003). Termination of fatty acid elongation is cata-

lyzed by acyl-ACP thioesterases, which hydrolyze ACP to produce free fatty acids. Desaturation of carbon chains is controlled by the system of desaturase enzymes (Somerville et al., 2000).

The research into flax is quite often dedicated to the evaluation of genes, controlling the formation of stearic acid and its unsaturated derivatives. The elongase responsible for the formation of stearic acid (STE), synthesized from palmitic acid (PAL), is controlled by the *FAB1* gene. Successive formation of double bonds in the STE acid chain is carried out by various desaturases. First, the double bond is formed at the 9th position in the carbon chain, generating OLE through stearyl-ACP desaturases, which are encoded by the *SAD1* and *SAD2* genes. In LIO, another double bond is added at the 6th position under the effect of fatty acid desaturases-2, encoded by the *FAD2A* and *FAD2B* genes. The *FAD3A*, *FAD3B*, and *FAD3C* genes control desaturase-3, which forms the third double bond in position 3 of LIN (Vrinten et al., 2000; Banik et al., 2011). All the mentioned genes have been sequenced. They have multiple alleles that carry deletions and point mutations (Thambugala et al., 2013; Khadake et al., 2009; Krasowska et al., 2007, etc.). The desaturase-2 genes in flax are recognized as the main ones that determine the fatty acid composition of the oil (Fofana et al., 2006) and the product of the *FAD2B* gene has a much stronger effect on the trait than that of *FAD2A*. The *FAD3A* and *FAD3B* genes have a high degree of homology (> 95%). However, *FAD3B* has a greater effect on LIN synthesis than the *FAD3A* gene. The reason for this is that the product of the *FAD3A* gene has increased enzymatic activity, and the *FAD3B* gene shows a higher level of expression (Banik et al., 2011).

Contradictory results were obtained for the expression levels of all six desaturase genes in genotypes differing in fatty acid composition. D. Thambugala and S. Cloutier (2014) found that the expression of desaturase genes did not differ significantly between genotypes with different fatty acid compositions. But A. Rajwade et al. (2014) discovered a gene-specific and temporal expression pattern for all flax desaturases and also correspondence of their differential expression profiles with the variation of fatty acid accumulation in the two groups of genotypes: with low and high LIN content. Probably those controversial results were based on the genotypes with different degrees of diversity in the tested samplings.

By the present time, a lot of research has been carried out to evaluate the impact of various environmental factors on the fatty acid composition of oils in different plants species. Great part of such research was aimed at testing desaturase activity changes in different environments. Several experiments helped to discover that high temperatures reduced the activity of desaturases by initiating the degradation of these proteins (Dar et al., 2017). For *Arabidopsis*, the changes in gene expression levels and protein content with temperature were observed in the cases of $\Delta 9$, $\Delta 12$, and $\Delta 15$ desaturases (Vega et al., 2004; Teixeira et al., 2010; Teixeira et al., 2009). Significant natural variation was also found for the temperature responsiveness of v-6 desaturation which is controlled by a separate QTL (Menard et al., 2017).

This experiment was dedicated to the assessment of the effect produced by different weather conditions in Tomsk Province on the variation of fatty acid composition in genetically diverse linseed cultivars and lines in order to select versatile material for cultivation, breeding and further genetic analyses.

Material and methods

Twenty linseed cultivars and accessions of diverse origin and with a wide range of oil quality from the VIR genetic collection (Table 1) were grown in the field in Tomsk Province, Russian Federation, in 2016–2018 on the plots of 1 m². The seeding rate was 8 g/m², with inter-row spacing of 12.5 cm. Harvesting was conducted at the stage of yellow ripening. The chemical composition of seed oil was analyzed using gas–liquid chromatography. The analyses were performed for the content of 15 fatty acids: lauric, myristic, PAL, palmitoleic, margaric, STE, OLE, cis-vaccenic, LIO, LIN, arachidic, eicosenic, arachidonic, behenic, and lignoceric.

tory. The climate in the province is continental cyclonic (Evseeva, 2001). In the annual cycle, the predominance of a negative sum of air temperatures over positive ones is observed. Despite the location of this area in the zone of excessive moisture, droughts and dry spells may occur in some years. The main source of moisture is rainfall, the greater portion of which (up to 80%) occurs during the warm period, with a maximum in summer. The years 2016–2018 of the experiment differed significantly in weather conditions (Figure). In 2016, May and June were characterized by temperatures and precipitation lower than normal levels. July was hot and wet, while August was warm and dry. That year, harvesting was done in the middle of August. In 2017, May

Table 1. Linseed cultivars and accessions from VIR grown in Tomsk Province in 2016–2018

Таблица 1. Сорты и линии из коллекции ВИР, выращенные в Томской области в 2016–2018 гг.

VIR catalogue No.	Name of the accession	Origin
k-5579	cv. 'Voronezhsky 1308'	Russia
k-5831	cv. 'VIR 1650'	Russia
k-8156	cv. 'Severny'	Russia
k-8409	cv. 'Kinelsky 2000'	Russia
k-8438	cv. 'Aisberg'	Ukraine
k-8451	cv. 'Shanxi'	China
k-8599	cv. 'Walaga'	Australia
k-8605	cv. 'Amon'	Czech Republic
k-8606	cv. 'Omega'	Canada
k-8677	cv. 'Istok'	Russia
i-623760	accession IDG 4101	Czech Republic
i-0151239	line l-1 derived from accession k-3730, China	Russia
i-0139791	line l-2-3 derived from accession k-6210 NP (RR) 38, India	Russia
k-8587	line l-1-1 derived from cv. 'L. Dominion', k-6272, England	Russia
i-0148214	line l-1 derived from cv. 'Minerwa' k-6298, USA	Russia
k-8589	line l-2 derived from cv. 'Bolley Golden' k-6392, USA	Russia
i-0139804	line l-1 derived from cv. 'Currong' k-6608, Australia	Russia
i-0139808	line l-1 derived from cv. 'Mermilloid' k-6634, Czech Republic	Russia
k-8597	line l-1-2 derived from cv. 'Eyre' i-601679 Australia	Russia
i-620805	line No. 854	England

Mathematical processing of the experimental results was performed using generally accepted statistical methods. The effect of the genotype and weather conditions of the year on the fatty acid content was assessed using two-factor analysis of variance in Excel for Windows. Correlations were calculated using the Bravais–Pearson formula.

Tomsk Province occupies the southeastern part of the West Siberian Lowland and borders on Kemerovo, Novosibirsk, Omsk and Tyumen Provinces, and Krasnoyarsk Terri-

had normal temperatures but excessive precipitation. June was colder than usual but more humid. July had normal temperatures but less rainfall. August was characterized by a standard temperature and lots of rains. Harvesting took place in the beginning of August. The year 2018 had low temperatures in May and June and normal ones in July and August. Precipitation was abundant in May but deficient in the remaining season. Harvesting was done in the last third of August.

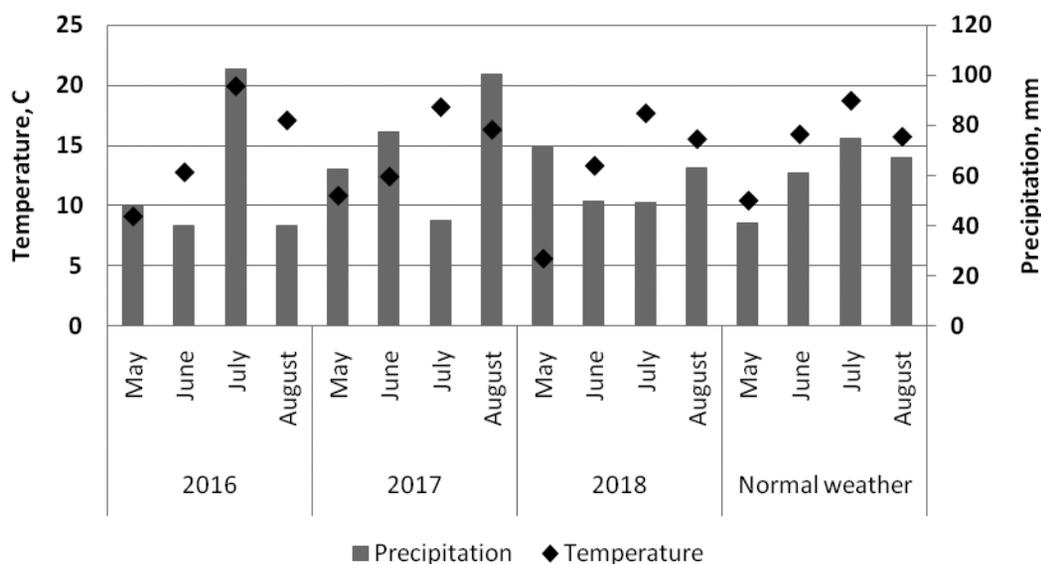


Figure. Mean monthly temperatures and precipitation amounts in Tomsk Province in 2016–2018 compared to the normal weather (official data)

Рисунок. Среднемесячные температуры и суммы осадков в Томской обл. в 2016–2018 гг. в сравнении с нормой (официальные данные)

Results and discussion

The tested genotypes significantly differed in their fatty acid composition and its stability under different weather conditions. Major differences were observed in the content of **linolenic acid**. The highest amount of it, over 60% on average for 3 years, was found in cvs. 'Severny' (k-8156) and 'Kinelsky 2000' (k-8409) from Russia, 'Aisberg' (k-8438, Ukraine), 'Shanxi' (k-8451, China), and in the accessions i-0151239 (derived from k-3730), k-8587 (from 'L. Dominion', Northern Ireland), i-0139808 (from 'Mermilloid', Czech Republic), i-0148214 (from 'Minerwa', USA) and k-8589 (from 'Bolley Golden', USA) (Table 2). The lowest content of LIN (2.74%) was detected in the seed oil of accession No. 854 (i-620805, England). Some accessions were of specific interest, because they demonstrated a rather rare medium content of LIN. They formed two groups. The first one synthesized about 20% of LIN: cv. 'Istok' (k-8677, Russia), cv. 'Walaga' (k-8599), Australia) and the accession k-8597 (derived from cv. 'Eyre', Australia). All these genotypes demonstrated low LIN contents under the conditions of Leningrad Province (Brutch et al., 2016a, b). The second group synthesized about 40% of LIN: cvs. 'Voronezhsky 1308' (k-5579, Russia) and 'Omega' (k-8606, Canada). The latter cultivars, on the contrary, were bred as high-LIN ones. Such results show that a complex of environmental peculiarities can play a very important role in fatty acid synthesis in linseed.

The genotypes tested in Tomsk Province also dramatically differed in the stability of LIN synthesis. The most stable values in different years were observed in the high-LIN accessions: cv. 'Kinelsky 2000', and the line i-0139808 (CV < 2%). The most variable were the low-LIN genotypes: cv. 'Walaga', the accessions k-8597 and i-620805, with CVs about 70–85%. Unlike the other two genotypes, the Eyre accession produced the maximum amount of LIN in the hot 2016. However, it should be mentioned that in July 2016, during seed development, the rainfall was in abundance. All these genotypes have different mutant alleles of the *fad3b* gene (Brutch et al., 2016a) which most probably have different sensitivity to environmental conditions. Other cultivars and accessions did not

have definite correlations between the level of LIN and temperature during the ripening period. Nevertheless, the analysis of variance showed that the amount of LIN significantly depended only on the genotype (92.56%) (Table 3). This result can be explained by the fact that the difference between extreme values of LIN content reached on average 23 times.

Besides, considerable differences among the genotypes were found in the content of LIO, the predecessor of LIN. That is why genotypes abundant in LIN lacked LIO. The maximum amount of LIO – 63% on average for 3 years – was recorded for cv. 'Amon' (k-8605, Czech Republic). Accession i-620805 also had a lot of this acid (58%). The lowest level of LIO (12%) was found in cv. 'Kinelsky 2000'. As in the case with LIN, the genotypes differed in the stability of the character's expression. The most stable among them were: the low-LIO accession i-0139791 (derived from accession k-6210 NP (RR) 38, India), with CV = 0.9%; cv. 'Severny', CV = 1.15%; and the high-LIO accession i-620805, CV = 2.55%. It is interesting that the latter genotype had high variation in the LIN content, which was low in its oil. The analysis of variance showed that the amount of LIO also significantly depended only on the genotype (93.42%) (see Table 3).

The content of **oleic acid**, a predecessor of LIO, was low, as expected. Its higher level was found in the oil of 'Walaga' – 26% on average for 3 years. This cultivar had at the same time medium amounts of LIO (40%) and LIN (24%). Even more OLE (29%) was detected in accession i-620805. However, unlike cv. 'Walaga', this genotype synthesized 58% of LIO and 3% of LIN. The lowest levels of OLE were demonstrated by accession IDG 4101 (i-623760, Czech Republic) and the accession i-0151239: 12% and 10%, respectively. Accession i-620805, as in the case with LIO, showed the most stable expression of this character (CV = 4.19%). The most variable ones appeared to be the accession i-0148214 with CV = 37.48%, 'Shanxi' (k-8451, China) with 37.27%, and accession i-623760 with 30.99%. The analysis of variance showed that the amount of OLE mainly depended on the genotype (67.39%). Meanwhile, the effect size of random variation, which in our experiment included genotype × environment interaction, was rather high (31%).

Table 2. Average fatty acid content and its variation in linseed accessions grown in Tomsk Province, Russia, in 2016–2018
Таблица 2. Среднее содержание и коэффициент вариации жирных кислот у образцов масличного льна, выращенных в Томской области России в 2016–2018 гг.

VIR number ¹	12:0	14:0	16:0	16:1	17:0	18:0	18:1	18:1 cis	18:2	18:3	20:0	20:1	20:4	22:0	24:0
	Lauric	Myristic	Palmitic	Palmitoleic	Margaric	Stearic	Oleic	Cis- vaccenic	Linoleic	Linolenic	Arachidic	Eicosenic	Arachidonic	Behenic	Lignoceric
5579	0.01 ²	0.02	4.54	0.04	0.02	4.40	20.29	0.55	25.70	44.10	0.09	0.14	0.03	0.04	0.04
	44.61 ³	30.62	10.03	39.94	8.75	9.58	12.91	66.92	26.62	17.57	21.89	12.27	80.93	21.96	17.96
5831	0.01	0.02	4.16	0.04	0.02	3.92	15.50	0.65	16.66	58.66	0.08	0.16	0.02	0.05	0.04
	31.08	19.31	4.49	34.23	34.10	14.12	27.18	64.56	20.34	11.69	36.67	31.22	96.12	50.98	31.59
8156	0.03	0.02	4.27	0.02	0.01	4.00	13.32	0.64	12.61	63.99	0.06	0.96	0.02	0.03	0.03
	134.09	86.66	9.98	89.06	93.47	20.07	27.57	73.51	1.15	5.07	94.67	152.21	114.40	96.61	58.43
8409	0.01	0.02	4.46	0.02	0.04	4.35	14.50	0.62	11.99	63.68	0.08	0.12	0.02	0.04	0.05
	21.14	5.05	7.25	45.46	112.54	11.75	17.69	60.89	13.25	1.93	23.42	28.53	87.39	36.27	24.74
8438	0.01	0.02	4.23	0.02	0.01	4.64	13.23	0.25	13.74	63.54	0.08	0.10	0.02	0.05	0.04
	53.09	23.62	8.64	25.83	14.99	11.42	6.13	44.51	15.75	4.48	32.83	21.31	61.09	58.72	20.99
8451	0.01	0.02	4.76	0.02	0.01	4.94	12.49	0.61	12.37	64.47	0.07	0.08	0.04	0.06	0.04
	124.30	91.52	14.75	20.09	86.61	5.68	37.27	2.68	7.15	6.23	17.57	36.67	93.53	20.09	40.03
8599	0.02	0.03	4.83	0.03	0.01	4.21	25.98	0.71	39.77	24.17	0.07	0.07	0.03	0.03	0.05
	103.83	27.90	11.22	24.47	35.84	11.34	41.65	49.75	32.08	69.32	35.50	44.69	110.94	97.10	12.17
8605	0.02	0.02	4.85	0.03	0.01	4.10	19.76	0.80	62.99	7.22	0.05	0.06	0.01	0.03	0.04
	36.22	57.25	15.18	17.08	68.35	6.48	14.79	13.30	7.52	40.59	27.43	9.42	173.21	19.39	15.34
8606	0.03	0.01	4.33	0.05	0.01	3.74	14.89	0.79	31.94	43.99	0.05	0.07	0.03	0.05	0.03
	61.91	92.36	13.52	72.33	87.97	5.41	22.29	5.45	5.36	9.84	61.29	35.43	93.06	48.42	86.60
8677	0.06	0.01	4.47	0.03	0.01	4.09	16.57	0.91	49.01	24.63	0.05	0.07	0.01	0.03	0.05
	139.37	86.82	12.01	23.01	86.62	14.68	14.66	24.64	13.22	34.07	8.84	22.41	86.94	86.74	11.15
i-623760	0.03	0.02	4.53	0.03	0.01	5.02	11.57	0.92	28.30	49.33	0.06	0.06	0.01	0.04	0.06
	80.75	58.48	4.81	11.43	27.85	12.69	30.99	20.33	6.09	10.50	56.20	37.39	123.17	59.03	16.20

Table 2. The end
Таблица 2. Окончание

VIR number ¹	12:0	14:0	16:0	16:1	17:0	18:0	18:1	18:1 cis	18:2	18:3	20:0	20:1	20:4	22:0	24:0
	Lauric	Myristic	Palmitic	Palmitoic	Margaric	Stearic	Oleic	Cis- vasepic	Linoleic	Linolenic	Arachidic	Eicosenic	Arachi- donic	Behenic	Lignoceric
i-0151239	0.02	0.02	4.52	0.02	0.01	4.46	10.46	1.01	17.79	61.47	0.05	0.08	0.01	0.03	0.05
	117.41	40.59	5.35	26.97	20.72	19.54	18.13	23.09	53.19	13.21	14.40	28.10	88.22	48.90	32.14
	0.01	0.02	4.30	0.02	0.00	4.14	21.06	0.84	13.61	55.82	0.04	0.07	0.00	0.02	0.04
i-0139791	12.74	32.37	7.92	16.97	173.21	6.95	10.03	12.95	0.90	4.60	34.15	32.97	94.74	91.68	42.85
	0.01	0.02	3.55	0.02	0.02	3.93	15.53	0.69	14.65	61.35	0.05	0.09	0.02	0.03	0.03
	69.93	28.28	11.79	28.78	46.81	14.08	23.15	24.34	8.79	5.95	16.99	71.87	36.97	42.19	29.18
i-0148214	0.01	0.01	3.54	0.02	0.01	3.60	14.67	1.01	14.17	62.79	0.04	0.07	0.01	0.02	0.02
	85.85	87.84	8.27	26.25	36.79	12.31	37.48	18.15	10.33	6.97	48.25	32.97	89.39	87.18	87.33
	0.01	0.02	3.95	0.03	0.01	4.12	16.11	0.81	12.57	62.18	0.05	0.07	0.01	0.03	0.05
8589	55.06	46.75	8.08	3.34	88.52	9.05	24.87	21.18	11.61	6.91	29.53	11.74	29.31	25.39	4.10
	0.02	0.02	4.10	0.03	0.01	5.42	16.16	0.65	18.52	54.77	0.08	0.10	0.02	0.04	0.05
	121.22	32.95	15.29	62.62	34.14	3.35	18.06	23.21	40.85	13.04	27.86	40.44	99.77	54.75	22.71
i-0139804	0.01	0.02	4.30	0.03	0.01	5.76	12.29	0.68	13.81	62.83	0.07	0.07	0.01	0.03	0.06
	58.36	22.10	7.28	59.31	132.16	4.14	16.73	44.69	13.08	1.94	38.27	25.76	173.21	44.10	15.77
	0.04	0.04	4.89	0.04	0.02	5.16	24.10	0.85	45.43	19.03	0.06	0.23	0.01	0.03	0.08
8597	138.33	57.87	5.71	68.74	42.98	2.34	23.84	32.92	17.16	68.82	30.50	107.91	86.66	38.14	39.83
	0.05	0.02	4.95	0.05	0.01	4.17	29.28	0.71	57.68	2.74	0.08	0.11	0.03	0.04	0.07
	61.19	94.50	1.51	60.27	126.55	2.47	4.19	30.97	2.55	85.13	55.52	98.66	152.18	115.30	39.27
LSD	0.01	0.003	0.19	0.004	0.004	0.27	2.36	0.08	7.75	9.59	0.01	0.09	0.005	0.005	0.007

Note: 1 – names and origin of the genotypes are listed in Table 1; 2 – average amount of fatty acids in the oil (first line); 3 – CV% (second line)
Примечание: 1 – названия и страны происхождения образцов приведены в таблице 1; 2 – среднее содержание жирных кислот в масле (первая строка);
3 – CV% (вторая строка)

Table 3. The effect of the genotype and weather conditions in the years of testing (2016–2018) on the fatty acid composition of linseed oil in Tomsk Province according to the two-factor analysis of variance**Таблица 3.** Влияние генотипа и погодных условий в годы эксперимента на жирнокислотный состав масла масличного льна, выращенного в 2016-2018 гг., по результатам двухфакторного дисперсионного анализа.

Fatty acid		Effect size, %		
		Year	Genotype	Random variation
12:0	Lauric	23.7*	28.7	47.7
14:0	Myristic	2.5	24.9	72.6
16:0	Palmitic	17.5*	53.5*	29.0
16:1	Palmitoleic	4.8	33.2	62.0
17:0	Margaric	1.2	33.7	65.1
18:0	Stearic	5.2*	66.9*	27.9
18:1	Oleic	1.6	67.4*	31.0
18:1 c 11	Cis-vaccenic	9.3*	37.3	53.4
18:2	Linoleic	0.0	93.4*	6.6
18:3	Linolenic	0.2	92.6*	7.3
20:0	Arachidic	8.8	36.4	54.8
20:1	Eicosenic	3.2	33.3	63.5
20:4	Arachidonic	8.8	21.8	69.4
22:0	Behenic	9.7	25.3	65.0
24:0	Lignoceric	3.4	53.5*	43.0

* the effect of the factor is significant ($P0 < 0.01$)* влияние фактора достоверно ($P0 < 0.01$)

Cis-vaccenic acid is one of the isomers of OLE. It can be found in linseed oil in appreciable concentrations of about 1%. The lowest amount (0.25% on average for 3 years) was found in cv. 'Aisberg'. But the accessions i-0151239 and cv. 'Minerwa' formed 4 times more cis-vaccenic acid – about 1%. This character was most stable in cvs. 'Shanxi' and 'Omega', with CV = 2.68% and 5.45%, respectively. The Russian cultivars 'Voronezhsky 1308', 'VIR 1650' (k-5831, Russia), 'Severny' and 'Kinelsky 2000' produced an unstable content of this acid: CV = 60.89–73.51%. The analysis of variance showed that the amount of cis-vaccenic acid was significantly controlled only by weather conditions. But the effect size of random variation, which in our experiment included genotype × environment interaction, was quite high (53%).

Stearic acid is a predecessor of all unsaturated C18 fatty acids and, in general, has a lower concentration than theirs, except for cis-vaccenic acid. The highest amount of STE, on average for 3 years, was found in the accession i-0139808 (5.76%). The lowest content (3.60%) was demonstrated by the accession i-0148214. Variations of this acid's content in seeds of the tested genotypes were rather stable in different years of evaluation. The lowest CVs (less than 2.5%) were recorded for two low-LIN accessions: k-8597 and i-620805. The highest variation (CV = 20.07%) was exhibited by cv. 'Severny'. Nevertheless, the analysis of variance witnessed that both the genotype and environment played a significant role in the expression of this character. The effect sizes of the genotype and weather conditions were 67% and 5%, respectively. Be-

sides, the effect size of random variation, which in our experiment included genotype × environment interaction, was relatively high (28%).

Both short-chain and long-chain fatty acids were found in low concentrations in the oils of all tested genotypes. Nevertheless, significant differences were observed among them. A majority of the genotypes had very little **lauric acid** (about 0.02% on average for 3 years). The minimal amount of it (0.01%) was seen in cvs. 'Voronezhsky 1308', 'VIR 1650' and 'Kinelsky 2000'; 'Aisberg'; 'Shanxi'; the accessions i-0139791, k-8587, i-0148214, k-8589, and i-0139808. Meanwhile, cv. 'Istok' and accession i-620805 had 0.06 and 0.05% of this acid, respectively. The major part of the evaluated genotypes had high variation of lauric acid content. Cvs. 'Severny' and 'Istok' as well as the accession k-8597 had CVs higher than 130%. The most stable content of lauric acid (CV = 12.7%) was recorded for the accession i-0139791. It is important that the highest level of lauric acid in most of the genotypes was detected in the driest 2018. Sometimes, in 2016 and 2017, lauric acid was found in concentrations less than 0.005%. So, it is not surprising that the analysis of variance showed that only the environment had a significant effect on this character. Besides, the effect size of random variation, which in our experiment included genotype × environment interaction, accounted for almost half of the total variation (48%).

Greater part of the tested genotypes formed about 0.02% of **myristic acid**. The leader in the content of this acid was the accession k-8597, with 0.04% on average for 3 years. The most stable level of myristic acid in different years of eva-

luation (CV = 5.1%) was demonstrated by cv. 'Kinelsky'. Cvs. 'Severny' and 'Istok', 'Shanxi', 'Omega', and accession i-620805 were the most variable ones in the content of this acid, with CVs about 90%. The main effect size for myristic acid content variation (73%) was random, which in our experiment included genotype × environment interaction. In the case of myristic acid, it was impossible to select the most favorable year for its synthesis. It depended on the tested genotype.

The oil of the studied genotypes contained **palmitic acid** in concentrations similar to that of STE acid, ranging between 3.5 and 5% (the accessions i-0148214 and i-620805, respectively). Nevertheless, it was about 100 times higher than the amounts of lauric or myristic acids. In general, PAL content exhibited low variation within each genotype grown in different years. This character was most stable in the accession i-620805, with CV = 1.5%. The most variable PAL content was registered for cv. 'Amon' and the accession i-0139804 (from cv. 'Currong', Australia), with CVs of about 15%. Nevertheless, weather conditions significantly (17%) affected the amount of PAL, judging from the results of the two-way analysis of variance. But the main part of variation in this character was determined by genotype-specific differences (53%). At the same time, the effect size for PAL content (29%) had random variation, which in our experiment included genotype × environment interaction.

The amount of **palmitoleic acid**, synthesized on the basis of PAL, was in the tested genotypes more or less similar to that of lauric and myristic acids. Half of the tested accessions had the lowest amount of this acid (0.02%). The highest level of palmitoleic acid (0.05%) was found in cv. 'Omega' and accession i-620805. The most stable amount of palmitoleic acid in different years (CV = 3.34%) was observed in the accession k-8589. Cv. 'Severny' (Russia) appeared to be the most variable one, with CV = 89.06%. The analysis of variance showed that neither the genotype nor environmental conditions produced significant influence on the character's expression. The main effect size for this fatty acid (62%) had random variation, which in our experiment included genotype × environment interaction.

Margaric acid was found in extremely low concentrations: no more than 0.024%. Practically no margaric acid (0.003%) was synthesized in the accession i-0139891. The tested genotypes showed extreme diversity in environmental stability of the character's expression. The most stable amount of margaric acid was formed in cv. 'Voronezhsky 1308', with CV = 8.75%. Cv. 'Kinelsky 2000', the accessions i-0139791 and i-0139808, and i-620805 demonstrated coefficients of variation exceeding 100%. The analysis of variance showed that the presented results were similar to those for palmitoleic acid. Neither the genotype nor environmental conditions had a significant effect of the expression of this character. The main effect size for this fatty acid (65%) had random variation, which in our experiment included genotype × environment interaction.

The amount of **arachidic acid** ranged, on average for 3 years, between 0.04% in the accessions i-0148214 and i-0139791, and 0.09% in cv. 'Voronezhsky 1308'. The most stable expression of this character (CV = 8.84%) was observed in cv. 'Istok'. Unstable expression (CV = 94.67%) was recorded for cv. 'Severny'. As with most of long-chain fatty acids, the amount of arachidic acid did not significantly depend on the peculiarities of genotypes or environments. According to the analysis of variance, the main effect size of this fatty acid's variation (55%) was random, which in our experiment included genotype × environment interaction.

Eicosenic acid, formed on the basis of arachidic acid, usually had slightly higher concentrations than its predecessor. Only cv. 'Severny' generated almost 1% of eicosenic acid, which was approximately 10 times more than the other accessions. More than half of the tested genotypes synthesized less than 0.1% of eicosenic acid. A stable level of eicosenic acid synthesis was demonstrated by cv. 'Amon' and the accession k-8589: CV = 9.42 and 11.74%, respectively. Very unstable results (CV = 152.21%) were obtained for cv. 'Severny'. The analysis of variance showed no significant effect of the genotype and environment on the amount of eicosenic acid, but the effect size of random variation, which in our experiment included genotype × environment interaction, reached 63%.

The maximum amount of **arachidonic acid** (0.04%) was recorded for cv. 'Shanxi'. This acid in the accession i-0139791, on average for 3 years, did not reach 0.005%. The amount of arachidonic acid was very unstable in different years. The best results for this indicator was shown by the accessions k-8589 and k-8587, with CV = 29.11 and 36.97%, respectively. The highest variation was observed in cv. 'Amon' and the accession i-0139808, both having CV = 173.21%. The analysis of variance showed no significant effect of the genotype and environment on the amount of arachidonic acid, but the effect size of random variation, which in our experiment included genotype × environment interaction, reached 69%.

The highest content of **behenic acid** (0.06%) was found in cv. 'Shanxi', while the lowest content (0.02%) in the accessions i-0139791 and i-0148214. More or less stable results were obtained for cvs. 'Voronezhsky 1308', 'Shanxi' and 'Amon', with CVs of about 20%. Accession i-620805 appeared to be very unstable (CV = 115.30%). The analysis of variance showed no significant effect of the genotype and environment on the amount of arachidonic acid, but the effect size of random variation, which in our experiment included genotype × environment interaction, reached 65%.

The accession k-8597 was the richest in **lignoceric acid**, forming 0.08% of it, on average for 3 years. Having a lot of behenic acid, the accession i-0148214 had the lowest concentration of lignoceric acid (0.02%). Stable results in different years were shown by the line k-8589, with CV = 4.10%. Oppositely, the most unstable content of lignoceric acid was characteristic of cv. 'Omega' and the line i-0148214, having CVs of 86.60 and 87.33%, respectively. Lignoceric acid appeared to be the only long-chain fatty acid that demonstrated a significant effect of the genotype on the level of its synthesis (54%). At the same time, the effect size of random variation, which in our experiment included genotype × environment interaction, reached 43%.

As fatty acids in plants are products of one biosynthetic pathway, correlations between their contents could be expected. In our experiment only some stable correlations, detected in all three years of evaluation, were recorded. The contents of OLE and LIN had strong and very strong negative correlations ($r = -0.60 \dots -0.84$). This relationship was expectedly based on a very strong negative correlation between the contents of LIO and LIN ($r = -0.95 \dots -0.99$). In linseed, about 95% of the synthesized STE is exposed to desaturation. From 10 to 30% of molecules form only one double bond, generating PAL and cis-vaccenic acids. So, 60–80% of molecules have two or three double bonds, and that is why the amounts of LIO and LIN have a strong negative correlation. Correlations were also found for arachidic acid: medium ones with arachidonic acid ($r = +0.56 \dots +0.62$) and strong correlations with behenic acid ($r = +0.70 \dots +0.86$), because it is the predecessor of both arachidonic and behenic acids.

Conclusion

Analyses of the described results showed that the tested material provided a wide diversity of not only genes controlling different steps of fatty acid biosynthesis but also genetic mechanisms involved in the responses to changes in environmental conditions. The analysis of variance showed that the contents of OLE, LIO, LIN and lignoceric acids were controlled solely by the genotype. The contents of PAL and STE acids were influenced by both the genotype and environment. The synthesis of lauric and cis-vaccenic acids was significantly affected by the environment. Practically all fatty acids, except LIO and LIN, had very high random variations, which in our experiment included interactions between the genotype and weather conditions. In addition to that, the genotypes differed in their range of a character's variation under different conditions. No strict regularity was found in the changes of fatty acid content for the tested genotypes during three years of experiments. It means that the tested cultivars and accessions probably have different mechanisms regulating fatty acid biosynthesis. Thus, they present diverse material for further theoretical research into fatty acid biosynthesis regulation and, on the other hand, for breeding of new linseed cultivars with wide adaptability to environmental conditions.

The research was performed within the framework of the State Task according to the theme plan of VIR, Project No. 0662-2019-0001 "The collection of oil and fiber crops at VIR: maintenance, study, and genetic diversity expansion", State Registration No AAAA-A19-119013090159-5.

Работа выполнена в рамках государственного задания согласно тематическому плану ВИР по проекту № 0662-2019-0001 «Коллекция масличных и прядильных культур ВИР: поддержание, изучение, расширение генетического разнообразия», номер государственной регистрации: AAAA-A19-119013090159-5.

References / Литература

- Antonova O.I., Tolstykh A.S., Cherednichenko K.N. Agronomic and economic efficiency of mineral fertilizers and biologically active substances applied for linseed in Altai Territory (Agronomicheskaya i ekonomicheskaya effektivnost primeneniya mineralnykh udobrieniy i biologicheskii aktivnykh veshchestv pod len maslichny v Altayskom krae). *Bulletin of Altai State Agricultural University*. 2012;1(87):20-23. [in Russian] (Антонова О.И., Толстых А.С., Чередниченко К.Н. Агрonomическая и экономическая эффективность применения минеральных удобрений и биологически активных веществ под лен масличный в Алтайском крае. *Вестник Алтайского государственного аграрного университета*. 2012;1(87):20-23).
- Banik M., Duguid S., Cloutier S. Transcript profiling and gene characterization of three fatty acid desaturase genes in high, moderate, and low linolenic acid genotypes of flax (*Linum usitatissimum* L.) and their role in linolenic acid accumulation. *Genome*. 2011;54(6):471-483. DOI: 10.1139/g11-013
- Brutch N.B., Porokhoviniva E.A., Shelenga T.V. Innovative possibilities for linseed breeding orientated at the different oil composition. *Achievements of Science and Technology of AIC*. 2016a;30(6):5-8. [in Russian] (Брач Н.Б., Пороховинова Е.А., Шеленга Т.В. Инновационные возможности селекции масличного льна, ориентированной на различный состав масла. *Достижения науки и техники АПК*. 2016a;30(6):5-8).
- Brutch N.B., Porokhoviniva E.A., Shelenga T.V. Perspectives of the creation of oil flax varieties for the specialized purpose. *Agrarian Reporter of South-East*. 2016b;1-2(14-15):50-52. [in Russian] (Брач Н.Б., Пороховинова Е.А., Шеленга Т.В. Перспективы создания сортов масличного льна специализированного назначения. *Аграрный вестник Юго-Востока*. 2016b;1-2(14-15):50-52).
- Dar A.A., Choudhury A.R., Kancharla P.K., Arumugam N. The *FAD2* gene in plants: occurrence, regulation, and role. *Frontiers in Plant Science*. 2017;8:1789. DOI: 10.3389/fpls.2017.01789
- Durrett T.P., Benning C., Ohlrogge J. Plant triacylglycerols as feedstocks for the production of biofuels. *The Plant Journal*. 2008;54(4):593-607. DOI: 10.1111/j.1365-3113.2008.03442.x
- Evseeva N. Geography of Tomsk Province (Natural conditions and resources) (Geografiya Tomskoy oblasti [Prirodnye usloviya i resursy]). Tomsk: Tomsk University; 2001. [in Russian] (Евсеева Н.С. География Томской области (Природные условия и ресурсы). Томск: Томский университет; 2001).
- Fofana B., Cloutier S., Duguid S., Ching J., Rampitsch C. Gene expression of stearoyl-ACP desaturase and delta12 fatty acid desaturase 2 is modulated during seed development of flax (*Linum usitatissimum*). *Lipids*. 2006;41(7):705-712. DOI: 10.1007/s11745-006-5021-x
- Kapinos A.I., Gomasko S.K., Stadnik A.T., Kaizer A.V. Economic efficiency of oil flax cultivation in Siberian region. *Bulletin of Novosibirsk State Agrarian University*. 2014;1(30):118-125. [in Russian] (Капинос А.И., Гомаско С.К., Стадник А.Т., Кайзер А.В. Экономическая эффективность возделывания льна масличного в Сибирском регионе. *Вестник Новосибирского государственного аграрного университета*. 2014;1(30):118-125).
- Khadake R.M., Ranjekar P.K., Harsulkar A.M. Cloning of a novel omega-6 desaturase from flax (*Linum usitatissimum* L.) and its functional analysis in *Saccharomyces cerevisiae*. *Molecular Biotechnology*. 2009;42(2):168-174. DOI: 10.1007/s12033-009-9150-3
- Krasowska A., Dziakowicz D., Polinceusz A., Plonka A., Lukaszewicz M. Cloning of flax oleic fatty acid desaturase and its expression in yeast. *Journal of the American Oil Chemists' Society*. 2007;84(9):809-816. DOI: 10.1007/s11746-007-1106-9
- Menard G.N., Moreno J.M., Bryant F.M., Munoz-Azcarate O., Kelly A.A., Hassani-Pak K. et al. Genome wide analysis of fatty acid desaturation and its response to temperature. *Plant Physiology*. 2017;173(3):1594-1605. DOI: 10.1104/pp.16.01907
- Nikolau B.J., Ohlrogge J.B., Wurtele E.S. Plant biotin-containing carboxylases. *Archives of Biochemistry and Biophysics*. 2003;414(2):211-222. DOI: 10.1016/S0003-9861(03)00156-5
- Rajwade A.V., Kadoo N.Y., Borikar S.P., Harsulkar A.M., Ghorpade P.B., Gupta V.S. Differential transcriptional activity of *SAD*, *FAD2* and *FAD3* desaturase genes in developing seeds of linseed contributes to varietal variation in α -linolenic acid content. *Phytochemistry*. 2014;98(2):41-53. DOI: 10.1016/j.phytochem.2013.12.002
- Somerville C.R., Browse J., Jaworski J.C., Ohlrogge J. Lipids. In: B.D. Buchanan, W. Gruissem, R.L. Jones (eds). *Biochemis-*

- try and Molecular Biology of Plants. Rockville, MD: American Society of Plant Physiologists; 2000. p.456-526.
- Tai H., Jaworski J.G. 3-Ketoacylacyl carrier protein synthase III from spinach (*Spinacia oleracea*) is not similar to other condensing enzymes of fatty acid synthase. *Plant Physiology*. 1993;103(4):1361-1367. DOI: 10.1104/pp.103.4.1361
- Teixeira M.C., Carvalho I.S., Brodelius M. Omega-3 fatty acid desaturase genes isolated from purslane (*Portulaca oleracea* L.): expression in different tissues and response to cold and wound stress. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*. 2010;58(3):1870-1877. DOI: 10.1021/jf902684v
- Teixeira M.C., Coelho N., Olsson M.E., Brodelius P.E., Carvalho I.S., Brodelius M. Molecular cloning and expression analysis of three omega-6 desaturase genes from purslane (*Portulaca oleracea* L.). *Biotechnology Letters*. 2009;31(7):1089-1101. DOI: 10.1007/s10529-009-9956-x
- Thambugala D., Cloutier S. Fatty acid composition and desaturase gene expression in flax (*Linum usitatissimum* L.). *Journal of Applied Genetics*. 2014;55(4):423-432. DOI: 10.1007/s13353-014-0222-0
- Thambugala D., Duguid S., Loewen E., Rowland G., Booker H., You F.M. et al. Genetic variation of six desaturase genes in flax and their impact on fatty acid composition. *Theoretical and Applied Genetics*. 2013;126(10):2627-2641. DOI: 10.1007/s00122-013-2161-2
- Thompson L.U., Cunnane S.C. Flax seed in human nutrition. Champaign, IL: AOCS Press; 2003. DOI: 10.1002/jsfa.2233
- Vega S.E., del Rio A.H., Bamberg J.B., Palta J.P. Evidence for the up-regulation of stearoyl-ACP ($\Delta 9$) desaturase gene expression during cold acclimation. *American Journal of Potato Research*. 2004;81(2):125-135. DOI: 10.1007/BF02853610
- Vrinten P, Hu Z., Munchinsky M.A., Rowland G., Qiu X. Two *FAD3* desaturase genes control the level of linolenic acid in flax seed. *Plant Physiology*. 2005;139(1):79-87. DOI: 10.1104/pp.105.064451

Прозрачность финансовой деятельности / The transparency of financial activities

Авторы не имеют финансовой заинтересованности в представленных материалах или методах.

The authors declare the absence of any financial interest in the materials or methods presented.

Для цитирования / How to cite this article

Попова Г.А., Рогальская Н.Б., Князева Н.В., Трофимова В.М., Шеленга Т.В., Пороховинова Е.А., Брач Н.Б. Влияние погодных условий разных лет на биохимический состав масла льна. Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 2021;182(3):91-100. DOI: 10.30901/2227-8834-2021-3-91-100

Popova G.A., Rogalskaya N.B., Knyazeva N.V., Trofimova V.M., Shelenga T.V., Porokhvinova E.A., Brutch N.B. The impact of weather conditions in different years on the biochemical composition of linseed oil. Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding. 2021;182(3):91-100. DOI: 10.30901/2227-8834-2021-3-91-100

Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы / The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work

Дополнительная информация / Additional information

Полные данные этой статьи доступны / Extended data is available for this paper at <https://doi.org/10.30901/2227-8834-2021-3-91-100>

Мнение журнала нейтрально к изложенным материалам, авторам и их месту работы / The journal's opinion is neutral to the presented materials, the authors, and their employer

Авторы одобрили рукопись / The authors approved the manuscript

Конфликт интересов отсутствует / No conflict of interest

ORCID

Popova G.A. <https://orcid.org/0000-0001-9293-5812>
 Rogalskaya N.B. <https://orcid.org/0000-0002-7601-5319>
 Knyazeva N.V. <https://orcid.org/0000-0002-4995-5735>
 Trofimova V.M. <https://orcid.org/0000-0001-9293-5812>
 Shelenga T.V. <https://orcid.org/0000-0003-3992-5353>
 Porokhvinova E.A. <https://orcid.org/0000-0002-8328-9684>
 Brutch N.B. <https://orcid.org/0000-0003-2253-6263>

Линии генетической коллекции подсолнечника ВИР, устойчивые к ложной мучнистой росе

DOI: 10.30901/2227-8834-2021-3-101-110

УДК 635.659:633.52

Поступление/Received: 18.03.2021

Принято/Accepted: 02.09.2021



В. А. ГАВРИЛОВА*, Т. Г. СТУПНИКОВА, Л. Г. МАКАРОВА,
Н. В. АЛПАТЬЕВА, Ю. И. КАРАБИЦИНА,
Е. Б. КУЗНЕЦОВА, И. Н. АНИСИМОВА

Федеральный исследовательский центр
Всероссийский институт генетических ресурсов
растений имени Н.И. Вавилова,
190000 Россия, г. Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44;
* ✉ v.gavrilova@vir.nw.ru

Lines resistant to downy mildew in the sunflower genetic collection at VIR

V. A. GAVRILOVA, T. G. STUPNIKOVA, L. G. MAKAROVA,
N. V. ALPATIEVA, YU. I. KARABITSINA,
E. B. KUZNETSOVA, I. N. ANISIMOVA

N.I. Vavilov All-Russian Institute
of Plant Genetic Resources,
42, 44 Bolshaya Morskaya Street,
St. Petersburg 190000, Russia
* ✉ v.gavrilova@vir.nw.ru

Актуальность. Ложная мучнистая роса (ЛМР), вызываемая грибом *Plasmopara halstedii* (Farl) Berl. & De Toni, – одно из самых вредоносных заболеваний подсолнечника (*Helianthus annuus* L.). Ежегодно из-за поражения патогеном теряется от 30 до 70% урожая семян. Создание линий, устойчивых к новым расам возбудителя, необходимо для селекции промышленных гибридов подсолнечника.

Материал и методы. В 2016–2018 гг. оценивали по устойчивости к ЛМР в полевых условиях Кубанской опытной станции – филиала ВИР 323 линии и 10 сортов коллекции подсолнечника. Контролем служила линия ВИР 845, поражаемая ЛМР во все годы наблюдений. Для идентификации генов устойчивости провели молекулярный анализ с использованием диагностических маркеров генов Pl_{arg} , Pl_6 и Pl_8 , детерминирующих устойчивость к большинству известных рас *P. halstedii*.

Результаты. Сорта – родоначальники линий ВИР оказались неустойчивы в той или иной степени. Выявлены 39 линий, устойчивых в 2016 и 2018 г., из них 36 были поражены в 2017 г. Предполагается, что в 2017 г. имела распространение другая раса *P. halstedii* по сравнению с расами, преобладавшими в 2016 и 2018 г., в связи с чем гены, определявшие устойчивость в 2016 и 2018 г., оказались неэффективными. Линии ТА 716-18, ВИР 768, ВИР 800, полученные из межвидовых гибридов, демонстрировали отсутствие поражения в течение трех лет испытания. У большинства линий, показавших устойчивость в 2016 и 2018 г., детектированы маркеры генов Pl_{arg} , Pl_6 и Pl_8 . У линий ВИР 768 и ВИР 800 маркеры отсутствовали, у ТА 716-18 обнаружены маркеры генов Pl_{arg} и Pl_8 .

Заключение. В результате многолетнего исследования создана признаковая коллекция подсолнечника, включающая генотипированные линии с различными генами устойчивости к ЛМР. Линии ТА 716-18, ВИР 768 и ВИР 800 высокоустойчивы к патогену и, по-видимому, несут новые гены/аллели устойчивости, интрогрессированные от дикого вида.

Ключевые слова: *Helianthus annuus*, генетические ресурсы, *Plasmopara halstedii*, расы, гены устойчивости, молекулярные маркеры.

Background. Downy mildew (DM) caused by the fungus *Plasmopara halstedii* (Farl) Berl. & De Toni is one of the most harmful diseases of sunflower (*Helianthus annuus* L.). Due to the pathogen's attacks, annual seed harvest losses range between 30% and 70%. Lines resistant to new races of the pathogen should be obtained for the development of commercial sunflower hybrids.

Materials and methods. Downy mildew resistance of 323 lines and 10 cultivars from the sunflower collection was assessed in the field at the Kuban Experiment Station of VIR in 2017–2018. Line VIR 845, susceptible during all years of observations, was used as a control. Resistance genes were identified by means of the molecular analysis using diagnostic markers of the Pl_{arg} , Pl_6 and Pl_8 genes that confer resistance to many known *P. halstedii* races.

Results. The founder varieties of VIR's lines were susceptible to a varying extent. Thirty-nine lines were resistant in 2016 and 2018; among those, 36 lines were susceptible in 2017. Presumably, a more virulent *P. halstedii* race became widespread in 2017, compared to the races that prevailed in 2016 and 2018, so the genes that determined resistance in 2016 and 2018 turned out to be ineffective. Lines TA 716-18, VIR 768, and VIR 800, having originated from interspecific hybrids, exhibited absence of pathogenic damage during 3 years of the trials. Molecular markers of the Pl_{arg} , Pl_6 and Pl_8 genes were detected in most lines that demonstrated resistance in 2016 and 2018. There were no markers in lines VIR 768 and VIR 800, whereas in TA 716-18 the markers of Pl_{arg} and Pl_8 were present.

Conclusion. As a result of the long-term studies, a trait-specific genetic collection was established for sunflower. It comprises genotyped lines with various effective DM resistance genes. Lines TA 716-18, VIR 768 and VIR 800 appeared highly resistant to the pathogen and probably possess new resistance genes/alleles introgressed from wild species.

Key words: *Helianthus annuus*, genetic resources, *Plasmopara halstedii*, races, resistance genes, molecular markers.

Введение

Потенциал сортов и гибридов подсолнечника (*Helianthus annuus* L.) не реализуется из-за поражения болезнями, поэтому необходимы исследования, направленные на поиск и создание устойчивых форм. Ежегодно из-за поражения патогенами теряется от 30 до 70% урожая семян подсолнечника. Описано свыше 40 различных заболеваний, из которых 28 зарегистрировано в России. Болезни подсолнечника приводят не только к уменьшению урожайности, но и резко ухудшают качество продукции: снижаются масличность, всхожесть семян и их качество, увеличивается лужистость, возрастает кислотность масла и, как следствие, ограничивается его использование на пищевые цели. Ложная мучнистая роса (возбудитель *Plasmopara halstedii* (Farl) Berl. & De Toni) представляет большую опасность для всей зоны возделывания подсолнечника (Novotel'nova, 1966). Специальными опытами на основании трехлетних наблюдений установлено, что при 95% поражения растений в фазе двух-трех настоящих листьев недобор урожая семян составляет 98,2% от урожая семян со здоровых посевов; при 65% поражения растений в той же фазе развития – 68,2%; при 35% – соответственно 36,1% и при степени поражения около 5% – 5,1% (Korshunova, 1960). Заражение растений подсолнечника возбудителем ложной мучнистой росы происходит на ранних стадиях онтогенеза в результате почвенной инфекции или при наличии инфекции в семенах. В период вегетации может происходить вторичное, дополнительное заражение взрослых растений по причине спороношения гриба на растениях, зараженных ранее (Gascuel et al., 2015).

Подсолнечник, пораженный возбудителем ложной мучнистой росы, имеет дегенеративный вид. Все его органы патологически изменены под воздействием патогена. Симптомы поражения хорошо заметны и характерны: карликовый рост, утонченные или утолщенные стебли, сближенные междоузлия, укороченные черешки листьев, густой белый налет на листьях, мелкие щуплые семечки, в ряде случаев – преждевременное усыхание растений.

Н. С. Новотельновой (Novotel'nova, 1966) описаны четыре формы болезни, зависящие от степени и сроков поражения растений. Первая форма – сублетальная, характеризующаяся резким отставанием роста и развития растений. Нижняя сторона листовой пластинки покрыта плотным белым налетом, который образуется в результате спороношения гриба. Растения редко достигают фазы цветения и, не образуя семян, погибают. Вторая форма также проявляется в отставании растений в росте, утолщении стебля и укорочении междоузлий. Листья хлоротичные, особенно верхние, покрыты белым налетом с нижней стороны. Растения способны вегетировать длительное время и даже плодоносить. Третья форма отличается от первых двух отсутствием угнетения роста растения. Инфекция проявляется только на листьях. Для третьей формы характерно более позднее проявление. При скрытом течении заболевания, характерном для четвертой формы, наблюдается локализация возбудителя на корнях и корневой шейке растения. Там же может наступать спороношение (Novotel'nova, 1966). Формы проявления ложной мучнистой росы зависят от стадии развития растения, на которой происходит развитие болезни. Нет сведений о том, что поражение разными расами *P. halstedii* связано с разными формами проявления.

Заболевание впервые появилось в США в 1920-х гг., в начале 1940-х гг. проникло в Европу и в период между 1940 и 1970 г. получило эпидемическое распространение в странах Восточной Европы. Благодаря высокой генетической пластичности возбудитель заболевания быстро эволюционирует, что значительно осложняет его эффективный контроль путем создания генетически защищенных сортов и гибридов (Spring, 2019). Всего в мире известно 36 патотипов *P. halstedii* (Pecrix et al., 2019); обнаружено более 45 физиологических рас патогена и наблюдается постоянное возникновение новых, с более широким спектром вирулентности (Ramazanova, Antonova, 2019). В Краснодарском крае до недавнего времени были распространены расы 330, 710, 730 (Antonova et al., 2011). В последние годы получили распространение новые расы: 334, 713 и 733 (Ramazanova, Antonova, 2019). Исследования по идентификации расового состава популяций *P. halstedii* и поиску устойчивых генотипов проводятся в лабораторных условиях Всероссийского института масличных культур имени В. С. Пустовойта (ВНИИМК, Краснодар). Для идентификации рас *P. halstedii* используется международный тест-набор линий-дифференциаторов подсолнечника (Ramazanova, Antonova, 2019).

Необходимо создание сортов и гибридов, несущих главные гены устойчивости. К настоящему времени известно 36 генов, детерминирующих устойчивость подсолнечника к возбудителю ложной мучнистой росы. Гены групп сцепления 1, 8 и 13 имеют кластерную организацию, единичные гены картированы на хромосомах 2 и 4 (Qi et al., 2015, 2016; Pecrix et al., 2018; Ma et al., 2019). В группах сцепления 1, 9 и 17 идентифицированы также локусы количественных признаков (Quantitative Trait Loci, QTL), обуславливающие частичную устойчивость (Al-Chaarani et al., 2002), однако использование в селекции главных генов (*Pl*), которые обеспечивают устойчивость к большому числу рас, считается более перспективным (Pecrix et al., 2018). Среди таких генов наиболее эффективны *Pl_{arg}*, *Pl_g*, *Pl_s*, *Pl_r*.

Ген *Pl_{arg}*, интродуцированный из генома однолетнего дикого вида *H. argophyllus* Torr. & A. Gray, картирован в группе сцепления 1 (LG1) (Wieckhorst et al., 2010). Он контролирует устойчивость к восьми распространенным в Европе расам патогена: 100, 304, 314, 334, 703, 704, 710, 714 (Vear et al., 2010). Ген обеспечивает реакцию устойчивости I типа (Mouzeyar et al., 1994), при которой распространение патогена ограничивается основанием семядоли.

В группе сцепления 1 находится также ген устойчивости *Pl₁₄*. Опосредованная этим геном устойчивость к *P. halstedii* классифицирована как тип реакции II: рост мицелия происходит в гипокотиле и семядолях, но не достигает настоящих листьев. Установлено, что локус *Pl_{arg}* имеет кластерную организацию, продукт гена-кандидата относится к классу NBS-LRR-белков, содержащих на N-конце Toll-интерлейкин-рецепторный домен (TIR-NBS-LRR) (Radwan et al., 2011).

Сложную организацию имеет и локус *Pl_g*, гены которого также были интрогрессированы от однолетних дикорастущих видов рода *Helianthus* L. Он картирован в группе сцепления LG8 и содержит 11 тесно сцепленных генов, относящихся к классу TIR-NBS-LRR, которые обуславливают устойчивость к трем расам: 100, 703, 710 (Vear et al., 2010). В более поздней публикации С. А. Рамазановой и Т. С. Антоновой сообщается о том, что локус *Pl_g* определяет устойчивость к расам 100, 300, 700, 703, 710, 330, 770 и 730 (Ramazanova, Antonova, 2019).

Кластер генов Pl_5/Pl_8 находится в группе сцепления 13, в одном плече с локусом $Rf1$, детерминирующим признак восстановления фертильности пыльцы. Локус Pl_5 , переданный из генома дикого гексаплоидного вида *H. tuberosus* L., определяет устойчивость к расам 100, 304, 314, 703, 710, 704, 714. Локус Pl_8 , интрогрессированный от *H. argophyllum*, детерминирует устойчивость к 16 расам патогена (Radwan et al., 2003). Результаты анализа *in silico* белков, кодируемых аналогами генов устойчивости (RGA – Resistance Gene Analogues) в локусе Pl_5/Pl_8 , показали их принадлежность к классу CC-NBS-LRR, характеризующемуся наличием на N-конце сверхспирализованного домена (Radwan et al., 2004).

Идентификация носителей генов Pl_{arg} , Pl_5 , Pl_8 – важный этап пребридинговой селекции подсолнечника. Для отбора генотипов, несущих гены устойчивости, перспективно использование опубликованных в литературных источниках молекулярных маркеров (Dimitrijevic, Hogn, 2018). Линии подсолнечника коллекции ВИР являются ценным исходным материалом для создания гетерозисных гибридов. Их генотипы по локусам, контролирующим устойчивость к возбудителю ложной мучнистой росы, неизвестны. Цель настоящего исследования – создание признакововой коллекции линий подсолнечника по устойчивости к *P. halstedii* и идентификация их генотипов по локусам генов, детерминирующим устойчивость к широкому набору рас патогена.

Материал и методы

Полевые опыты и наблюдения проведены согласно Методическим указаниям ВИР (Anashchenko, 1978) в 2016–2018 гг. Посев проводился в 2016 и 2017 г. на двухрядковых, в 2018 г. – на трехрядковых делянках. Расстояние между рядками и между гнездами – 70 × 70 см, по два растения в гнезде. Несмотря на то что в рядке высевалось по 14 растений, к моменту учета наблюдалось разное количество растений из-за разной всхожести и других непредвиденных обстоятельств, поэтому учитывались общее число растений на делянке, число пораженных растений и процент пораженных растений. Устойчивыми считали те растения, у которых не наблюдали никаких видимых симптомов присутствия ЛМР. Учет проводили дважды: в конце мая – начале июня на стадии образования соцветия и в конце июля после цветения. В 2016–2018 гг. в полевых условиях оценили 333 линии и сорта, в том числе образцы, выделенные как устойчивые в полевых условиях в 2008–2010 гг. и показавшие устойчивость к расам 330, 710 и 730 в результате лабораторного скрининга, проведенного Т. С. Антоновой и коллегами во Всероссийском институте масличных культур (ВНИИМК) (Antonova et al., 2011). В изучении находились в основном линии ВИР, созданные сотрудниками на протяжении последних 30 лет, 10 сортов – родоначальники линий, а также линии селекции ВНИИМК, США и Канады.

Для молекулярного скрининга были отобраны 50 образцов, в числе которых устойчивые линии коллекции подсолнечника, а также образец дикого вида *H. argophyllum* – донора гена Pl_{arg} . Тотальную ДНК выделяли из зеленых листьев с помощью модифицированного протокола, основанного на использовании СТАБ-буфера (Li et al., 2007; Anisimova et al., 2018). При проведении молекулярного скрининга оценивали полиморфизм трех маркерных локусов: ORS716 – SSR-маркер для идентификации носителей гена Pl_{arg} (Wieckhorst et al., 2010; Imerovski

et al., 2014); HAP3 – внутригенный STS-маркер, эффективный для идентификации носителей гена Pl_5 (Bouzidi et al., 2002; Ramazanov, Antonova 2019; Ramazanov et al., 2020); Ha-P1 – внутригенный STS-маркер локуса Pl_8 (Radwan et al., 2004).

Реакционная смесь (25 мкл) содержала 50 нг геномной ДНК, однократный реакционный буфер, 1,5 мМ $MgCl_2$, по 5 пМ каждого из праймеров, по 0,2 мМ каждого dNTP и 1-2 е.а. *Taq* ДНК-полимеразы. ПЦР проводили при следующих условиях: начальная денатурация при 95°C – 3 мин, затем 35 циклов: 95°C – 30 сек, 60°C – 30 сек и 72°C – 2 мин; финальная элонгация – 4 мин при 72°C. Продукты амплификации разделяли электрофорезом в агарозном геле концентрации 3% (маркер ORS716) или 1,5% (маркеры HAP3, Ha-P1) в 1 × TBE буфере. Продукты окрашивали бромистым этидием и визуализировали в ультрафиолетовом свете. Использовали реактивы от компаний «Хеликон», «Евроген», «Диалат», Fermentas.

Результаты и обсуждение

В полевых условиях Кубанской опытной станции – филиала ВИР ежегодно в течение последних 20 лет проводится оценка образцов коллекции подсолнечника по устойчивости к ложной мучнистой росе. Образцы, выделенные в качестве устойчивых или слабо поражаемых, в 2008–2010 гг. были переданы во ВНИИМК для оценки в лабораторных условиях на семядольных листьях с использованием Международного тест-набора линий-дифференциаторов. Проведено тестирование 480 образцов подсолнечника коллекции ВИР по устойчивости к трем расам (330, 710 и 730) ложной мучнистой росы. Выявлено 12 образцов, устойчивых ко всем трем расам: к-2644 (Испания), к-2793 (Краснодарский край), к-3362 (Австралия), к-3532 (США) а также линии ВИР: ВИР 247 (к-3314), ВИР 387 (к-3338), ВИР 435 (к-3467), ВИР 581 (к-3381), ВИР 702 (к-3497), ВИР 632 (к-3635), ВИР 635 (к-3622) и RHA 278 (и-625210, США) (Antonova et al., 2011). Однако наблюдения последних лет показали, что некоторые из отобранных линий в полевых условиях стали восприимчивы к инфекции.

В полевых условиях Кубанской опытной станции ВИР в разные годы (2016–2018 гг.) проведения следующего этапа исследований отмечена различная напряженность инфекционного фона. Неустойчивый контроль – линия ВИР 845 (к-3792) в годы изучения характеризовалась следующими показателями: 2016 г. – 93,3% пораженных растений, 2017 г. – 100%, 2018 г. – 33%. Сорта – родоначальники линий ВИР оказались неустойчивы в той или иной степени. Поражался и сорт 'Прогресс', ранее устойчивый. Очевидно, в 2017 г. инфекционная нагрузка оказалась самой высокой, что позволило дифференцировать образцы по устойчивости к патогену. Полностью результаты оценки всех изученных образцов (число учетных растений, пораженных ЛМР и процент пораженных растений) будут представлены в каталоге мировой коллекции ВИР.

В 2016 и 2018 г. из 323 образцов 39 линий не имели симптомов поражения ЛМР, из них 36 линий оказались пораженными в 2017 г. Только три линии не имели признаков заболевания в течение трех лет изучения: ТА 716-18 (к-2773), ВИР 768 (к-3568), ВИР 800 (к-3571). Эти линии созданы на основе межвидовых гибридов: ТА 716-18 получена из межвидового гибрида *H. tuberosus* × *H. annuus*, ВИР 768 – из межвидового гибрида *H. annuus* × *H. maximiliani*, ВИР 800 – из межвидового гибрида

H. annuus × *H. giganteus*. Остальные 36 линий различались по уровню устойчивости. Линии ВИР 381 (к-3336), ВИР 388 (к-3696), ВИР 452 (к-3435), ВИР 581 (к-3381) были устойчивы в 2016 г., но незначительно поражены (3–4%) в 2018 г. Для линии ВИР 434А отмечено 3,7% неустойчивых растений только в год с наибольшей инфекционной нагрузкой, а у ее фертильного аналога зафиксировано от 3,2 до 9,1% поражения во все годы наблюдений. Аналогичная ситуация для линии ВИР 117А, которая демонстрировала 46,4% пораженных растений в 2017 г. и устойчивость к ЛМР в 2016 и 2018 г., тогда

как фертильный аналог ВИР 117Б был устойчив только в 2018 г.

К сожалению, в эти годы не были посеяны линии-дифференциаторы рас ложной мучнистой росы. Поскольку они позже вошли в состав коллекции, выявить расовый состав патогена в 2016–2018 гг. не представляется возможным.

Для определения генотипов 45 линий, отобранных по устойчивости к возбудителю ЛМР, провели скрининг с использованием молекулярных маркеров генов PI_{arg} , PI_6 и PI_5/PI_8 , результаты которого представлены в таблице.

Таблица. Характеристика линий подсолнечника коллекции ВИР по устойчивости к ложной мучнистой росе и наличию молекулярных маркеров генов *PI*

Table. Description of sunflower lines from VIR's collection according to their downy mildew resistance and presence of molecular markers of the *PI* genes

Название образца / Accession name	№ по каталогу ВИР / VIR catalogue No.	Происхождение Origin	Число проанализированных растений, шт. / Number of analyzed plants	Процент растений, пораженных ЛМР в 2017 г., % / Percentage of DM-infected plants, %	Маркеры генов устойчивости / Markers of resistance genes		
					ORS716_303 (PI_{arg})	HaP3_1800 (PI_6)	Ha-P1_2000 (PI_8)
ТА 716-18	2773	*Украина	26	0	+	-	+
ВИР 768	3568	ВИР232 × <i>H. maximilianii</i> , РФ	12	0	-	-	-
ВИР 800	3570	ВИР114 × <i>H. giganteus</i> , РФ	12	0	-	-	-
ВИР 583	3383	RHA340, США	16	0	-	-	+
ВИР 581	3381	RHA278, США	17	0	-	+	-
ВИР 846	3683	к-3619, США	34	0	+	-	-
ВИР 849	3779	к-3583, Аргентина	40	0	+	+	-
ВИР 801	3571	Sunbred 265, Франция	13	0	+	-	-
ВИР 769	3556	ВИР151 × <i>H. trachelifolius</i> , РФ	31	3,0	-	+	-
ВИР 370	3329	ВИР113 × источник <i>Rf, PI</i> , РФ	33	3,0	+	-	+
ВИР 434Б	3515	HA378, США	31	3,2	+	-	-
ВИР 434А	3514	HA378, США	27	3,7	+	-	-
ВИР 641	3419	отбор из ВИР160 (к-2227, США)	29	3,4	-	+	-
ВИР 381	3336	ВИР113 × источник <i>Rf, PI</i> , РФ	32	6,3	+	-	+
ВИР 388	3696	SL 3372, Болгария	28	7,1	+	-	-
ВИР 349	3503	ВИР113 × источник <i>Rf, PI</i> , РФ	35	8,0	-	+	-

Таблица. Продолжение
Table. Continued

Название образца / Accession name	№ по каталогу ВИР / VIR catalogue No.	Происхождение Origin	Число проанализирован- ных растений, шт. / Number of analyzed plants	Процент растений, пора- женных ЛМР в 2017 г., % / Percentage of DM-infected plants, %	Маркеры генов устойчивости / Markers of resistance genes		
					ORS716_303 (<i>PI_{arg}</i>)	HaP3_1800 (<i>PI_c</i>)	Ha-P1_2000 (<i>PI_b</i>)
ВИР 215Б	3766	ВИР111 × к-2266, РФ	37	8,1	-	-	-
ТА 6463	2701	*, Украина	20	10	-	-	-
ВИР 438	3671	OR-30, США	37	10,8	-	-	-
ВИР 757	3636	ВИР151 × <i>H. trachelifolius</i> , РФ	28	11,0	-	+	-
ВИР 649	3421	SW 526 × R 5E, Франция	41	14,6	-	+	-
ВИР 850	3780	к-3583, Аргентина,	35	17,0	-	-	-
ВИР 249	3469	П-200-92, <i>Rf</i> , <i>PI</i> × к-2699, РФ	12	17,0	-	-	-
ВИР 378	3333	ВИР104, РФ	35	17,1	-	+	-
ВИР 449	3527	<i>Rf</i> -1201, Румыния,	23	17,4	-	-	-
ВИР 858	3755	к-3619, США	22	18,0	+	-	-
СМ32	3161	*, Канада	16	19,0	-	-	-
ВИР 452	3435	L-3446, Румыния	31	19,4	-	-	+
ВИР 263	3324	ВИР 113 × источник <i>Rf</i> , <i>PI</i> , РФ	24	20,8	-	+	-
ВИР 765	3773	SAM 462, Финляндия	17	23,0	-	+	-
ВИР 637	3490	гибрид SW509 × W 637, Франция	21	24,0	-	+	-
ВИР 215А	3765	ВИР111 × к-2266, РФ	23	26,1	-	-	-
ВИР 903	3785	к-2019, Хабаровский край, РФ	26	27,0	-	-	-
СМ13	2289	*, Канада	32	28,0	-	-	-
ВИР 859	3783	к-3619, США	40	30,0	-	-	-
ВИР 789	3702	*, РФ	11	36,0	-	+	-
ВИР 369	3328	ВИР113 × источник <i>Rf</i> , <i>PI</i> , РФ	33	39,4	-	+	-
ВИР 794	3797	*, РФ	25	40,0	-	+	-

Таблица. Окончание
Table. The end

Название образца / Accession name	№ по каталогу ВИР / VIR catalogue No.	Происхождение Origin	Число проанализированных растений, шт. / Number of analyzed plants	Процент растений, пораженных ЛМР в 2017 г., % / Percentage of DM-infected plants, %	Маркеры генов устойчивости / Markers of resistance genes		
					ORS716_303 (Pl_{arg})	HaP3_1800 (Pl_6)	Ha-P1_2000 (Pl_8)
ВИР 836	3665	*, РФ	24	42,0	-	+	-
ВИР 743	3530	гибрид SW540 × R5E, Франция	33	45,0	-	-	-
ВИР 117А	3669	Г 22, РФ	28	46,4	-	-	-
ВИР 835	3791	*, РФ	12	50,0	-	+	-
ВИР 230	3305	ВИР113 × источник Rf , Pl , РФ	19	58,0	+	-	-
ВК-51	2759	*Краснодар, РФ	28	71,0	+	-	-
ВИР 814	3637	и-576407, США	15	80,0	+	-	-
DM-3	625175	*, США	нет данных		-	+	-
HA 336 (Pl_6)	3799	*, США	нет данных		+	-	-
<i>H. argophyllus</i>	545664	*, США	нет данных		+	-	-
Зеленка	733	*, РФ	14	78	-	-	-
ВИР 845 (неустойчивый контроль)	3792	к-3619, США	19	100	-	-	-

Примечание: *Генеалогия неизвестна

Note: *Genealogy is unknown

Продукты амплификации с праймерами к SSR-локусу ORS716 (тесно сцеплен с геном Pl_{arg}) были представлены двумя фрагментами: 303 пн (маркер гена Pl_{arg}) и 325 пн (отсутствие гена устойчивости; Imerovski et al., 2014) (рис. 1). По результатам молекулярного скрининга, диагностический маркер гена Pl_{arg} присутствовал у 14 линий (в том числе у линии ТА 716-18) и образца *H. argophyllus*; у 32 образцов (включая высокоустойчивые линии ВИР 768 и ВИР 800), а также неустойчивого контроля ВИР 845 и образца стародавнего сорта 'Зеленка' амплифицировался фрагмент длиной 325 пн, что указывало на отсутствие у них гена устойчивости Pl_{arg} .

Электрофоретические спектры продуктов амплификации с праймерами HaP3 (STS-маркер гена Pl_6) были представлены тремя группами фрагментов: 1800 пн + 1200 пн, 1400 пн + 1100 пн и 1400 пн (рис. 2). По данным С. А. Рамазановой и Т. С. Антоновой (Ramazanova, Antonova, 2019), продукты амплификации с праймерами HaP3 у линии-дифференциатора HA-335, несущей ген Pl_6 , включают фрагменты 1100, 1200 и 1800 пн, а восприим-

чивые генотипы имеют фрагмент размером 1400 пн. Аналогичные результаты получены в работе А. В. Усатова с соавторами (Usatov et al., 2014). Таким образом, фрагмент 1800 пн характерен для носителей гена устойчивости в локусе Pl_6 . Фрагмент длиной 1800 пн амплифицировался у 17 линий, а также у линии HA 336, несущей ген Pl_6 . У линий ТА 716-18, ВИР 768 и ВИР 800, устойчивых во все годы изучения, амплифицировался фрагмент размером 1400 пн, характерный для восприимчивого генотипа.

При амплификации с праймерами Ha-P1 (локус Pl_8/Pl_9) наблюдали 9 различных сочетаний, различающихся по длине фрагментов (рис. 3). Фрагмент размером 2000 пн, маркирующий ген устойчивости Pl_8 в кластере Pl_5/Pl_8 (Radwan et al., 2004), выявили лишь у пяти линий: высокоустойчивой ТА 716-18, а также ВИР 230, ВИР 370, ВИР 452 и ВИР 583 (все линии характеризовались невысокой степенью поражения). Заметим, что линия ВИР 583 создана на основе линии RHA340, в генотипе которой присутствует ген Pl_8 , полученный от *H. argophyllus* (Vear et al., 2010).

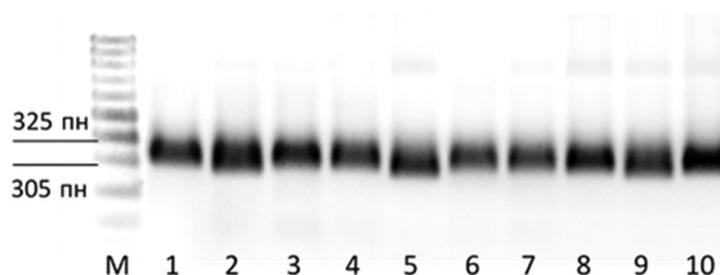


Рис. 1. Электрофореграмма продуктов амплификации с праймерами ORS716 (локус PI_{arg}):
1 – ВИР 845, 2 – ТА 716-18, 3 – ВИР 215А, 4 – ВИР 215Б, 5 – ВИР 370, 6 – ВИР 789, 7 – ‘Зеленка’, 8 – ВК 51,
9 – *H. argophyllus*, 10 – ВИР 649;
М – маркер молекулярного веса ДНК 100 бр (Диалат)

Fig. 1. Electrophoretic pattern of amplification products with the ORS716 (locus PI_{arg}) primers:
1 – VIR 845, 2 – TA 716-18, 3 – VIR 215A, 4 – VIR 215B, 5 – VIR 370, 6 – VIR 789, 7 – ‘Zelenka’, 8 – VK 51,
9 – *H. argophyllus*, 10 – VIR 649;
M – 100 bp DNA ladder (Dialat)

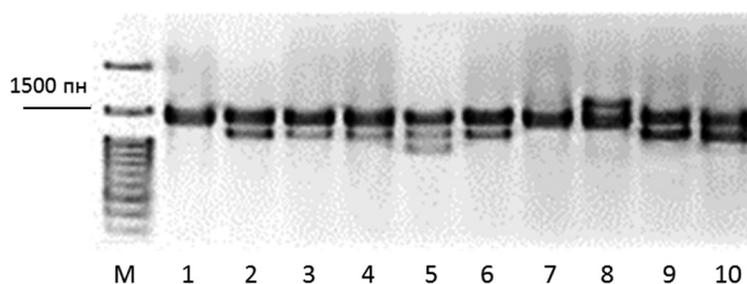


Рис. 2. Электрофореграмма продуктов амплификации с праймерами HaP3 (локус PI_6):
1 – ВИР 845, 2 – ВИР 846, 3 – ВИР 801, 4 – ТА 716-18, 5 – НА 336, 6 – ВИР 370, 7 – ВИР 800,
8 – ВИР 581, 9 – ВИР 434А, 10 – ВИР 434Б;
М – ДНК-маркеры 100бр+ 1,5Кб+ 3Кб (СибЭнзим)

Fig. 2. Electrophoretic pattern of amplification products with the HaP3 (locus PI_6) primers:
1 – VIR 845, 2 – VIR 846, 3 – VIR 801, 4 – TA 716-18, 5 – HA 336, 6 – VIR 370, 7 – VIR 800,
8 – VIR 581, 9 – VIR 434A, 10 – VIR 434B;
M – 100bp + 1,5Kb + 3Kb DNA ladder (SibEnzyme)

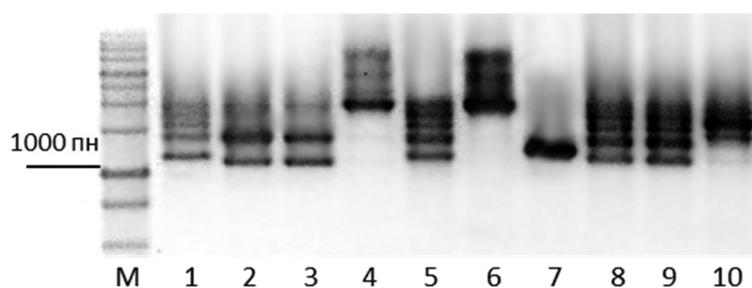


Рис. 3. Электрофореграмма продуктов амплификации с праймерами Ha-P1 (локус PI_5/PI_6):
1 – ВИР 434А, 2 – ВИР 581, 3 – ВИР 801, 4 – ТА 716-18, 5 – ВИР 378, 6 – ВИР 370, 7 – ВИР 769,
8 – ВИР 846, 9 – ВИР 434Б, 10 – ВИР 641;
М – маркер молекулярного веса ДНК 1 kb (Диалат)

Fig. 3. Electrophoretic pattern of amplification products with the Ha-P1 (locus PI_5/PI_6) primers:
1 – VIR 434A, 2 – VIR 581, 3 – VIR 801, 4 – TA 716-18, 5 – VIR 378, 6 – VIR 370, 7 – VIR 769,
8 – VIR 846, 9 – VIR 434B, 10 – VIR 641;
M – 1 kb DNA ladder (Dialat)

Линии, созданные путем многократного самоопыления образца к-3619 из США, обладали разной степенью устойчивости в 2017 г.: у линии ВИР 846 (к-3683) было поражено 3% растений; ВИР 858 (к-3755) – 18%; ВИР 859 (к-3783) – 30%; ВИР 845 (к-3792) – контроль, неустойчивый во все годы изучения, а в 2017 г. пораженный на 100%. У первых двух линий выявлено присутствие гена Pl_{arg} , у двух других маркер этого гена не отмечен. Линии различаются по высоте растения и другим морфологическим признакам. По-видимому, исходный образец был гетерогенным по всем признакам, в том числе и по аллелям генов устойчивости.

Таким образом, по результатам молекулярного скрининга лишь у одной из трех линий, показавших устойчивость в течение трех лет изучения, – ТА 716-18 обнаружены маркеры генов Pl_{arg} и Pl_g , детерминирующих устойчивость к широкому набору рас. У линий ВИР 768 и ВИР 800 не выявили ни одного из диагностических маркеров генов Pl_{arg} , Pl_6 и Pl_g . Тридцать линий, у которых были выявлены маркеры генов Pl_{arg} , Pl_6 и Pl_g , в различной степени (некоторые – очень слабо) поражались возбудителем ЛМР в посеве 2017 г. (см. таблицу).

Следует отметить, что лишь у единичных линий было выявлено по два маркера, что может указывать на присутствие в их генотипах сразу двух генов устойчивости. У линий ТА 716-18, ВИР 370 и ВИР 381 выявлены маркеры ORS716_303 и Ha-P1_2000 (генов Pl_{arg} и Pl_g соответственно), а у линии ВИР 849 – ORS716_303 и HaP3_1800 (Pl_{arg} и Pl_6). Линия ТА 716-18 не имела симптомов поражения в течение трех лет изучения, а линии ВИР 370, ВИР 381 и ВИР 849 были устойчивы в 2018 г., но характеризовались низкой степенью поражения в 2017 г. (соответственно 3, 6 и 5% пораженных растений). В то же время частота поражения остальных линий, имевших по одному из маркеров генов устойчивости, в 2017 г. варьировала от 3% (линия ВИР 769 из межвидового гибрида ВИР 151 × *H. trachelifolius*) до 80% (линия 3637 ВИР 814).

Очевидно, различия по уровню устойчивости обусловлены различиями в расовом составе возбудителя в годы изучения и, что весьма вероятно, появлением новых рас, гены устойчивости к которым в изученном материале отсутствуют. Возможно, в 2017 г. в Краснодарском крае имела распространение раса гриба с широким спектром вирулентности, по отношению к которой гены Pl_{arg} , Pl_6 и Pl_g , обеспечивающие высокий уровень устойчивости к большинству известных рас возбудителя, оказались неэффективными. Кроме того, можно предположить, что линии ТА 716-18, ВИР 768 и ВИР 800 защищены отличающимися от Pl_{arg} , Pl_6 и Pl_g генами (аллелями) устойчивости, которые эффективны против рас, преобладавших в Краснодарском крае в 2017 г. Поскольку линии ТА 716-18, ВИР 768 и ВИР 800 были получены на основе межвидовых гибридов, можно предположить, что они несут новые аллели/гены, переданные от дикого вида/видов, в данном случае от *H. maximilianii* Schred., *H. giganteus* L. и *H. tuberosus* L. Возможно, это один и тот же ген, носителями которого являются все три вида, поскольку один из геномов у них общий (Gavrilova, Anisimova, 2003).

Лишь одна линия (ВИР 581) из 12 образцов, отмеченных сотрудниками ВНИИМК в качестве устойчивых к трем расам ЛМР (330, 710 и 730) (Antonova et al., 2011), не поражалась грибом в 2016 и 2017 г. и незначительно (3% пораженных растений) – в 2018 г. По результатам молекулярного скрининга у этой линии выявлен маркер гена Pl_6 . Полученные нами данные согласуются с извест-

ными сведениями о том, что ген Pl_6 определяет устойчивость, в том числе и к расам 330, 710, 730 (Ramazanova et al., 2020).

Среди линий без симптомов поражения ЛМР отмечены ультраранние линии (35–46 дней от всходов до цветения и 67–78 дней от всходов до созревания): ВК 51 (к-2759), ВИР 631 (к-3440), ВИР 789 (к-3702), ВИР 835 (к-3791). Выявлены позднецветущие и позднезревающие линии (59–61 дней от всходов до цветения, период от всходов до созревания составляет свыше 100 дней). К числу устойчивых относятся линии с цитоплазматической мужской стерильностью ВИР 117, ВИР 215, ВИР 434. Практически все остальные линии ВИР (кроме ВИР 263, ВИР 349 и ВИР 449), показавшие устойчивость в 2016 и 2018 г., обладают способностью восстанавливать фертильность пыльцы ЦМС РЕТ1 и имеют стерильную цитоплазму (за исключением линии ВИР 743) (Gavrilova et al., 2014; Gavrilova et al., 2017). Возможно, это случайное совпадение, так как в исследование были включены еще 17 линий ЦМС РЕТ, которые в те же годы наблюдений не были устойчивы.

Позднее, в 2018 г., в коллекцию подсолнечника ВИР из Генного банка США поступили линии-дифференциаторы рас ложной мучнистой росы: НА 265, RHA 274, НА 335, НА 336, НА R4. Известно, что ген Pl_1 присутствует в линии RHA 265 и контролирует устойчивость к расе 100, ген Pl_2 контролирует устойчивость к расе 300 и выявлен в сорте 'Прогресс'. Ген Pl_6 определяет устойчивость к расам 100, 300, 700, 703, 710, 330, 730 и 770. Указанные гены расположены в восьмой группе сцепления. К этой же группе сцепления относят гены Pl_7 , Pl_9 , Pl_{10} . Носителем генов Pl_2 , Pl_9 , Pl_{10} является линия RHA 274; линия НА R4 обладает геном Pl_{16} . Таким образом, коллекция подсолнечника ВИР включает линии отечественной и зарубежной селекции, обладающие устойчивостью к большинству известных к настоящему времени рас возбудителя ложной мучнистой росы.

Заключение

В полевых условиях Кубанской опытной станции в разные годы (2016–2018 гг.) проведения исследований наблюдали различную степень распространения ложной мучнистой росы (возбудитель *Pasmopara halstedii*) на коллекции подсолнечника. Среди 323 линий подсолнечника выявлены 39 линий без симптомов поражения в 2016 и 2018 гг. и 3 линии, устойчивые к патогену в течение трех лет изучения. Линии генотипированы с помощью молекулярных маркеров генов, детерминирующих устойчивость к большому числу рас *P. halstedii*. Три линии характеризовались высоким уровнем устойчивости в годы изучения, в том числе в условиях высокой инфекционной нагрузки. По результатам молекулярного маркирования у линии ТА 716-18 выявлены маркеры генов Pl_{arg} и Pl_g . У линий ВИР 768 и ВИР 800, созданных на основе межвидовых гибридов, молекулярные маркеры генов устойчивости к большинству известных рас патогена отсутствуют, что дает основания предполагать наличие у них новых генов/аллелей устойчивости, интрогрессированных из генома дикого вида.

В результате многолетних исследований, выполненных на базе коллекции генетических ресурсов подсолнечника ВИР, создана признаковая коллекция по устойчивости к ложной мучнистой росе, включающая 12 образцов, устойчивых к трем расам патогена (330, 710, 730) (по данным сотрудников ВНИИМК), 16 линий

с маркером гена Pl_5 , 5 линий с маркером, специфичным для локуса Pl_5/Pl_5 и 14 линий с маркером гена Pl_{arg} , а также линии американской селекции HA 265, RHA 274, HA 335, HA 336, HA R4, DM-3. Линии относятся к разным группам спелости, среди них имеются формы ЦМС, закрепители стерильности и восстановители фертильности пыльцы.

Работа выполнена в рамках государственного задания согласно тематическому плану ВИР по проекту № 0662-2019-0001 «Коллекция масличных и прядильных культур ВИР: Изучение и расширение генетического разнообразия».

The research was performed within the framework of the State Task according to the theme plan of VIR, Project No. 0662-2019-0001 "The collection of oil and fiber crops at VIR: maintenance, study, and genetic diversity expansion".

References / Литература

- Al-Chaarani G.R., Roustae A.M., Gentzbittel L., Mokrani L., Barrault G., Dechamp-Guillaume G. et al. A QTL analysis of sunflower partial resistance to downy mildew (*Plasmopara halstedii*) and black stem (*Phoma macdonaldii*) by the use of recombinant inbred lines (RILs). *Theoretical and Applied Genetics*. 2002;104(2-3):490-496. DOI: 10.1007/s001220100742
- Anashchenko A.V. Guidelines for the study of the world collection of oil crops. Sunflower (Metodicheskiye ukazaniya po izucheniyu mirovoy kollektzii maslichnykh kultur. Podsolnechnik). G.G. Davidyan (ed.). Leningrad: VIR; 1978. [in Russian] (Анащенко А.В. Методические указания по изучению мировой коллекции масличных культур. Подсолнечник / под ред. Г. Г. Давидяна. Ленинград: ВИР; 1978).
- Anisimova I.N., Alpatieva N.V., Abdullaev R.A., Karabitsina Yu.I., Kuznetsova E.B. Screening of plant genetic resources with the use of DNA markers: basic principles, DNA isolation, PCR setup, agarose gel electrophoresis: (guidelines). E.E. Radchenko (ed.). St. Petersburg: VIR; 2018. [in Russian] (Анисимова И.Н., Алпатьева Н.В., Абдуллаев Р.А., Карабицина Ю.И., Кузнецова Е.Б. Скрининг генетических ресурсов растений с использованием ДНК-маркеров: основные принципы, выделение ДНК, постановка ПЦР, электрофорез в агарозном геле: (методические указания) / под ред. Е.Е. Радченко. Санкт-Петербург: ВИР; 2018). DOI: 10.30901/978-5-905954-81-8
- Antonova T.S., Ivebor M.V., Rozhkova V.T., Araslanova N.P., Gavrilova V.A. Results of evaluating sunflower accessions from the VIR collection for resistance to the races of false mildew common for Krasnodar Territory. *Bulletin of Applied Botany, of Genetics, and Plant Breeding*. 2011;167:90-95. [in Russian] (Антонова Т.С., Ивебор М.В., Рожкова В.Т., Арасланова Н.М., Гаврилова В.А. Результаты оценки образцов подсолнечника коллекции ВИР на устойчивость к расам возбудителя ложной мучнистой росы, распространенным в Краснодарском крае. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2011;167:90-95).
- Bouzidi M.F., Badaoui S., Cambon F., Vear F., de Labrouhe D.T., Nicolas P. et al. Molecular analysis of a major locus for resistance to downy mildew in sunflower with specific PCR-based markers. *Theoretical and Applied Genetics*. 2002;104(4):592-600. DOI: 10.1007/s00122-001-0790-3
- Gascuel Q., Martinez Y., Boniface M.C., Vear F., Pichon M., Godiard L. The sunflower downy mildew pathogen *Plasmopara halstedii*. *Molecular Plant Pathology*. 2015;16(2):109-122. DOI: 10.1111/mp.12164
- Gavrilova V.A., Anisimova I.N. Genetics of cultivated plants. Sunflower. St. Petersburg: VIR, 2003. [in Russian] (Гаврилова В.А., Анисимова И.Н. Генетика культурных растений. Подсолнечник. Санкт-Петербург: ВИР; 2003).
- Gavrilova V.A., Rozhkova V.T., Anisimova I.N. Sunflower genetic collection at the Vavilov Institute of Plant Industry. *Helia*. 2014;37(60):1-16. DOI: 10.1515/helia-2014-0001
- Gavrilova V.A., Anisimova I. N., Alpatieva N.V., Rozhkova V.T., Stupnikova T.G., Karabitsina Yu.I., Kuznetsova E.B. Catalogue of the VIR global collection. Issue 853. Sunflower genetic collection. St. Petersburg: VIR; 2017. [in Russian] (Гаврилова В.А., Анисимова И.Н., Алпатьева Н.В., Рожкова В.Т., Ступникова Т.Г., Карабицина Ю.И., Кузнецова Е.Б. Каталог мировой коллекции ВИР. Выпуск 853. Генетическая коллекция подсолнечника. Санкт-Петербург: ВИР; 2017).
- Dimitrijevic A., Horn R. Sunflower hybrid breeding: from markers to genomic selection. *Frontiers in Plant Science*. 2018;8:2238. DOI: 10.3389/fpls.2017.02238
- Imerovski I., Dimitrijević A., Miladinović D., Jocić S., Dedić B., Cvejić S. et al. Identification and validation of breeder-friendly DNA markers for Pl_{arg} gene in sunflower. *Molecular Breeding*. 2014;34(3):779-788. DOI: 10.1007/s11032-014-0074-7
- Korshunova A.F. Downy mildew of sunflower (Mildyu podsolnechnika). In: *Overview of the spread of major mass crop pests and diseases in 1959 and the forecast of their appearance in 1960 (Obzor rasprostraneniya glavneyshikh massovykh vreditel'ey i bolezney selskokhozyaystvennykh kultur v 1959 g. i prognoz ikh poyavleniya v 1960 g.)*. Moscow: VASKhNIL; 1960. p.144-146. [in Russian] (Коршунова А.Ф. Мильдю подсолнечника. В кн.: *Обзор распространения главнейших массовых вредителей и болезней сельскохозяйственных культур в 1959 г. и прогноз их появления в 1960 г.* Москва: ВАСХНИЛ; 1960. С.144-146).
- Li J.T., Yang J., Chen D.C., Zhang X.I., Tang Z.S. An optimized mini-preparation method to obtain high-quality genomic DNA from mature leaves of sunflower. *Genetics and Molecular Research*. 2007;6(4):1064-1071.
- Ma G., Song Q., Underwood W.R., Zhang Z., Jason D., Fiedler J.D. et al. Molecular dissection of resistance gene cluster and candidate gene identification of Pl_{17} and Pl_{19} in sunflower by whole-genome resequencing. *Scientific Reports*. 2019;9:14974. DOI: 10.1038/s41598-019-50394-8 1
- Mouzeyar S., Tourvieille de Labrouhe D., Vear F. Effect of host-race combination on resistance of sunflower, *Helianthus annuus* L., to downy mildew *Plasmopara halstedii*. *Journal of Phytopathology*. 1994;141(3):249-258. DOI: 10.1111/j.1439-0434.1994.tb01468.x
- Novotel'nova N.S. Downy mildew of sunflower (Lozhnaya mучnistaya rosa podsolnechnika). Moscow; Leningrad: Nauka; 1966. [in Russian] (Новотельнова Н.С. Ложная мучнистая роса подсолнечника. Москва; Ленинград: Наука; 1966).
- Pecrix Y., Buendia L., Penouilh-Suzette C., Maréchaux M., Legrand L., Bouchez O. et al. Sunflower resistance to multiple downy mildew pathotypes revealed by recognition of conserved effectors of the oomycete *Plasmopara hal-*

- stedii*. *The Plant Journal*. 2019;97(4):730-748. DOI: 10.1111/tpl.14157
- Pecrix Y., Penouilh-Suzette C., Muñoz S., Vear F., Godiard L. Ten broad spectrum resistances to downy mildew physically mapped on the sunflower genome. *Frontiers in Plant Science*. 2018;9:1780. DOI: 10.3389/fpls.2018.01780
- Qi L.L., Foley M.E., Cai X.W., Gulya T.J. Genetics and mapping of a novel downy mildew resistance gene, *Pl(18)*, introgressed from wild *Helianthus argophyllus* into cultivated sunflower (*Helianthus annuus* L.). *Theoretical and Applied Genetics*. 2016;129(4):741-752. DOI: 10.1007/s00122-015-2662-2
- Qi L.L., Long Y.M., Jan C.C., Ma G.J., Gulya T.J. *Pl(17)* is a novel gene independent of known downy mildew resistance genes in the cultivated sunflower (*Helianthus annuus* L.). *Theoretical and Applied Genetics*. 2015;128(4):757-767. DOI: 10.1007/s00122-015-2470-8
- Radwan O., Bouzidi M.F., Nicolas P., Mouzeyar S. Development of PCR markers for the *Pl5/Pl8* locus for resistance to *Plasmopara halstedii* in sunflower, *Helianthus annuus* L. from complete CC-NBS-LRR sequences. *Theoretical and Applied Genetics*. 2004;109:176-185. DOI: 10.1007/s00122-004-1613-0
- Radwan O., Bouzidi M.F., Mouzeyar S. Molecular characterization of two types of resistance in sunflower to *Plasmopara halstedii*, the causal agent of downy mildew. *Phytopathology*. 2011;101(8):970-979. DOI: 10.1094/PHYTO-06-10-0163
- Radwan O., Bouzidi M.F., Vear F., Philippon J., Tourvieille de Labrouhe D., Nicolas P. et al. Identification of non-TIR-NBS-LRR markers linked to the *Pl5/Pl8* locus for resistance to downy mildew in sunflower. *Theoretical and Applied Genetics*. 2003;106(8):1438-1446. DOI: 10.1007/s00122-003-1196-1
- Ramazanov S.A., Antonova T.S. To a question about marking of *Pl* loci controlling sunflower resistance to downy mildew pathogen. *Oil Crops. Scientific and Technical Bulletin of VNIIMK*. 2019;1(177):17-23. [in Russian] (Рамазанова С.А., Антонова Т.С. К вопросу о маркировании локусов *Pl*, контролирующих устойчивость подсолнечника к возбудителю ложной мучнистой росы. *Масличные культуры. Научно-технический бюллетень ВНИИМК*. 2019;1(177):17-23). DOI: 10.25230/2412-608X-2019-1-177-17-23
- Ramazanov S.A., Badyanov E.V., Guchetl S.Z. Molecular markers of genes *Pl_g*, *Pl₁₃* and *Pl_{arg}* for sunflower breeding on resistance to downy mildew. *Oil Crops. Scientific and Technical Bulletin of VNIIMK*. 2020;3(183):20-27. [in Russian] (Молекулярные маркеры генов *Pl_g*, *Pl₁₃* и *Pl_{arg}* для использования в селекции подсолнечника на устойчивость к ложной мучнистой росе. *Масличные культуры. Научно-технический бюллетень ВНИИМК*. 2020;3(183):20-27). DOI: 10.25230/2412-608X-2020-3-183-20-26
- Spring O. Spreading and global pathogenic diversity of sunflower downy mildew – Review. *Plant Protection Science*. 2019;55(3):149-158. DOI: 10.17221/32/2019-PPS
- Usatov A.V., Klimenko A.I., Azarin K.V., Gorbachenko O.F., Markin N.V., Tikhobaeva V.E. et al. DNA-markers of sunflower resistance to the downy mildew (*Plasmopara halstedii*). *American Journal of Biochemistry and Biotechnology*. 2014;10(2):125-129. DOI: 10.3844/ajbbbsp.2014.125.129
- Vear V. Classic genetics and breeding. In: J. Hu, G. Seiler, Ch. Kole (eds). *Genetics, Genomics and Breeding of Sunflower*. Enfield, NH: Science Publishers; 2010. p. 50-77.
- Wieckhorst S., Bachlava E., Dussle C.M., Tang S., Gao W., Sasaki C. et al. Fine mapping of the sunflower resistance locus *Pl_{arg}* introduced from the wild species *Helianthus argophyllus*. *Theoretical and Applied Genetics*. 2010;121(8):1633-1644. DOI: 10.1007/s00122-010-1416-4

Прозрачность финансовой деятельности / The transparency of financial activities

Авторы не имеют финансовой заинтересованности в представленных материалах или методах.

The authors declare the absence of any financial interest in the materials or methods presented.

Для цитирования / How to cite this article

Гаврилова В.А., Ступникова Т.Г., Макарова Л.Г., Алпатьева Н.В., Карабицина Ю.И., Кузнецова Е.Б., Анисимова И.Н. Линии генетической коллекции подсолнечника ВИР, устойчивые к ложной мучнистой росе. Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 2021;182(3):101-110. DOI: 10.30901/2227-8834-2021-3-101-110

Gavrilova V.A., Stupnikova T.G., Makarova L.G., Alpatieva N.V., Karabitsina Yu.I., Kuznetsova E.B., Anisimova I.N. Lines resistant to downy mildew in the sunflower genetic collection at VIR. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2021;182(3):101-110. DOI: 10.30901/2227-8834-2021-3-101-110

ORCID

Gavrilova V.A. <https://orcid.org/0000-0002-8110-9168>
Alpatieva N.V. <https://orcid.org/0000-0002-5531-2728>
Karabitsina Yu.I. <https://orcid.org/0000-0002-8384-5134>
Kuznetsova E.B. <https://orcid.org/0000-0002-9804-1286>
Anisimova I.A. <https://orcid.org/0000-0003-0474-8860>

Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы / The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work

Дополнительная информация / Additional information

Полные данные этой статьи доступны / Extended data is available for this paper at <https://doi.org/10.30901/2227-8834-2021-3-101-110>

Мнение журнала нейтрально к изложенным материалам, авторам и их месту работы / The journal's opinion is neutral to the presented materials, the authors, and their employer

Авторы одобрили рукопись / The authors approved the manuscript

Конфликт интересов отсутствует / No conflict of interest

Genetic diversity of the Algerian peanut population analyzed using morphological markers and seed storage proteins

DOI: 10.30901/2227-8834-2021-3-111-124
 УДК 633.852.52:631.526.32:631.527(65)
 Поступление/Received: 18.03.2021
 Принято/Accepted: 02.09.2021



Генетическое разнообразие
 алжирской популяции арахиса, изученной
 с использованием морфологических маркеров
 и запасных белков семян

Н. DJEGHIM¹, I. BELLIL², D. KHELIFI³

Х. ДЖЕГХИМ¹, И. БЕЛЛИЛЬ², Д. КХЕЛИФИ³

¹ National Center for Biotechnology Research,
 P.O. Box E73, Nouvelle Ville Ali Mendjeli, Constantine 25016,
 Algeria

¹ Национальный центр биотехнологических исследований,
 25016 Алжир, г. Константин, Нувель Вилль Али
 Менджели, п/я E73

✉ livenanou@hotmail.com

✉ livenanou@hotmail.com

² Frères Mentouri University,
 P.O. Box 325, Ain El Bey Way, Constantine 25017, Algeria

² Университет Фрэр Ментури,
 25017 Алжир, г. Константин, пр. Айн Эль Бей, п/я 325

✉ bines07@yahoo.fr

✉ bines07@yahoo.fr

³ National School of Biotechnology,
 P.O. Box E66, Ville Universitaire Ali Mendjeli, Constantine
 25100, Algeria

³ Национальная высшая школа биотехнологии,
 25100 Алжир, г. Константин, Вилль Университэр Али
 Менджели, п/я E66

✉ dkhelifi@yahoo.fr

✉ dkhelifi@yahoo.fr

Background. The peanut is one of the most important oil crops suitable for cultivation in the tropical areas of the world. Despite its agronomic importance, few studies have been carried out to assess the morphogenetic diversity of *Arachis hypogaea* L., especially in East African countries. The major interest of this morphologic study lies in the potential of this species to provide useful genes for the improvement of cultivated peanuts. To date, no study has been performed in Algeria to characterize local peanut varieties.

Materials and methods. Thirty peanut accessions were collected from four principal areas of peanut production in Algeria. Genetic characterization using 15 agronomic characters and 25 morphological descriptors showed a high level of diversity among accessions. Principal Component Analysis and the Hierarchical Ascendant Classification were made to clarify the genetic relationship between peanut accessions.

Results and discussion. Results showed that leaflet size (length and width), seed shape and size, oil content, and branching pattern were the principal characters to discriminate the screened *A. hypogaea* accessions. In addition to that, the weights of 10 pods and 100 seeds were the most variable traits and presented a CV of 42.53% and 40.12%, respectively. On the other hand, total storage proteins extracted were separated using SDS-PAGE and revealed thirty bands that were used to generate a matrix and make a cluster analysis using the UPGMA method, exhibiting different storage proteins compositions. Moreover, the phenotypic diversity observed agrees with the storage protein profile diversity, while the accessions grouped in similar clusters belong to the two subspecies of *A. hypogaea*. The results of the current study show that morphological traits and seed storage proteins can be useful for exploring the diversity among *A. hypogaea* accessions.

Актуальность. Арахис – одна из важнейших масличных культур, пригодных для возделывания в тропических зонах мира. Несмотря на его хозяйственную ценность, были предприняты лишь редкие попытки изучить и оценить морфогенетическое разнообразие *Arachis hypogaea* L., особенно в странах Восточной Африки. Основная цель настоящего морфологического исследования – изучить потенциал данного вида как источника ценных генов для улучшения культурных форм арахиса. До сегодняшнего дня в Алжире не проводились исследования по выявлению характеристик местных сортов арахиса.

Материалы и методы. Тридцать образцов арахиса собрали в четырех основных районах его производства в Алжире. Генетическая характеристика с использованием 15 агрономических и 25 морфологических признаков показала высокий уровень разнообразия среди образцов. Для выяснения генетической взаимосвязи между образцами арахиса провели кластерный анализ и анализ главных компонент.

Результаты и обсуждение. Показано, что размер листочков (длина и ширина), форма и размер семян, содержание масла и характер ветвления были основными признаками, позволяющими различить отобранные образцы *Arachis hypogaea* L. В дополнение к этому, массы 10 бобов и 100 семян были наиболее изменчивыми характеристиками и имели CV 42,53% и 40,12% соответственно. Был проведен анализ запасных белков семян. Все они были разделены с использованием метода SDS-PAGE, который выявил тридцать полос. Последние были использованы для создания матрицы и кластерного анализа методом UPGMA и продемонстрировали различия образцов арахиса по составу запасных белков. Наблюдаемое фенотипическое разнообразие согласуется с разнообразием профиля запасных белков, и группы образцов в сходных кластерах принадлежали двум подвидам *A. hypogaea*. Результаты данного исследования показывают, что морфологические признаки и запасные белки семян могут быть полезны для изучения разнообразия образцов арахиса.

Key words: *Arachis hypogaea*, phenotypic diversity, Principal Component Analysis, SDS-PAGE.

Ключевые слова: *Arachis hypogaea*, фенотипическое разнообразие, анализ главных компонент, SDS-PAGE.

Introduction

Peanut, or groundnut (*Arachis hypogaea* L.), is an important oilseed crop cultivated worldwide. In 2018, 45.9 million tons were produced over an area of 28.5 million hectares (FAOSTAT, 2020). *A. hypogaea* can play an important role in sustainable agricultural development, particularly where drought and salinity frequently limit crop production in the Maghreb and the sub-Saharan regions (Giuffrè et al., 2016). Peanut cultivars have a very narrow genetic base, and there is a lack of information about their morphological and agricultural characteristics. Accurate information on genetic diversity helps the plant breeders in choosing the diverse parents for focused hybridization (Kushwah et al., 2016). Additionally, analysis of storage proteins is considered one of the most powerful methods for describing plant species and lines (Liang et al., 2006). Thus, the aim of the present study was to characterize the peanut accessions currently cultivated in the four main growing areas in Algeria. The specific objectives of the investigation were to estimate phenotypic diversity for different morphological descriptors and agronomic characters, reveal the importance of these traits in addition to their interrelationships, and assess the seed storage protein diversity in peanut for identification of accessions.

Material and methods

Thirty peanut (*A. hypogaea*) accessions were collected from different peanut growing areas in Algeria (Fig. 1), including El Taref, Ghardaïa, El Oued, and Adrar (Table 1). Seedlings were grown and maintained under greenhouse conditions at the National Center for Biotechnology Research in Constantine, Algeria (36°24.75' N, 6°57.05' E, and 773 m above sea level). During their growth, plants were irrigated as needed. Finally, seeds were collected manually, air-dried in the dark, and stored in paper bags at 4°C.

1. Plant characters measured

Two selected categories of characters from the IBPGR/ICRISAT peanut (groundnut) descriptors (Descriptors for Groundnut, 1992) were studied: qualitative (morphological) and quantitative (agronomic) characters. They were scored with two to fifteen states and were analyzed. These parameters were measured in three replicates per accession (Table 2).

1.1 Oil content

To measure oil content in peanut accessions, oil was extracted using the Soxhlet apparatus (FOSS, Soxtec™ 8000), for each 1 g of kernel peanut placed on the thimbles, 25 ml of hexane was poured on the extraction vessels. The difference of vessel weight before and after extraction showed oil content. The oil content of each accession was measured in triplicate and results were expressed as the percentage of total oil content.

1.2. Storage protein extraction

Storage proteins were extracted from single crushed seeds according to U. K. Laemmli's (1970) protocol with minor modifications. After removing the skin, the peanut kernels were finely milled and defatted with hexane (10 ml/g dry weight) at -20°C overnight. 100 mg of dry peanut powder was mixed with 100 µl of fresh extraction solution, the mixture was incubated at 65°C for 30 min and then centrifuged 1 min at 10,000 g.

2. Data analysis

Quantitative morphological data were first subjected to descriptive analysis and ANOVA tests and the correlation matrix was performed on all quantitative characters to determine the relationships between them. The frequency table was used for a comparison of means by the analysis of variance (ANOVA) using Tukey's test ($p < 0.05$). The structure of morphological diversity was described using Principal Component Analysis (PCA), and the Hierarchical Ascendant Classification (CAH) was used to explore the relationship between

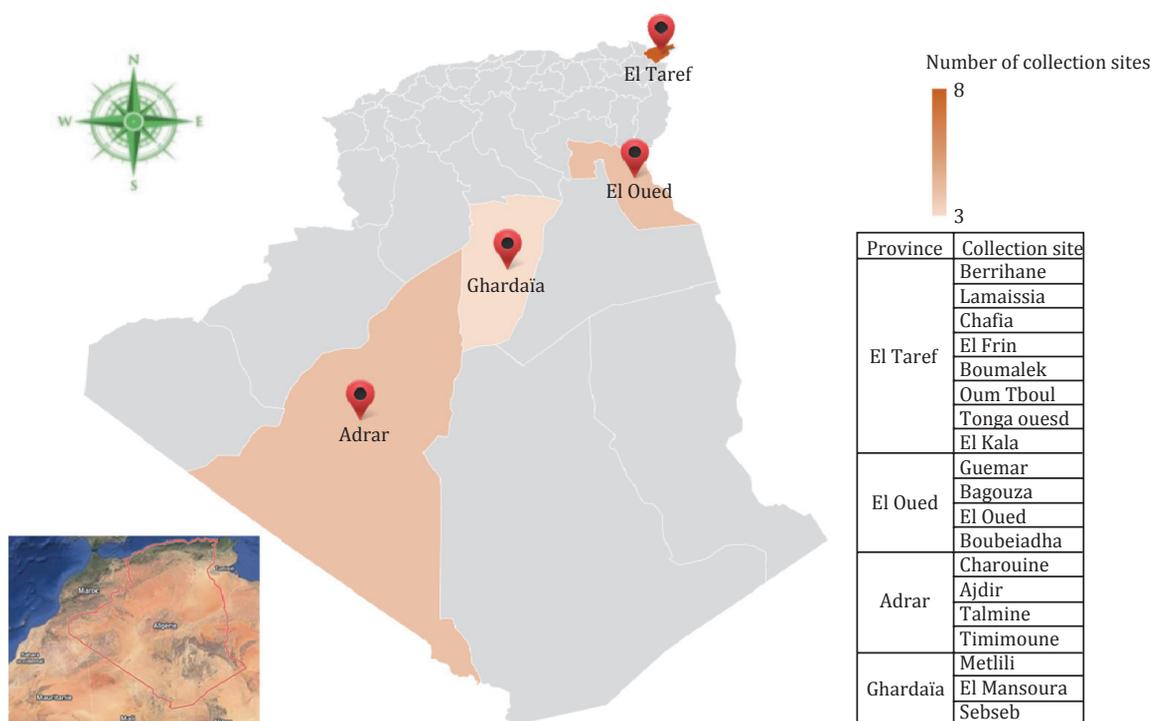


Fig. 1. Map of sampling locations for peanut accessions

Рис. 1. Карта мест сбора образцов арахиса

Table 1. Geographic origin of the studied Algerian peanut (*Arachis hypogaea* L.) accessions
Таблица 1. Географическое происхождение изученных алжирских образцов арахиса (*Arachis hypogaea* L.)

Geographic origin	Region where collected / location	Accessions name	Geographic zone	Bioclimatic floor
Taref	Berrihane, El Kala	Berrihane 1	Coastal	Subhumid
		Berrihane 2		
	Lamaissia, El Kala	Lamaissia 1		
		Lamaissia 2		
	Chefia, El Kala	Chefia 1		
		Chefia 2		
	El Kala	El Kala 1		
		El Kala 2		
		El Kala 3		
		El Kala 4		
	El Frin, El Kala	El Frin		
	Boumalek, El Kala	Boumalek		
Oum Tboul, El Kala	Oum Tboul			
Tonga-Ouest, El Kala	Tonga-Ouest			
Ghardaïa	Sebseb	Sebseb 1	Northern Sahara	Saharan
		Sebseb 2		
		Sebseb 3		
	El Mansoura	El Mansoura		
	Metlili	Metlili		
El Oued	Boubeiadha, Taghzout	Boubeiadha 1	Northern Sahara	Saharan
		Boubeiadha 2		
	Guemar	El Oued 1		
	Bagouza, Taghzout	El Oued 2		
	El Oued	El Oued 3		
		El Oued 4		
Adrar	Charouine	Hiba 1	Central Sahara	
		Hiba 2		
	Ajdir, Timimoune	Adrar 1		
	Talmine, Timimoune	Adrar 2		
	Talmine, Timimoune	Timimoune		

Table 2. Morphological and agronomic descriptors used for statistical analysis**Таблица 2. Морфологические и хозяйственно ценные признаки, использованные в статистическом анализе**

	Abbreviation	Character name	Character state	Range - Frequency (%) Average	
Morphological descriptors	Stem	Gr.hab	0 - Erect; 1 - Decumbent-1; 2 - Decumbent-2; 3 - Decumbent-3; 4 - Procumbent-2	0 - 46.67; 1 - 10.00; 2 - 3.33; 3 - 36.67; 4 - 3.33	
		Bra.pat	0 - Irregular without flowers on main stem; 1 - Irregular with flowers on main stem; 2 - Alternate; 3 - Sequential	0 - 3.33; 1 - 23.33; 2 - 13.33; 3 - 40.00	
		Num.bra	Number of branches	0 - Secondary; 1 - Tertiary	0 - 63.33; 1 - 36.67
		St.pig	Stem pigmentation	0 - Absent; 1 - Present	0 - 50.00; 1 - 50.00
		St.src	Stem surface	0 - Glabrous; 1 - Sub-glabrous, hairs in one or two rows along the main stem; 2 - Moderately hairy, three or four rows along the main stem; 3 - Very hairy, most of the stem surface covered with hairs; 4 - Woolly	0 - 30.00; 1 - 40.00; 2 - 6.67; 3 - 0.00; 4 - 3.33
		Bch.dty	Branching density	0 - Moderate; 1 - High	0 - 20.00; 1 - 80.00
	Flower	Inf.typ	Inflorescence type	0 - Simple; 1 - Complex	0 - 26.67; 1 - 73.33
		Peg.pig	Peg pigmentation	0 - Absent; 1 - Present	0 - 56.67; 1 - 43.33
		Std.pet.col	Standard petal color	0 - Yellow 9B; 1 - Orange 24A	0 - 66.67; 1 - 33.33
		Flo.dis	Flower distribution	0 - Alternate; 1 - Complex; 2 - Continuous	0 - 33.33; 1 - 20.00; 2 - 46.67
	Leaflet	Lflt.shp	Leaflet shape	0 - Oblong-lanceolate; 1 - Oblong; 2 - Obovate; 3 - Ovate; 4 - Suborbicular; 5 - Wide-elliptic; 6 - Narrow-elliptic; 7 - Oblong-elliptic; 8 - Elliptic; 9 - Cuneate	0 - 3.33; 1 - 6.67; 2 - 23.33; 3 - 6.67; 4 - 3.33; 5 - 6.67; 6 - 16.67; 7 - 13.33; 8 - 6.67; 9 - 13.33
		Lflt.src	Leaflet surface	0 - Almost glabrous on both surfaces; 1 - Almost glabrous above, hairs below; 2 - Almost glabrous above, hairs and/or bristles below	0 - 70.00; 1 - 20.00; 2 - 10.00
		Lflt.mgn	Leaflet margin	0 - Entire; 1 - Hairy	0 - 40.00; 1 - 60.00
		Lflt.tip	Leaflet tip	0 - Obtuse; 1 - Acute	0 - 56.67; 1 - 43.33
		Lef.col	Leaf color	0 - Green 129; 1 - Green 134A; 2 - Green 135; 3 - Green 140B; 4 - Green 142; 5 - Yellow-green 144C; 6 - Yellow-green 149	0 - 3.33; 1 - 13.33; 2 - 6.67; 3 - 13.33; 4 - 20.00; 5 - 26.67; 6 - 16.67
	Root	Nod.cap	Nodulation capacity	0 - Without nodules; 1 - With nodules	0 - 80.00; 1 - 20.00
Pod	Pod.csn	Pod constriction	0 - None; 1 - Slight; 2 - Moderate; 3 - Deep; 4 - Very deep	0 - 40.00; 1 - 13.33; 2 - 20.00; 3 - 20.00; 4 - 6.67	
	Txt.pod.src	Texture of pod surface	0 - Fine; 1 - Medium; 2 - Coarse	0 - 20.00; 1 - 13.33; 2 - 66.67	
	Pod.bk	Pod beak	0 - Absent; 1 - Slight; 2 - Moderate; 3 - Prominent; 4 - Very prominent	0 - 13.33; 1 - 20.00; 2 - 50.00; 3 - 3.33; 4 - 13.33	
	Pod.ret	Pod reticulation	0 - None; 1 - Slight; 2 - Moderate; 3 - Prominent; 4 - Very prominent	0 - 10.00; 1 - 36.67; 2 - 3.33; 3 - 23.33; 4 - 26.67	

Table 2. The end
Таблица 2. Окончание

		Abbreviation	Character name	Character state	Range - Frequency (%) Average
Morphological descriptors	Seed	Num.sd.pod	Number of seeds per pod	0 - 2-1; 1 - 2-3-1/2-1-3; 2 - 3-2-1/3-1-2	0 - 73.33; 1 - 16.67; 2 - 10.00
		Teg.asp	Tegument aspect	0 - One color; 1 - Variegated	0 - 56.67; 1 - 43.33
		Sd.shp	Seed shape	0 - Round; 1 - Ovate; 2 - Oblong; 3 - Cylindric	0 - 10.00; 1 - 33.33 2 - 33.33; 3 - 23.33
		Teg.col	Tegument color	0 - Orange-yellow 6; 1 - Orange-yellow 19; 2 - Orange 26; 3 - Orange 28; 4 - Orange 29; 5 - Red-orange 31; 6 - Red-orange 33; 7 - Red-orange 34; 8 - Red-orange 35; 9 - Pink-red 37; 10 - Grey-orange 165; 11 - Grey-orange 172; 12 - Grey-orange 175; 13 - Grey-orange 177; 14 - Grey-orange 178	0 - 3.33; 1 - 6.67; 2 - 16.67; 3 - 3.33; 4 - 3.33; 5 - 6.67; 6 - 3.33; 7 - 10.00; 8 - 3.33; 9 - 3.33; 10 - 3.33; 11 - 6.67; 12 - 10.00; 13 - 13.33; 14 - 6.67
		Sd.col	Seed color	0 - Yellow 1; 1 - Yellow 4; 2 - Yellow 5; 3 - Yellow 8; 4 - Yellow 10; 5 - Yellow 13	0 - 3.33; 1 - 63.33; 2 - 3.33; 3 - 13.33; 4 - 10.00; 5 - 6.67
Agronomic descriptors	Stem	Pl.wdth	Plant width or Spread (cm)	Between 06 to 17	11.00
		Hght.stm	Height of main stem (cm)	Between 28 to 61	33.00
		Dys.mty	Days to maturity	0 - Between 80 to 100 days; 1 - Between 100 to 120 days; 2 - Between 120 to 140 days	0 - 56.67; 1 - 26.67; 2 - 16.67
	Flower	Dys.50%.fwg	Days to 50% flowering	0 - Between 20 and 45 days; 1 - Between 45 and 75 days	0 - 70.00; 1 - 30.00
	Leaflet	Lflt.lgth	Leaflet length (mm)	Between 19.08 to 59.35	40.27
		Lflt.wdth	Leaflet width (mm)	Between 10.44 to 31.45	21.01
		Lef.are	Leaf area (cm ²)	Between 4.29 to 11.22	6.93
		Chlo.ctn	Chlorophyll content (SPAD unit)	Between 27.40 to 49.9	22.50
	Pod	Pod.lgth	Pod length (mm)	Between 10.26 to 55.79	45.53
		Pod.wdth	Pod width (mm)	Between 5.62 to 20.13	14.51
		Wght.10 pods	Weight of 10 pods (gr)	Between 5.32 to 20.92	15.6
	Seed	Wght.100sd	Weight of 100 seeds (gr)	Between 30.37 to 108.4	78.03
		Sd.lgth	Seed length (mm)	Between 8.5 to 22.32	13.79
		Sd.wdth	Seed width (mm)	Between 6.23 to 12.26	6.03
Oil.ctn		Oil content (%)	Between 36.68 to 56.17	19.49	

the peanut accessions using arithmetic averages method (UPGMA); these analyses were carried out using data analysis software (XLSTAT 2016.02).

Concerning data analysis of storage proteins, electrophoresis profiles were analyzed using the Image Lab software version 5.1 (Biorad). The presence/absence of a band was scored as 1/0, respectively, and the employment of the Euclidean distance to the binary matrix served to calculate the pairwise distance among the accessions, which were clustered by the UPGMA method.

Results

1. Variation in morphological and agronomic characters

The frequency of appearance of morphological descriptors in the studied 30 accessions of *A. hypogaea* is presented in Table 2. The analysis of variance (ANOVA) showed a high significant variation ($p < 0.001$) among the peanut accessions for all of 13 agronomical characters assessed. Table 3 discloses a descriptive statistics estimation of all characters. The most variable ones included the weights of 10 pods and 100 seeds that ranged from 5.32 g to 20.92 g with a CV of 42.53%, and from 30.37 g to 108.4 g with a CV of 40.12%, respectively. These results can be attributed to the important variation observed in seed and pod sizes.

2. Relationships between agronomic characters

Pearson's correlation coefficients revealed significant associations among the evaluated different agronomic characters. Generally, stem architecture characters were significantly correlated with seed and pod characters. The highest significant correlation coefficients were noticed between leaflet length / leaflet width and the weight of 10 pods / seed width ($r = 0.751, p < 0.0001$, and $r = 0.776, p < 0.0001$, respectively). Furthermore, seed length and pod length were positively and significantly correlated ($r = 0.767, p < 0.0001$), hence any restriction of pod growth may cause smaller seeds. These results corroborated those reported by M. A. Zaman et al. (2011). A significant but weak correlation was also observed between leaflet length / plant width ($r = 0.456, p < 0.0001$), oil content / 10 pod weight ($r = 0.330, p < 0.0001$), and between the height of the main stem / pod width ($r = 0.302, p < 0.0001$) (see Table 3). Among leaf characters, leaf length was highly and significantly correlated with leaflet surface ($r = 0.553, p < 0.0001$), but did not correlate with leaf area. On the other hand, branching pattern was inversely correlated with seed length and the weight of 10 pods ($r = -0.594, p < 0.0001$, and $r = -0.554, p < 0.0001$, respectively). Slight correlations were observed between plant width / leaflet shape and growth habit / nodulation capacity ($r = 0.488, p < 0.0001$, and $r = 0.324, p < 0.0001$, respectively).

Table 3. Descriptive statistics estimation of agronomical characters assessed in the studied accessions

Таблица 3. Описательно-статистическая оценка хозяйственно ценных признаков у изучаемых образцов

Quantitative character	Min	Max	Mean \pm SE	CV%	<i>p</i>	Fisher effect size, %
Hght.stm	28.00	61.00	44.93 \pm 7.77	17.30	< 0.0001	13.32
Pl.wdth	6.00	17.00	9.69 \pm 2.62	26.98	< 0.0001	3.10
Lflt.lgth	19.08	59.35	42.27 \pm 8.21	19.43	< 0.0001	4.36
Lflt.wdth	10.44	31.45	21.88 \pm 4.21	19.23	< 0.0001	10.46
Chlo.ctn	27.40	49.90	39.48 \pm 5.23	13.25	< 0.0001	2.36
Lef.are	4.29	11.22	6.58 \pm 1.39	21.10	< 0.001	7.80
Pod.lgth	10.26	55.79	28.39 \pm 8.89	31.32	< 0.0001	16.52
Pod.wdth	5.62	20.13	13.41 \pm 3.06	22.84	< 0.0001	1.30
Wght.10 pod	5.32	20.92	11.98 \pm 5.09	42.53	< 0.0001	11.68
Wght.100 sd	30.37	108.40	53.05 \pm 21.29	40.12	< 0.0001	4.75
Sd.lgth	8.53	22.32	14.74 \pm 3.71	25.15	< 0.0001	9.17
Sd.wdth	6.23	12.26	8.59 \pm 1.38	16.06	< 0.0001	1.91
Oil.ctn	36.68	56.17	45.02 \pm 4.01	8.90	< 0.0001	13.29

Note: SE – standard error, CV% – coefficient of variation, *p* – probability value

Примечание: SE – стандартная ошибка, CV% – коэффициент вариации, *p* – уровень значимости

On the other hand, leaflet width and length revealed similar coefficients of variation among the studied accessions (19.23% and 19.43%, respectively) with an important positive correlation confirmed by the principal component analysis (Fig. 2, a). However, these characters; in addition to chlorophyll content, presented the least coefficients of variation (8.90% and 16.06%, respectively).

3. Principal Component Analysis

The relative importance of each character to explain the variation among the 30 *A. hypogaea* genotypes was assessed using the Principal Component Analysis (PCA). The first seven components explained 64.03% of the total variation among the 30 *A. hypogaea* accessions (Table 4). F1 separates accessions on the basis of three characters: branching pat-

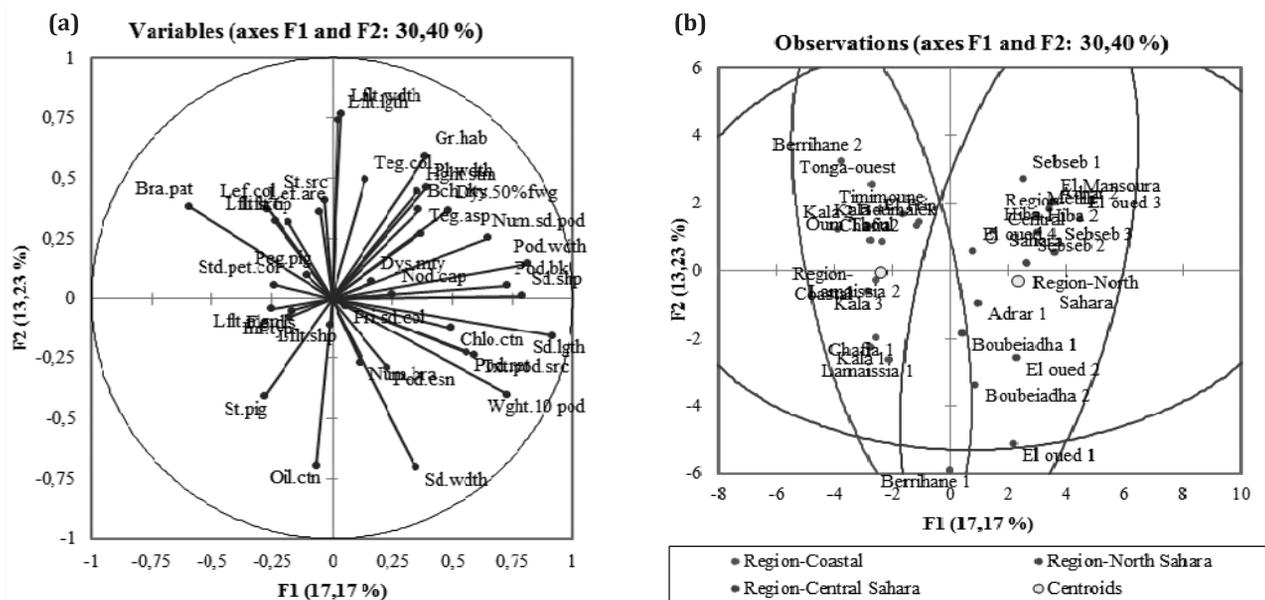


Fig 2. Principal Component Analysis of morphological characters: (a) diagnostic biplot, (b) graph of observations

Рис. 2. Анализ морфологических признаков методом главных компонент: (a) диагностическая диаграмма, (b) график наблюдений

Table 4. First seven principal components related to 38 characters studied in 30 *Arachis hypogaea* L. genotypes assessed

Таблица 4. Первые семь главных компонент для 38 изученных признаков у 30 проанализированных генотипов *Arachis hypogaea* L.

	Principal component axis						
	F1	F2	F3	F4	F5	F6	F7
Eigen value	6.526	5.028	3.071	2.834	2.770	2.297	1.805
Variability (%)	17.174	13.231	8.081	7.459	7.291	6.044	4.751
Cumulative %	17.174	30.404	38.485	45.944	53.235	59.279	64.030
Eigen vector loadings							
Gr.hab	0.152	0.264	0.161	-0.203	0.055	0.116	-0.117
Bra.pat	-0.232	0.171	0.040	-0.110	0.136	0.037	-0.164
Num.bra	0.046	-0.120	0.333	-0.060	-0.210	0.093	0.147
Hght.stm	0.138	0.198	-0.061	0.080	-0.027	-0.186	0.058
Pl.width	0.152	0.205	0.187	0.005	-0.073	0.060	-0.015
St.pig	-0.110	-0.184	0.205	0.082	0.133	0.353	0.014
St.src	-0.012	0.183	0.100	0.322	-0.131	0.186	0.036
Inf.typ	-0.068	-0.034	0.350	-0.193	0.024	0.115	0.125
Std.pet.col	-0,095	0.025	0.076	-0.053	-0.050	0.062	0.392
Peg.pig	-0.041	0.043	-0.331	-0.143	-0.243	0.138	0.048
Flo.dis	-0.065	-0.022	-0.224	0.037	-0.180	0.033	-0.326
Lef.col	-0.105	0.166	-0.182	0.024	0.174	0.002	0.190
Lfl.lgth	0.008	0.331	0.152	0.056	-0.062	0.201	-0.019
Lfl.width	0.015	0.343	0.079	0.064	0.081	0.057	-0.155

Table 4. The end
Таблица 4. Окончание

	Principal component axis						
	F1	F2	F3	F4	F5	F6	F7
Lft.shp	-0.002	-0.048	-0.193	-0.028	0.061	0.402	0.172
Lft.src	-0.093	0.144	0.165	0.356	-0.042	0.144	-0.168
Lft.mgn	-0.099	-0.018	0.120	0.279	-0.228	0.024	-0.181
Lft.tip	-0.072	0.142	-0.083	-0.012	-0.309	0.000	-0.001
Dys.50%fwg	0.189	0.163	0.044	-0.052	0.136	-0.237	0.176
Dys.mty	0.065	0.032	-0.040	0.237	0.356	-0.125	0.160
Chlo.ctn	0.193	-0.054	0.135	-0.001	-0.177	-0.239	0.331
Bch.dty	0.141	0.165	0.252	0.145	-0.224	-0.128	0.034
Nod.cap	0.098	0.008	-0.043	0.096	-0.196	0.391	0.236
Lef.are	-0.019	0.162	0.021	-0.140	0.395	0.227	0.019
Pod.csn	0.089	-0.130	0.132	-0.281	-0.225	-0.033	-0.087
Num.sd.pod	0.253	0.112	0.096	-0.206	0.112	0.045	-0.014
Txt.pod.src	0.231	-0.105	-0.110	0.122	-0.012	0.026	-0.324
Pod.bk	0.284	0.024	0.059	-0.168	-0.125	-0.051	-0.082
Pod.ret	0.219	-0.103	-0.052	0.048	-0.039	0.300	0.015
Teg.asp	0.145	0.120	-0.184	-0.182	-0.114	0.052	-0.101
Teg.col	0.053	0.220	0.037	0.282	0.102	-0.150	0.024
Pri.sd.col	0.022	-0.013	-0.248	0.261	-0.133	-0.005	0.362
Oil.ctn	-0.025	-0.311	0.271	0.024	0.105	0.031	-0.030
Pod.wdth	0.319	0.065	-0.088	0.050	-0.028	0.092	-0.032
Wght.10 pod	0.285	-0.180	0.058	0.188	0.117	0.034	-0.077
Sd.wdth	0.136	-0.315	0.032	0.234	0.117	-0.044	-0.101
Sd.lgth	0.358	-0.070	-0.053	0.029	0.055	0.034	0.015

tern, seed length, and pod width. Concurrently, F2 separates accessions on the basis of four characters: leaflet width and length, seed width, and oil content. According to the study by S. T. Katzamanidis et al. (2006), the major botanical accessions of *A. hypogaea* were previously classified on the basis of leaf and stem morphological differences. PCA results also revealed that leaflet size (length and width), seed shape and size, oil content, and branching pattern were the principal characters to discriminate between the examined *A. hypogaea* accessions. On the other hand, characters which have a low loading in the distinction of accessions were growth habit and leaf color for F1, and peg pigmentation and days to maturity for F2.

These results agree with those reported by P. Mahalakshmi et al. (2005), Idi Garba et al. (2015), and F. B. Neya et al. (2017). Regarding the regional distribution on the graph of observations (see Fig. 2, b), two main groups can be distinguished. The first group is composed of accessions from the coastal region, while the second one of those from the northern Saharan region. A third small group can be observed, in-

corporating accessions from the central Sahara. The accessions from the coastal region were characterized by an alternate and sequential branching pattern, with flowers on the main stem, and small seed length and pod width. However, accessions from the northern Sahara presented an irregular branching pattern, without flowers on main stem. These accessions were characterized by high seed length and pod width. The third group consisted of accessions with more restricted distribution; accessions of this group were distinguished by a large size of leaflets and poor oil content.

4. Relationships among the studied accessions according to morphological characters

The relationships among the 30 *A. hypogaea* accessions based on the studied morphological characters were assessed using cluster analysis. The typology of the dendrogram clustered the 30 accessions into two major groups identified as I and II, using a dissimilarity index limit of 157.64 (Fig. 3). The number of genotypes per cluster varied from 5 in cluster II to 13 in cluster I. Cluster I represented 43.33% of the studied population, including 12 accessions originated from Taref and

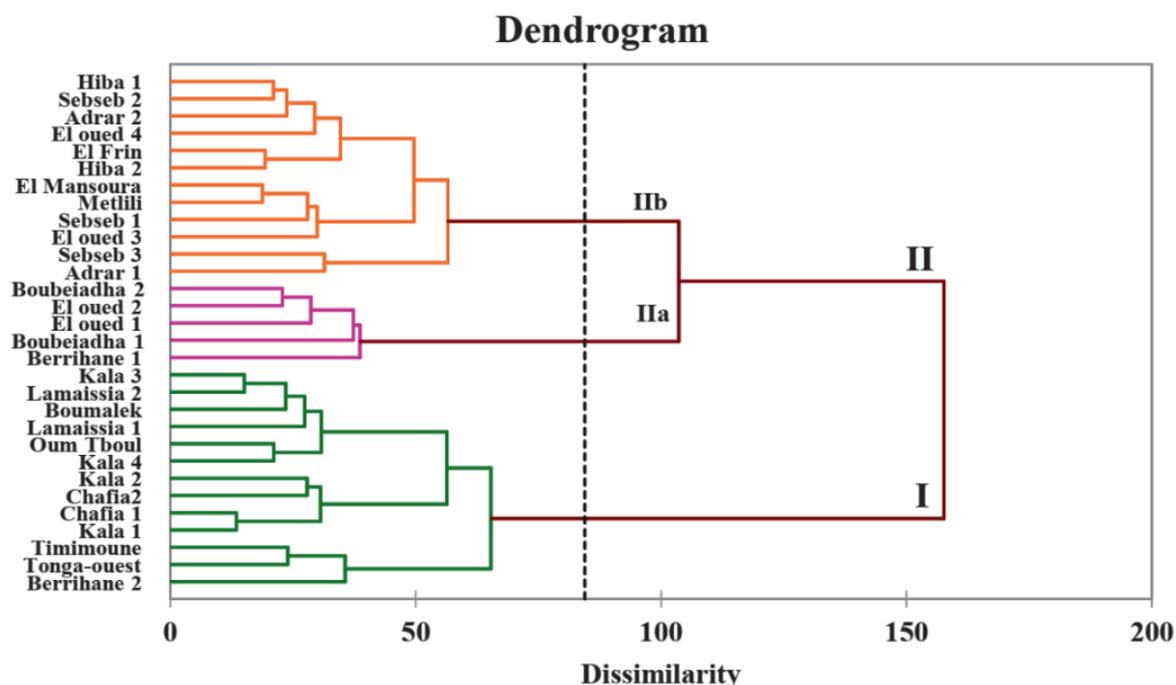


Fig. 3. Dendrogram based on the UPGMA method showing the relationships among the studied accessions

Рис. 3. Дендрограмма на основе метода UPGMA, показывающая взаимосвязи среди изучаемых образцов

the only Timimoune accession from Adrar (see Table 1). This cluster was the most distinguished and the remoter one, supposedly because of the particular subhumid climate in the region of Taref.

The second major cluster (II) grouped most of the accessions originated from the northern and central Saharan regions and corresponded to 56.67% of the total studied population; this cluster was divided into two subclusters, IIa and IIb. The first subcluster, IIa, contains five accessions, four of which were from El Oued, whereas one accession originated from Taref (see Fig. 3 and Table 1), representing 16.66% of the total studied population. Twelve accessions representing 40% of the total population, including those of different origin, namely Ghardaïa, Taref, El Oued, and Adrar, were distinctly grouped into subcluster IIb (see Fig. 3 and Table 1). This subcluster is the most heterogeneous among those identified; it is closer to subcluster IIa than the first one over a distance of 104.18. Except Berrihane 1 and El Frin, all accessions of the second cluster were cultivated in the Saharan climate. Clustering of these accessions in the same group can be explained by their adaptation to the specific climate of the Sahara.

5. Analysis of gel electrophoresis

In peanut, main seed storage proteins (about 87%) are globulins comprising two major fractions: arachin and conarachin described by X. Q. Liang et al. (2006). Total proteins extracted from thirty peanut accessions were separated by one-dimensional SDS-PAGE (Table 5), and the protein profiles revealed a few major quantitative and qualitative differences (Fig. 4); total bands distributed in the range of 250–6 kDa were scored. Electrophoresis profiles showed that different peanut accessions had different storage protein compositions generating 8 different genotypes presented in Figure 4.

The evaluation of band density using the Image Lab software version 5.1 (Biorad) revealed few differences among the studied accessions (data not shown). Most of the bands, including 4a, 3b, 4b, 1c, 2c, 3c, 4c, 1d and 2d, presented variable density on the electrophoresis profile. This variation may be due to the adaptation of accessions to ecogeographic factors,

soil richness in fertilizer like nitrogen, and the agronomic practices of the region (Chowdhury et al., 2015).

The number of protein bands present in each accession ranged from 23 to 30 bands. On the basis of the Rf value, the bands were grouped into four regions: region A (conarachin II), region B (acidic arachin), region C (basic arachin), and region D (conarachin I). No major qualitative variations were observed among the studied accessions in the arachin polypeptides (from 20 kDa to 50 kDa). The second fraction of globulin, represented by conarachin polypeptides, was divided into two groups with different molecular weight (> 50 kDa for conarachin II, and < 20 kDa for conarachin I).

Regarding the electrophoresis profiles, the studied peanut accessions presented similar conarachin II profiles (region A), characterized by a major protein of 61 kDa; this band corresponds to one of the important peanut allergens (Arah1).

In the electrophoresis profiles, 7 bands were identified in the region D, among which the first and the second conarachin I protein subunits were highly polymorphic; they presented a molecular weight of 20.2 kDa and 17.72 kDa, respectively, for most of the accessions, unlike 6 accessions of the collection from Taref and El Oued (Lamaissia 1, Lamaissia 2, Kala 3, El Oued 2, El Oued 3, and Boubeiadha 2) which missed these subunits. On the other hand, nine accessions, including, Chafia 1, Hiba 1, Sebseb 2, Metlili, El Mansoura, and others (see Fig. 4), presented these subunits with lower molecular weights (18.4 and 17.4, respectively). The accession Kala 4 had a specific profile and presented only the higher subunit (20.2 kDa).

6. Relationships among the studied accessions tested using storage protein separation

Cluster analysis of the accessions sorted the peanut population into three main groups at the distance of 56.8 (Fig. 5). Cluster I incorporated five accessions originated from Taref and Adrar, representing 16.66% of the total studied population. The second cluster represented 30% of the population and included 9 accessions of two different origins, Taref and Ghardaïa.

Table 5. Protein profiling of *Arachis hypogaea* L. accessions
Таблица 5. Профилирование белков у образцов *Arachis hypogaea* L.

Band number	Band name	Region	Molecular weight (kDa)	Relative to front
1	nl1	NL	250.0	0.051
2	nl2		238.9	0.067
3	nl3		181.2	0.190
4	nl4		174.7	0.212
5	nl5		116.0	0.337
6	nl6		110.5	0.353
7	a1	A	103.4	0.362
8	a2		94.6	0.394
9	a3		85.7	0.425
10	a4		78.2	0.441
11	a5		68.1	0.476
12	a6		61.0	0.525
13	a7		57.2	0.542
14	b1	B	54.6	0.583
15	b2		50.3	0.610
16	b3		44.5	0.629
17	b4		43.2	0.648
18	b5		40.5	0.673
19	b6		37.2	0.702
20	c1	C	35.0	0.735
21	c2		32.4	0.771
22	c3		29.5	0.783
23	c4		28.0	0.799
24	d1	D	20.2	0.821
			18.4	0.839
25	d2		17.72	0.850
			17.40	0.841
26	d3		14.74	0.873
27	d4		13.42	0.881
28	d5		11.32	0.908
29	d6	8.851	0.932	
30	d7	6	0.954	

Note: NI – non labelled

Примечание: NI – немаркированный

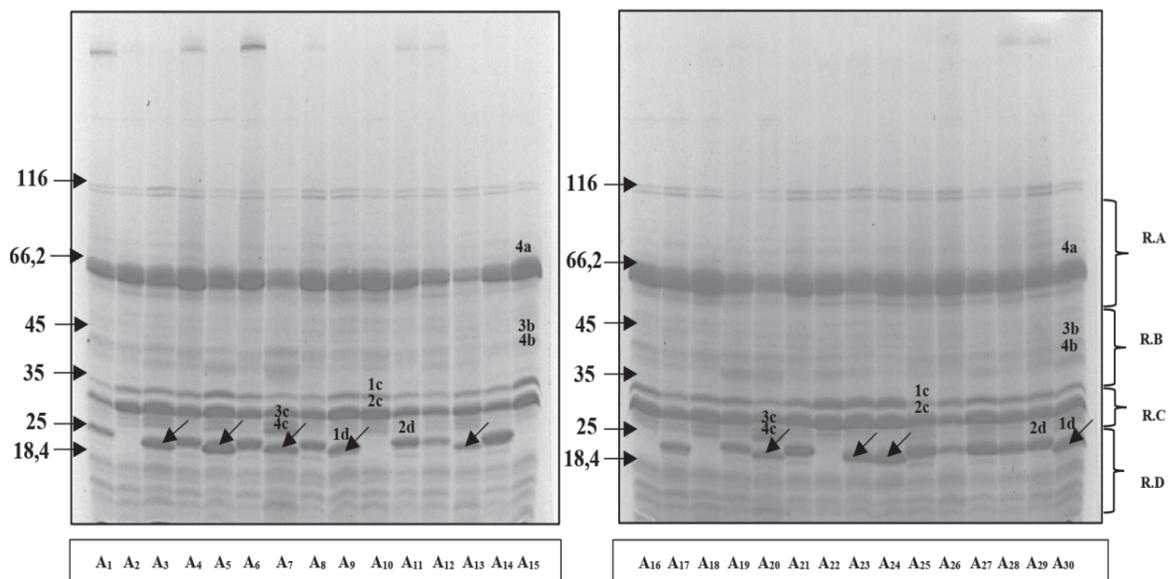


Fig. 4. Electrophoretic banding pattern generated by SDS-PAGE of *Arachis hypogaea* L. seed storage proteins:
A1 – Berrihane 1, **A2** – Lamaissia 1, **A3** – Sebseb 2, **A4** – Kala 1, **A5** – Chafia 1, **A6** – Boubeiadha 1, **A7** – Hiba 1, **A8** – Chafia 2, **A9** – Hiba 2, **A10** – Lamaissia 2, **A11** – Adrar 1, **A12** – Kala 2, **A13** – Sebseb 1, **A14** – El Oued 1, **A15** – Kala 3, **A16** – El Oued 2, **A17** – Adrar 2, **A18** – Boubeiadha 2, **A19** – El Frin, **A20** – El Oued 4, **A21** – Boumalek, **A22** – El Oued 3, **A23** – Metlili, **A24** – Sebseb 3, **A25** – Berrihane 2, **A26** – Kala 4, **A27** – Oum Tboul, **A28** – Tonga-ouest, **A29** – Timimoune, **A30** – El Mansoura, **R.A** – Region A, **R.B** – Region B, **R.C** – Region C, **R.D** – Region D, **R.NL** – Region non labelled

Рис. 4. Спектры электрофореза SDS-PAGE для запасных белков семян образцов *Arachis hypogaea* L.:
A1 – Berrihane 1, **A2** – Lamaissia 1, **A3** – Sebseb 2, **A4** – Kala 1, **A5** – Chafia 1, **A6** – Boubeiadha 1, **A7** – Hiba 1, **A8** – Chafia 2, **A9** – Hiba 2, **A10** – Lamaissia 2, **A11** – Adrar 1, **A12** – Kala 2, **A13** – Sebseb 1, **A14** – El Oued 1, **A15** – Kala 3, **A16** – El Oued 2, **A17** – Adrar 2, **A18** – Boubeiadha 2, **A19** – El Frin, **A20** – El Oued 4, **A21** – Boumalek, **A22** – El Oued 3, **A23** – Metlili, **A24** – Sebseb 3, **A25** – Berrihane 2, **A26** – Kala 4, **A27** – Oum Tboul, **A28** – Tonga-ouest, **A29** – Timimoune, **A30** – El Mansoura, **R.A** – область А, **R.B** – область В, **R.C** – область С, **R.D** – область D, **R.NL** – немаркированная область

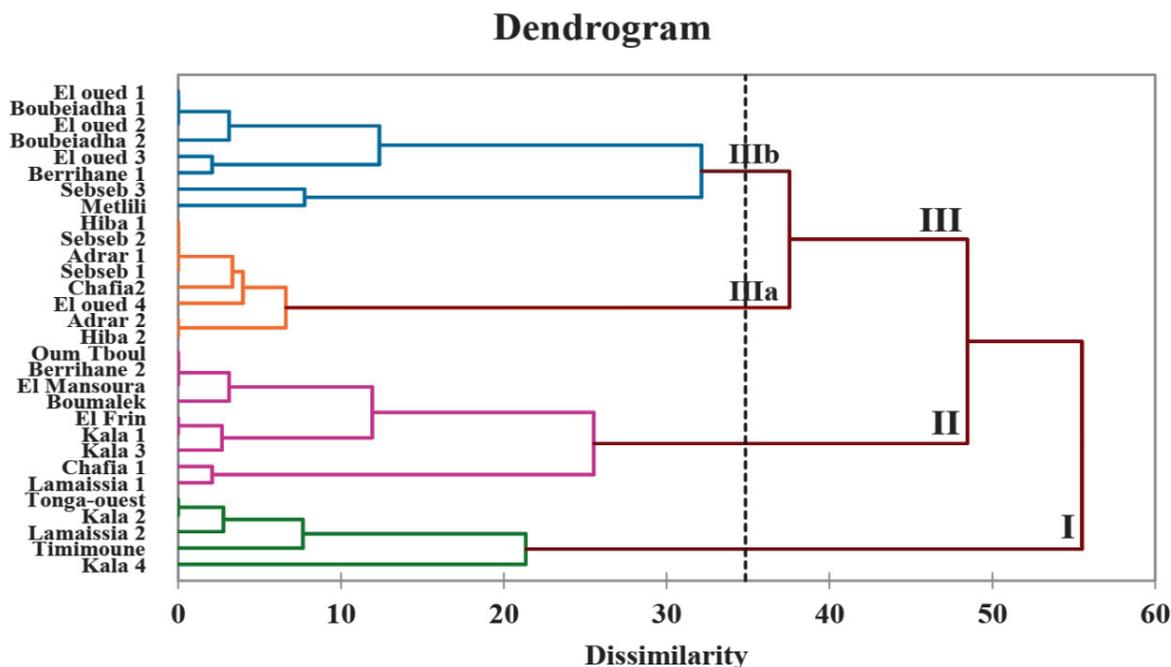


Fig. 5. Dendrogram generated using UPGMA cluster analysis based on storage seed proteins
Рис. 5. Дендрограмма, построенная с использованием кластерного анализа UPGMA на основе запасных белков семян

The third cluster was composed of two subclusters (IIIa and IIIb). The first subcluster contained genotypes from different geographic regions: 8 accessions, including Hiba 2, Adrar 2, Chafia 2, Sebseb 1, and others. This subcluster described 26.66% of the whole population studied. Similarly, the second subcluster harbored 8 accessions of different geographic origin, like El Oued and Ghardaïa. These subclusters are the closest ones at a distance of 38.21 and were the most heterogeneous, harboring accessions of different origin. Many authors investigated seed storage proteins in the genus *Arachis* (Singh et al., 1991; Liang et al., 2006). M. Jamalomidi et al. (2015) analyzed eleven accessions of peanut germplasm by SDS PAGE and showed that the diversity exists for seed storage protein profiles, but the germplasm was not well classified into subspecies or varieties. In contrast, an attempt was made to characterize 35 peanut cultivars raised by different pedigrees, using total soluble seed proteins separated by SDS-PAGE. Results showed a wide variation in the pattern of protein bands of the studied cultivars (Rao et al., 2013).

Discussion

To date, no study has assessed the variability of local peanut cultivars either at the morphological or at the molecular level. Hence, the current study is the first work where morphological characters were used to study the genetic diversity of *A. hypogaea* in Algeria. Diversity analysis using morphological characters is, therefore, very relevant for evaluation of genetic resources in the context of breeding programs.

The dendrogram describing the distances among accessions (see Fig. 2) revealed two distinguishes groups, clustering accessions originated from the coastal and Saharan regions. Generally, the studied Saharan accessions, including Ghardaïa, El Oued and Adrar, had high branching density and coarse texture of pod surface. This can be explained by the sunshine in the region and the type of sandy soil.

Branching in peanuts may produce a positive impact on yield, since the branches bear the leaves and also determine the solar radiation interception and utilization. In addition, the nodes of branches are potential sites for peg development and subsequent pod formation (Konlan et al., 2013). On the other hand, Saharan accessions, especially those of Ghardaïa, had the most significant height of main stems with the mean of 46.78 cm, compared with coastal accessions which were characterized by smaller stems (43.06 cm). These observations agree with those of G. S. Zhao et al. (2007), where soil texture was the major factor affecting bean growth; they found that plants in loam and sand were significantly larger than in clay (Lu et al., 2010).

Cylindric seed shape was a specific trait of all Ghardaïa accessions; seeds and pods of these accessions were consequently the longest ones in the collection. This can increase the chance to get pods with many seeds and enhance the yield. In fact, the Ghardaïa and Adrar accessions more frequently contained 3 seeds in their pods than 2 seeds, unlike the Taref accessions which rarely had pods with 3 seeds. Knowing that soil texture is an important measure of potential soil productivity (Lu et al., 2010), Zhao and collaborators (2015) revealed that the number of seeds in peanuts was shown to be the largest in the loam, large in the sand, and the smallest in the clay.

Soil texture also affects the nodulation capacity of peanut. Indeed, sand soil was the poorest in organic matter, like phosphorus and nitrogen (Zhao et al., 2015). Therefore, peanut roots were able to form a nitrogen-fixing symbiosis with bacteria from the genus *Rhizobium* using nodules developed fre-

quently on sand soils (Chevalier, 1934). Due to the soil texture, most of the Saharan accessions developed nodules on their root system. In contrast, all accessions originated from Taref produced glabrous roots. Except El Oued 03, the accessions originated from El Oued Province showed the best agronomic traits, thus being capable of improving peanut production because of their large seed size.

The El Oued accessions were the richest in oil content with an average of 48.31%. In addition to that, these accessions mature in 80 to 100 days, and 50% of their flowers open between 20 to 45 days after sowing. These characteristics make the accessions that originated from El Oued Province the perfect target for producers due to their large seed size, short period of maturation, and high oil content.

According to A. Krapovickas and W. C. Gregory (1994), branching pattern and growth habit are the most distinguishing traits between *A. hypogaea* subspecies, such as *A. hypogaea* subsp. *hypogaea* and *A. hypogaea* subsp. *fastigiata* Waldron. In fact, subsp. *hypogaea* was characterized by an irregular branching pattern without flowers on the main stem and a procumbent growth habit. However, subsp. *fastigiata* was characterized by the absence of flowers on the main stem with an erect growth habit. Proceeding from the results shown on the graph, accessions of the collection can be divided into two groups: accessions of the coastal region belonging to subsp. *fastigiata*, and those of Saharan region belonging to subsp. *hypogaea*.

Judging by the results obtained by A. R. Singh et al. (2018), seed protein fractions can serve as an important marker to assess the variability among germplasm and also distinguish between the subspecies and varieties. These results support those of PCA and confirm the presence of the two subspecies of *A. hypogaea* in the studied collection. We deduce also that conarachin I protein subunits play a crucial role in the discrimination of *A. hypogaea* subspecies.

A high correlation was observed between the classification based on agro-morphological traits and the one based on storage proteins. In fact, the two classification criteria grouped the accessions originated from Taref and El Oued into distinct groups. However, a heterogeneous group was observed for the two classifications. Besides that, the characters used for both classifications can distinguish between the *A. hypogaea* subspecies. Nevertheless, it is suggested that the number of accessions should be increased for better understanding the genetic relationships.

Conclusion

Genetic improvement of crops depends on the availability of genetic resources and their diversity. We report here for the first time on the genetic diversity of the Algerian peanut population analyzed using agro-morphological traits. The results showed a high genetic variability regarding agro-morphological traits and seed storage proteins in the studied collection. This diversity could mainly be attributed to the diverse agroclimatic conditions in the country. Hence, the three groups defined on the dendrogram based on agro-morphological characters belonged to two *A. hypogaea* subspecies and may represent the required variability for a basic collection. Results also show that the accessions from El Oued presented the best agro-morphological traits and can be highly recommended for cultivation and production of peanut by-products. With the aim to create an efficiency improvement program for Algerian peanut accessions, it is necessary to support this work with a genetic study to discriminate characters of agronomic importance.

The authors are grateful to the Algerian Ministry of Higher Education and Scientific Research, the General Directorate of Scientific Research and Technological Development, Algeria, and the National Center for Biotechnology Research (CRBt) of Constantine.

Авторы благодарны Министерству высшего образования и научных исследований Алжира, Генеральному управлению научных исследований и технологического развития Алжира, Национальному центру биотехнологических исследований в г. Константин.

References / Литература

- Chevalier A. Monographie de l'Arachide (Suite). *Revue de botanique appliquée et d'agriculture coloniale*. 1934;14(156):565-632. [in French] DOI: 10.3406/jatba.1934.5400
- Chowdhury F.N., Hossain D., Hosen M., Rahman S. Comparative study on chemical composition of five varieties of groundnut (*Arachis hypogaea*). *World Journal of Agricultural Sciences*. 2015;11(5):247-254. DOI: 10.5829/idosi.wjas.2015.11.5.1864
- Descriptors for Groundnut. Rome: IBPGR; Patancheru: ICRISAT; 1992.
- FAOSTAT. Food and Agriculture Organization of the United Nations. Food and agriculture data. FAO; 2020. Available from: <http://faostat.fao.org/> [accessed Oct. 08, 2020].
- Giuffrè A.M., Tellah S., Capocasale M., Zappia C., Latati M., Badiani M. et al. Seed oil from ten Algerian peanut landraces for edible use and biodiesel production. *Journal of Oleo Science*. 2016;65(1):9-20. DOI: 10.5650/jos.ess15199
- Idi Garba N.M., Bakasso Y., Atta S., Mamane M.I., Adamou M., Hamidou F. et al. Evaluation of agro-morphological diversity of ground nut (*Arachis hypogaea* L.) in Niger. *African Journal of Agricultural Research*. 2015;10(5):334-344. DOI: 10.5897/AJAR2013.8364
- Jamalomidi M., Gholami M., Fatemeh J. Seed storage protein electrophoresis for identification of some groundnut (*Arachis hypogaea* L.) cultivars. *International Research Journal of Applied and Basic Sciences*. 2015;9(10):1718-1721.
- Katzamanidis S.T., Stavropoulos N., Ipsilandis C.G. Classification and evaluation of Greek groundnut (*Arachis hypogaea* L.) using 17 main agronomic and quality traits. *Pakistan Journal of Biological Science*. 2006;9(6):1021-1027. DOI: 10.3923/pjbs.2006.1021.1027
- Konlan S., Sarkodie-Addo J., Asare E., Kombiok M.J. Groundnut (*Arachis hypogaea* L.) varietal response to spacing in the Guinea Savanna agro-ecological zone of Ghana: Nodulation and nitrogen fixation. *Agriculture and Biology Journal of North America*. 2013;4(3):324-335. DOI: 10.5251/abjna.2013.4.3.324.335
- Krapovickas A., Gregory W.C. Taxonomía del género *Arachis* (Leguminosae). *Bonplandia*. 1994;8:1-186. [in Spanish]
- Kushwah A., Gupta S., Sharma S.R., Kaur K. Study on genetic diversity in groundnut (study on genetic diversity in groundnut (*Arachis hypogaea* L.) using morphological markers. *Supplement on Genetics and Plant Breeding*. 2016;11(4):3105-3109.
- Laemmli U.K. Cleavage of structural proteins during the assembly of the head of bacteriophage T4. *Nature*. 1970;227(5259):680-685. DOI: 10.1038/227680a0
- Liang X.Q., Luo M., Holbrook C.C., Guo B.Z. Storage protein profiles in Spanish and runner market type peanuts and potential markers. *BMC Plant Biology*. 2006;6(1):24. DOI: 10.1186/1471-2229-6-24
- Lu H.D., Xue J.Q., Ma G.S., Hao Y.C., Zhang R.H., Ma X.F. Soil physical and chemical properties and root distribution in high yielding spring maize fields in Yulin, Shaanxi Province. *Chinese Journal of Applied Ecology*. 2010;21(4):895-900.
- Mahalakshmi P., Manivannan N., Muralidharan V. Genetic divergence of groundnut (*Arachis hypogaea* L.) germplasm. *Legume Research – An International Journal*. 2005;28(3):220-222.
- Neya F.B., Koita K., Elise S., Zagre B.M.M., Nana A.T., Burow M.D. et al. Agro-morphological diversity of six peanut (*Arachis hypogaea* L.) breeding lines from three geographical areas. *Journal of Experimental Agriculture International*. 2017;19(5):1-12. DOI: 10.9734/jeai/2017/37686
- Rao P.S., Bharathi M., Reddy K.B. Identification of peanut (*Arachis hypogaea* L.) varieties through chemical tests and electrophoresis of soluble seed proteins. *Legume Research*. 2013;36(6):475-483.
- Singh A., Raina S.N., Rajpal V.R., Singh A.K. Seed protein fraction electrophoresis in peanut (*Arachis hypogaea* L.) accessions and wild species. *Physiology and Molecular Biology of Plants*. 2018;24(3):465-481. DOI: 10.1007/s12298-018-0521-8
- Singh A.K., Sivaramakrishnan S., Mengesha M.H., Ramiah C.D. Phylogenetic relations in section *Arachis* based on seed protein profile. *Theoretical and Applied Genetics*. 1991;82(5):593-597. DOI: 10.1007/BF00226795
- Yamada T., Aibara S., Morita Y. Accumulation pattern of arachin and its subunits in maturation of groundnut seeds. *Plant and Cell Physiology*. 1980;21(8):1217-1226. DOI: 10.1093/oxfordjournals.pcp.a076120
- Zaman M.A., Tuhina-Khatun M., Ullah M.Z., Moniruzzam M., Alam K.H. Genetic variability and path analysis of groundnut (*Arachis hypogaea* L.). *The Agriculturists*. 2011;9(1-2):29-36. DOI: 10.3329/agric.v9i1-2.9476
- Zhao C.X., Jia L.H., Wang Y.F., Wang M.L., McGiffen Jr M.E. Effects of different soil texture on peanut growth and development. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*. 2015;46(18):2249-2257. DOI: 10.1080/00103624.2015.1059845
- Zhao G.S., Li W.J., Sun Q. Effects of different soil texture on dry matter accumulation of *Alfalfa*. *Xinjiang Agricultural Sciences*. 2007;44(5):642-646.

Прозрачность финансовой деятельности / The transparency of financial activities

Авторы не имеют финансовой заинтересованности в представленных материалах или методах.

The authors declare the absence of any financial interest in the materials or methods presented.

Для цитирования / How to cite this article

Джегхим Х., Беллиль И., Кхелифи Д. Генетическое разнообразие алжирской популяции арахиса, изученной с использованием морфологических маркеров и запасных белков семян. Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 2021;182(3):111-124. DOI: 10.30901/2227-8834-2021-3-111-124

Djeghim H., Bellil I., Khelifi D. Genetic diversity of the Algerian peanut population analyzed using morphological markers and seed storage proteins. Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding. 2021;182(3):111-124. DOI: 10.30901/2227-8834-2021-3-111-124

Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы / The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work

Дополнительная информация / Additional information

Полные данные этой статьи доступны / Extended data is available for this paper at <https://doi.org/10.30901/2227-8834-2021-3-111-124>

Мнение журнала нейтрально к изложенным материалам, авторам и их месту работы / The journal's opinion is neutral to the presented materials, the authors, and their employer

Авторы одобрили рукопись / The authors approved the manuscript

Конфликт интересов отсутствует / No conflict of interest

ORCID

Djeghim H. <https://orcid.org/0000-0001-7913-6346>

Bellil I. <https://orcid.org/0000-0003-2718-3102>

Khelifi D. <https://orcid.org/0000-0001-8139-5064>

Устойчивость синтетической гексаплоидной пшеницы к возбудителю бурой ржавчины

DOI: 10.30901/2227-8834-2021-3-125-136

УДК 633.111:575.21:575:22

Поступление/Received: 29.12.2020

Принято/Accepted: 02.09.2021



А. Г. ХАКИМОВА¹, Е. И. ГУЛЬТЯЕВА²,
О. П. МИТРОФАНОВА^{1*}

¹ Федеральный исследовательский центр
Всероссийский институт генетических ресурсов
растений имени Н.И. Вавилова,
190000 Россия, г. Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44;
* ✉ o.mitrofanova@vir.nw.ru*

² Всероссийский научно-исследовательский институт
защиты растений,
196608 Россия, г. Санкт-Петербург, Пушкин,
ш. Подбельского, 3
✉ eigulyaeva@gmail.com

Resistance of synthetic hexaploid wheat to the leaf rust pathogen

A. G. KHAKIMOVA¹, E. I. GULTYAEVA²,
O. P. MITROFANOVA^{1*}

¹ N.I. Vavilov All-Russian Institute
of Plant Genetic Resources,
42, 44 Bolshaya Morskaya Street,
St. Petersburg 190000, Russia
* ✉ o.mitrofanova@vir.nw.ru

² All-Russian Research Institute
of Plant Protection,
3 Podbelskogo Hwy., Pushkin,
St. Petersburg 196608, Russia
✉ eigulyaeva@gmail.com

Актуальность. Один из перспективных источников обогащения генофонда мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) новыми аллелями генов – синтетическая гексаплоидная пшеница (СГП), или аллополиплоиды от скрещивания тетраплоидных пшениц ($2n = 4x = 28$, BBAA) с образцами *Aegilops tauschii* Coss. ($2n = 2x = 14$, DD) и последующего удвоения числа хромосом у гибридов. Целями исследования были: оценка образцов синтетической гексаплоидной пшеницы (СГП) по устойчивости к популяциям возбудителя бурой ржавчины, собранным на территории России; генотипирование образцов; на основе анализа литературы обобщение сведений об устойчивости изученных образцов к другим вредоносным болезням и вредителям.

Материалы и методы. Устойчивость 36 образцов СГП из коллекции ВИР к популяциям *Puccinia triticina* Erikss. оценивали по методикам ВИЗР в лабораторных условиях и в поле на искусственном инфекционном фоне. Для идентификации *Lr*-генов применяли фитопатологический тест и ПЦР-маркеры.

Результаты и заключение. Образцы СГП охарактеризованы по устойчивости к российским популяциям возбудителя бурой ржавчины. Выявлены источники устойчивости в фазе проростков и взрослого растения. Фитопатологическим тестом у трех образцов обнаружен ген устойчивости *Lr23*, ПЦР-маркер гена *Lr21=Lr40* присутствовал у 11 образцов, *Lr39=Lr41* – у 19, *Lr22a* – у трех. При этом образцы к-65496, к-65515, к-65517 имели одновременно *Lr21=Lr40* и *Lr39=Lr41*, а к-65497, к-65503 и к-65508 – *Lr22a* и *Lr39=Lr41*. Анализ литературы показал, что многие из изученных образцов СГП устойчивы к другим вредоносным болезням и насекомым-вредителям и представляют интерес для дальнейшего изучения и возможного использования в отечественной селекции.

Ключевые слова: D-геном, *Triticum aestivum*, *Aegilops tauschii*, фитопатологический тест, ПЦР-маркер, *Lr*-гены, ювенильная устойчивость, долговременная устойчивость, источники устойчивости.

Background. One of the promising sources for enrichment of the common wheat (*Triticum aestivum* L.) gene pool with new alleles is synthetic hexaploid wheat (SHW), or allopolyploids from crossing tetraploid wheats ($2n = 4x = 28$, BBAA) with accessions of *Aegilops tauschii* Coss. ($2n = 2x = 14$, DD), and subsequent doubling of the chromosome number in the hybrids. Objectives of the study were to evaluate the SHW accessions from the VIR collection for resistance to *Puccinia triticina* Erikss. populations collected in Russia; genotype the accessions; and summarize information from the published sources concerning the resistance of the studied accessions to other harmful diseases and pests.

Materials and methods. Resistance of 36 SHW accessions from the VIR collection to the populations of *P. triticina* was assessed in the laboratory and in the field, under artificial infection pressure, using the techniques developed by the Institute of Plant Protection. A phytopathological test and PCR markers were used to identify the *Lr* genes.

Results and conclusion. The SHW accessions were characterized according to their resistance to the Russian populations of the wheat leaf rust pathogen. The sources of resistance in the phase of emergence and in adult plants were identified. The phytopathological test isolated three accessions with *Lr23*; the PCR marker of *Lr21=Lr40* was found in 11 accessions, *Lr39=Lr41* in 19, and *Lr22a* in 3. At the same time, к-65496, к-65515 and к-65517 had simultaneously *Lr21=Lr40* and *Lr39=Lr41*, while к-65497, к-65503 and к-65508 had *Lr22a* and *Lr39=Lr41*. The analysis of published data showed that many of the studied SHW accessions were also resistant to other harmful diseases and insect pests, so they are of interest for further studying and possible use in domestic breeding.

Key words: the D genome, *Triticum aestivum*, *Aegilops tauschii*, phytopathological test, PCR marker, *Lr* genes, juvenile resistance, long-term resistance, sources of resistance.

Введение

Расширение генофонда возделываемой мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L., $2n = 6x = 42$, ВВААDD) за счет разнообразия аллелей генов других видов и родов злаков – одно из стратегических направлений исследований в мире. Большим запасом генетической изменчивости обладают виды *Aegilops* L., в том числе вид – прародитель генома D мягкой пшеницы – *Ae. tauschii* Coss. ($2n = 2x = 14$, DD) (Schneider et al., 2008). Он произрастает восточнее 40-го меридиана восточной долготы: в Турции, Азербайджане, России (Дагестан), северной Сирии, Ираке, Иране, встречается также в Туркмении, Казахстане, Узбекистане, горах Афганистана, Пакистана, на севере Индии и на западе Китая (van Slageren, 1994; Sohail et al., 2012). Вид разделяется на подвиды subsp. *tauschii*, subsp. *strangulata* (Eig) Tzvel. и промежуточные формы. Они различаются не только фенотипически, но и генетически, что выявлено при изучении их кариотипов с использованием флуоресцентной гибридизации *in situ* (Zhao et al., 2018), анализе полиморфизма DArT-маркеров (Sohail et al., 2012), по наличию фиксированных специфических SNP-аллелей (Wang et al., 2013; Singh P.K. et al., 2019). Первый из названных подвидов распространен по всему ареалу, а второй, ставший донором генома D для мягкой пшеницы, – лишь в Закавказье и вдоль южного побережья Каспийского моря (Sohail et al., 2012). Установлено, что промежуточные формы произошли от скрещивания представителей подвидов между собой (Singh P.K. et al., 2019). Кроме того, при сравнении последовательностей 2269 генов геномов A, B и D мягкой пшеницы и 275 генов диплоидных видов *T. urartu* Thum. ex Gandil., *T. monococcum* L., *Ae. tauschii*, *Ae. speltooides* Tausch и *Ae. sharonensis* Eig продемонстрировано гомоплоидное гибридное происхождение предка донора генома D от скрещивания предковых форм – носителей геномов A и B мягкой пшеницы более 5 млн лет тому назад (Marcussen et al., 2014).

Показано, что собранные в *ex situ*-коллекциях образцы *Ae. tauschii* полиморфны по многим признакам (Naghavi et al., 2009; Takumi et al., 2009; Chhuneja et al., 2010; Majka et al., 2017), расположению и организации повторяющихся последовательностей, наличию/отсутствию реципрокных транслокаций 1DS.7DL и 7DS.1DL, по AFLPs, SSRs (Naghavi et al., 2007, 2009; Naghavi, Mardi, 2010) и SNP-маркерам (Qin et al., 2016). Этот вид довольно легко скрещивается с мягкой пшеницей. В мейозе у гибридов F_1 не происходит ингибирования спаривания хромосом *Ae. tauschii* с хромосомами генома D мягкой пшеницы, поэтому передачу генетического материала этого вида в мягкую пшеницу осуществляют или прямыми скрещиваниями, или через получение первичной синтетической гексаплоидной пшеницы (СГП) и гибридизацией с ней.

СГП – аллополиплоиды с тем же геномным составом, что и мягкая пшеница. Их создают путем гибридизации тетраплоидных пшениц ($2n = 4x = 28$, ВВАА и/или GGAA) с различными образцами *Ae. tauschii* и последующего удвоения числа хромосом у гибридов, которое может происходить за счет образования нередуцированных гамет спонтанно или при обработке колхицином. От СГП в мягкую пшеницу одновременно с новыми аллелями генов *Ae. tauschii* передают также новые аллели генов разных тетраплоидных пшениц. В настоящее время СГП широко используют для улучшения мягкой пшеницы (Fukuda, Sakamoto, 1992; Zhang et al., 2008; Prazak, 2013; Yuan et al., 2017; Kishii, 2019; Rosyara et al., 2019). Сведения о сортах

и линиях, в родословные которых входит *Ae. tauschii*, а также перечень генов, переданных от него в пшеницу, и образцы – доноры этих генов, приведены в публикациях (Martynov et al., 2015; Dobrotvorskaya et al., 2017).

В 2006 г. 36 образцов СГП, созданных в СИММУТ (Мексика) от скрещивания 19 различных гибридных форм и сортов *T. durum* Desf. с 31 образцом *Ae. tauschii*, поступили в коллекцию ВИР из Центра генетических и геномных ресурсов пшеницы при Университете штата Канзас (США). Они были охарактеризованы по комплексу морфологических и хозяйственно ценных признаков в условиях Северо-Западного региона России (Khakimova et al., 2019).

Целями настоящего исследования были:

– оценка 36 образцов СГП по устойчивости к популяциям возбудителя бурой ржавчины, распространенным на территории России; генотипирование образцов с использованием фитопатологического теста и ПЦР-маркеров;

– на основе анализа литературы обобщение сведений об устойчивости изученных образцов к другим вредоносным фитопатогенам и вредителям.

Материалы и методы

Материалом для исследования послужили 36 образцов СГП ярового типа развития. Паспортные данные образцов, их родословные и другие характеристики приведены в публикациях (Khakimova et al., 2018, 2019). В полевых условиях для оценки эффективности аллелей генов устойчивости, локализованных в хромосомах генома D, также использовали сорт 'Thatcher', его почти изогенные линии TcLr21 (RL5406), TcLr22a (RL5404), TcLr32 (RL6086), линии – носители известных генов: KS89WGRC07 Lr21=Lr40 (к-62376); KS90WGRC10 Lr39=Lr41, T1AL.1RS (к-62377); KS86WGRC02 Lr39=Lr41 (к-62373); KS91WGRC11 Lr42 (к-65615); KS92WGRC16 Lr43, Lr24 (к-65617).

Устойчивость образцов СГП к различным популяциям *Puccinia triticina* Erikss. (калининградская, ленинградская, новгородская, смоленская, воронежская, костромская, самарская, пермская, краснодарская) оценивали в лабораторных условиях в 2013 г. Популяции патогена предварительно были охарактеризованы по признаку вирулентности по методике ВИЗР (Mikhailova et al., 1998). Все они были авирулентны к линиям Thatcher с генами Lr9, Lr19, Lr24, Lr28, Lr29, Lr41, Lr45, Lr47, Lr50 и вирулентны к линиям с генами Lr10, Lr11, Lr14a, Lr14b, Lr16, Lr17, Lr18, Lr48, Lr49. Варьирование популяций по вирулентности отмечено на линиях с Lr1, Lr2a, Lr2b, Lr2c, Lr3a, Lr3bg, Lr3ka, Lr15, Lr20, Lr23, Lr26 и Lr44. Калининградская популяция была авирулентна к линиям с генами Lr2a, Lr2b, Lr2c, Lr3a, Lr3bg, Lr3ka, Lr15, Lr20, Lr23, Lr26; ленинградская и смоленская – Lr2a, Lr2b, Lr2c, Lr15, Lr20; новгородская – Lr1, Lr2a, Lr2c, Lr23, Lr26; воронежская – Lr2a, Lr15, Lr20, Lr23, Lr26; костромская и пермская – Lr23, Lr26, самарская – Lr26, Lr44 и краснодарская – Lr44.

Семена образцов СГП высевали в сосуды с землей или в кювету на слой ваты, обильно смоченной водой. Отрезки листьев длиной 3-4 см десятидневных проростков амфидиплоидов раскладывали на стекле, обернутом фильтровальной бумагой. Стекло помещали в кювету с 0,004-процентным раствором бензимидазола, как описано в методике (Mikhailova et al., 1998). Реакцию проростков на инокуляцию *P. triticina* учитывали на восьмые-девятые сутки по шкале Е. В. Mains и Н. S. Jackson

(1926): балл 0 – иммунный, признаки заболевания отсутствуют; 0; – некрозы без пустул; 1 – высокоустойчивый, очень мелкие пустулы, окруженные некрозом; 2 – умеренно устойчивый, пустулы среднего размера, окруженные некрозом или хлорозом; 3 – умеренно восприимчивый, пустулы среднего размера, без некроза; 4 – сильно восприимчивый, пустулы большого размера, без некроза; X – гетерогенный тип, пустулы на одном и том же листе разных типов, присутствуют хлорозы и некрозы. Образцы, отрезки листьев которых были с типами реакции 0, 0; и 1, рассматривали как устойчивые (R); 1-2 и 2 – умеренно устойчивые (MR); 2-3 и X – умеренно восприимчивые (MS), 3 и 4 – восприимчивые (S).

Для создания искусственного инфекционного фона в полевых условиях (научно-производственная база «Пушкинские и Павловские лаборатории ВИР», г. Пушкин, 2014, 2015 г.) использовали смесь рас, выделенных из образцов ленинградской популяции в 2010–2012 гг. (сборная популяция). Инокуляцию растений проводили в фазу выхода в трубку; опрыскивали опытные деланки водной суспензией гриба в концентрации $5 \cdot 10^3$ спор/мл с добавлением ПАВ (Твин 80). Степень поражения растений оценивали по шкале Кобба (Peterson et al., 1948). В течение вегетационного сезона было проведено несколько учетов: при появлении первых симптомов заболевания (фазы «выход в трубку», «колошение» или «начало цветения»), далее через каждые

7 дней. Данные последнего учета, когда наблюдали максимальное проявление болезни, рассматривали как основной показатель степени поражения растений (Methods of breeding..., 1988). Для определения *Lr*-генов применяли фитопатологический тест (для *Lr23*) и ПЦР-маркеры (для *Lr21=Lr40*, *Lr22a*, *Lr39=Lr41*) (табл. 1). Для фитопатологического теста использовали два тест-клона патогена, различающиеся между собой по вирулентности к линии *TcLr23*. Восприимчивая реакция к тест-клону, вирулентному к *TcLr23* (баллы 3 и 3-4), и устойчивая к тест-клону, авирулентному к *TcLr23* (баллы 0-1; и 1-2;), указывала на наличие гена *Lr23* у образцов СГП.

Выделение ДНК из листьев 10–12-дневных проростков проводили по методике Д. Б. Дорохова и Э. Клоке (Dorokhov, Klocke, 1997), амплификацию ДНК – по представленным в литературе протоколам, которые при необходимости модифицировали (см. табл. 1). Фрагменты ДНК после амплификации разделяли электрофорезом в 1,5-процентном агарозном геле в 1xTBE-буфере, гели окрашивали бромистым этидием и фотографировали в ультрафиолетовом свете.

Результаты

Результаты оценки реакции отрезков листьев проростков 36 образцов СГП к различным популяциям возбудителя бурой ржавчины приведены в таблице 2.

Таблица 1. ПЦР-маркеры, использованные для идентификации *Lr*-генов

Table 1. PCR markers used to identify the *Lr* genes

Ген	Праймеры	Нуклеотидная последовательность (5'-3')	Размер ампликона, п.о.	Литературный источник
<i>Lr21=Lr40</i>	Lr21F Lr21R	GGCGGATAAGCAGAGCAGAG TCTGGTATCTCACGAAGCCTT	669	http://maswheat.ucdavis.edu/protocols/Lr21/index.htm
<i>Lr22a</i>	WMS296- FWMS296-R	AAT TCA ACC TAC CAA TCT CTG GCC TAA TAA ACT GAA AAC GAG	131 и 121	https://maswheat.ucdavis.edu/protocols/Lr22a
<i>Lr39=Lr41</i>	GDM35-L GDM35-R	CCTGCTCTGCCCTAGATACG ATGTGAATGTGATGCATGCA	189	http://maswheat.ucdavis.edu/protocols/Lr39/indeh.htm

Таблица 2. Устойчивость проростков образцов СГП к популяциям возбудителя бурой ржавчины, собранным на территории России

Table 2. Resistance of SHW seedlings to the leaf rust pathogen populations collected in Russia

Номер по каталогу ВИР	Популяции возбудителя бурой ржавчины*								
	П1 / P1	П2 / P2	П3 / P3	П4 / P4	П5 / P5	П6 / P6	П7 / P7	П8 / P8	П9 / P9
65483	0(R**)	S	S	S	S	1(R)	S	0(R)	S
65484	S	S	S	S	S	0(R)	S	X(MS)	S
65485	S	S	S	S	S	S	S	S	S
65486	S	S	S	S	S	S	S	S	S
65487	S	S	S	S	S	S	S	S	S
65488	–***	–	–	0(R)	S	1(R)	0(R)	1(R)	–
65489	–	–	–	–	–	0;(R)	2-3 (MS)	0-1(R)	–

Таблица 2. Окончание

Table 2. The end

Номер по каталогу ВИР	Популяции возбудителя бурой ржавчины*								
	П1 / P1	П2 / P2	П3 / P3	П4 / P4	П5 / P5	П6 / P6	П7 / P7	П8 / P8	П9 / P9
65490	0(R)	-	-	0(R)	0 (R)	0 (R)	0(R)	0-1(R)	-
65491	S	S	S	S	S	S	S	S	S
65492	S	S	S	S	S	S	S	S	S
65493	1(R)	1(R)	S	S	S	2*(MR)	S	0(R)	X(MS)
65494	-	-	-	-	1(R)	0(R)	S	0(R)	-
65495	0(R)	0(R)	0(R)	0(R)	0(R)	0;(R)	0(R)	0(R)	0(R)
65496	S	S	S	S	S	X (MS)	S	S	S
65497	S	S	S	S	S	S	S	S	S
65498	1(R)	S	S	1(R)	1-2 (MR)	1(R)	S	S	S
65499	S	S	S	S	S	S	S	S	S
65500	0 (R)	S	0 (R)	S	1-2 (MR)	1-2 (MR)	1(R)	1(R)	S
65501	-	-	-	-	-	S	-	0(R)	-
65502	1-2 (MR)	S	0-1 (R)	0(R)	S	0-1 (R)	0 (R)	S	S
65503	S	S	0(R)	S	S	S	S	S	S
65504	0(R)	1(R)	S	S	S	S	S	0(R)	S
65505	S	S	S	S	S	S	S	S	S
65506	0(R)	S	1-2 (MR)	S	0(R)	2*(MR)	S	S	S
65507	1-2 (MR)	X (MS)	S	S	S	X (MS)	S	S	S
65508	-	-	-	-	-	1-2 (MR)	-	0(R)	-
65509	0(R)	0(R)	0(R)	0(R)	0-1(R)	0(R)	0(R)	0(R)	2(MR)
65510	S	S	S	S	S	S	S	S	S
65511	S	S	S	S	S	S	S	S	S
65512	S	S	S	S	S	S	S	S	S
65513	1(R)	2(MR)	S	1(R)	2(MR)	0;1(R)	1-2 (MR)	1-2 (MR)	0 (R), S
65514	S	S	S	S	S	S	S	S	S
65515	S	S	S	S	S	S	S	S	S
65516	S	S	S	S	S	S	S	S	S
65517	S	1-2(MR)	1-2 (MR)	S	X (MS)	1(R)	1(R)	1(R)	S
65518	S	S	S	S	S	1(R)	S	S	S

Обозначения: * - П1 – калининградская, П2 – ленинградская, П3 – новгородская, П4 – смоленская, П5 – воронежская, П6 – костромская, П7 – самарская, П8 – пермская, П9 – краснодарская;

** – реакции: R – устойчивости, баллы 0, 0; 1; MR – умеренной устойчивости, баллы 1, 2; X – умеренной восприимчивости; S – восприимчивости, баллы 3, 4;

*** – не изучали

Designations: * populations: P1 – Kaliningrad, P2 – Leningrad, P3 – Novgorod, P4 – Smolensk, P5 – Voronezh, P6 – Kostroma, P7 – Samara, P8 – Perm, P9 – Krasnodar;

** – responses: R – resistance, points 0, 0; 1; MR – moderate resistance, points 1, 2; X – moderate susceptibility; S – susceptibility, points 3, 4;

*** – not tested

Для 30 образцов определена реакция отрезков листьев ко всем использованным популяциям, у шести образцов – к двум-пяти. Выявлены типы реакции, соответствующие баллам 0, 0; 1, 2, 3-4 и X.

Популяции возбудителя бурой ржавчины из различных географических регионов России по-разному поражали изучаемый набор образцов СГП. При инокуляции отрезков листьев проростков популяциями патогена, собранными в Костромской и Пермской областях, устойчивыми были по 13 образцов, Калининградской – 10, популяциями патогена других областей – от четырех до семи образцов, а Краснодарского края – лишь один образец (см. табл. 2). Выявленная дифференциация образцов свидетельствует как о генетических различиях самих популяций патогена по вирулентности, так и генетическом разнообразии изученных образцов СГП.

Устойчивый тип реакции ко всем использованным популяциям *P. triticina* проявили образцы к-65490, к-65495 и к-65509, а восприимчивый – 15 образцов СГП (41,7% от общего числа изученных образцов). Варьирование по типу реакции в зависимости от использованной популяции наблюдали у 19 образцов (52,8%). Образцы к-65489, к-65500 и к-65517 оказались устойчивыми к популяциям патогена, авирулентным к линии TcLr23, и восприимчивыми к вирулентным популяциям. Согласно фитопатологическому тесту, у этих образцов можно предположить наличие гена *Lr23* (хромосома 2BS).

Результаты двухлетней полевой оценки устойчивости взрослых растений 35 образцов СГП (не изучали к-65515) на искусственном инфекционном фоне приведены в таблице 3. Для некоторых образцов показаны

Таблица 3. Интенсивность поражения (%) взрослых растений образцов СГП сборной ленинградской популяцией возбудителя бурой ржавчины (искусственный инфекционный фон, г. Пушкин, 2014, 2015 гг.)

Table 3. Damage of adult SHW plants (%) caused by the combined Leningrad population of the leaf rust pathogen (artificial infection, Pushkin, 2014, 2015)

№ по каталогу ВИР	Годы изучения		№ по каталогу ВИР	Годы изучения	
	2014	2015		2014	2015
65483	15–20	0	65501	20	80–100
65484	5–15	0	65502	30	60–0
65485	60–80	5–10 / 50*	65503	60	50–70
65486	60–80	0	65504	60	0
65487	0	0	65505	10–20	1
65488	0	0 / 5	65506	10	50
65489	1	5	65507	–**	0
65490	0 (хлороз)	50	65508	5	–
65491	50–60	5–10	65509	20	–
65492	30	5	65510	50	1 / 5
65493	20	0 / 70*	65511	60	1
65494	60–80	0	65512	20	1
65495	5	1–5	65513	10	0
65496	1	1	65514	–	0
65497	0	100	65516	0	–
65498	0	10–15	65517	0	1
65499	80–90	1	65518	50	50–60
65500	30	100	Thatcher	80–100	100

Обозначения: * – различия по степени поражения растений у гетерогенных образцов; ** – нет данных

Designations: * – differences in the degree of plant damage in heterogeneous accessions; ** – no data

однолетние данные из-за раннего старения листьев и невозможности учета их поражения. При максимальном поражении сорта 'Thatcher' (контроль) устойчивыми были:

- к-65487 – на листьях растений этого образца не наблюдали видимых признаков поражения;
- к-65517 – на листьях отмечали единичные пустулы, развитие болезни к концу вегетации не превышало 1%;
- к-65484, к-65488, к-65489, к-65495, к-65496, к-65498, к-65513. Степень поражения листьев не превышала 15%.

Следует отметить, что у образца к-65495 устойчивость в фазе проростков сочеталась с устойчивостью в фазе взрослых растений. Многие образцы СГП (к-65486, к-65492, к-65494, к-65497, к-65504, к-65510 и другие) различались по степени поражения в годы изучения и были классифицированы как устойчивые, или умеренно устойчивые, или умеренно восприимчивые (см. табл. 3). При этом проявление симптомов болезни у них наблюдали на поздних стадиях вегетации растений, что не отражалось на массе зерна и урожайности (данные не приведены). В отдельные годы растения образцов к-65485 и к-65493 поражались в разной степени.

Для определения, насколько эффективно гены, локализованные в хромосомах генома D, защищают растения, в условиях поля (г. Пушкин, 2014–2017 гг.) дополнительно на искусственном инфекционном фоне изучали линии с генами *Lr21=Lr40*, *Lr22a*, *Lr23*, *Lr32*, *Lr39=Lr41*, *Lr42*, *Lr43*. Взрослые растения всех линий характеризовались

как устойчивые или умеренно восприимчивые (табл. 4). Эффективные аллели названных генов представляют интерес для введения в новые российские сорта, поскольку мало использованы в отечественной селекции (Martynov et al., 2015).

С целью генотипирования все образцы СГП были протестированы с использованием молекулярных маркеров на наличие аллелей генов *Lr21* (хромосома 1D) и *Lr39=Lr41* (2DS), контролирующей устойчивость пшеницы к бурой ржавчине в фазе проростков, а также *Lr22a* (2DS), определяющего реакцию взрослого растения. ПЦР-маркер гена *Lr21=Lr40* был обнаружен у 11 образцов, гена *Lr39=Lr41* – у 19, гена *Lr22a* – у трех образцов, в то время как у девяти образцов фрагменты амплификации ожидаемого размера не выявлены (рисунок, а, б).

По наличию/отсутствию фрагментов амплификации того или иного размера образцы были объединены в пять групп (табл. 5). Первую группу составили восемь образцов с маркером гена *Lr21=Lr40*. Ко второй группе отнесли 13 образцов с маркером гена *Lr39=Lr41*. В третью и четвертую группы вошли по три образца с комбинациями маркеров генов *Lr21=Lr40* и *Lr39=Lr41*, *Lr22a* и *Lr39=Lr41* соответственно. Пятую группу образовали девять образцов, у которых не были обнаружены продукты амплификации ожидаемого размера.

Таким образом, показано разнообразие образцов СГП по аллелям генов, локализованных в хромосомах генома D и контролирующей устойчивость к бурой ржавчине.

Таблица 4. Степень поражения на искусственном инфекционном фоне взрослых растений линий, содержащих различные *Lr*-гены (г. Пушкин, 2014–2017 гг.)

Table 4. The degree of damage under artificial infection pressure observed on adult plants of wheat lines containing various *Lr* genes (Pushkin, 2014–2017)

Номер по каталогу ВИР	Линия, <i>Lr</i> -ген, транслокация, (номер тестера)	Хромосома, плечо	Год изучения			
			2014	2015	2016	2017
	*TcLr21 (RL5406)	1DL	10–20S	5S		
62376	KS89WGRC07 <i>Lr21=Lr40</i>	“	1–5S	0R	5–10S	1–5S
	TcLr22a (RL5404)	2DS	5S	0R		
	TcLr32 (RL6086)	3DS	5–10S	0R		
62377	KS90WGRC10 <i>Lr39=Lr41</i> + T1AL.1RS	2D	0R	0R	0R	0R
62373	KS86WGRC02 <i>Lr39=Lr41</i>	“	1–5S	0R	5S	30S
65615	KS91WGRC11 <i>Lr42</i>	1D	0R	0R	0R	0R
65617	KS92WGRC16 <i>Lr43+Lr24</i>	7DS	0R	0R	0R	0R
	TcLr23 (RL6012)	2BS	1MR	0R	0R	0R

Обозначения: * Tc – линии серии Thatcher

Designations: * Tc – Thatcher series lines

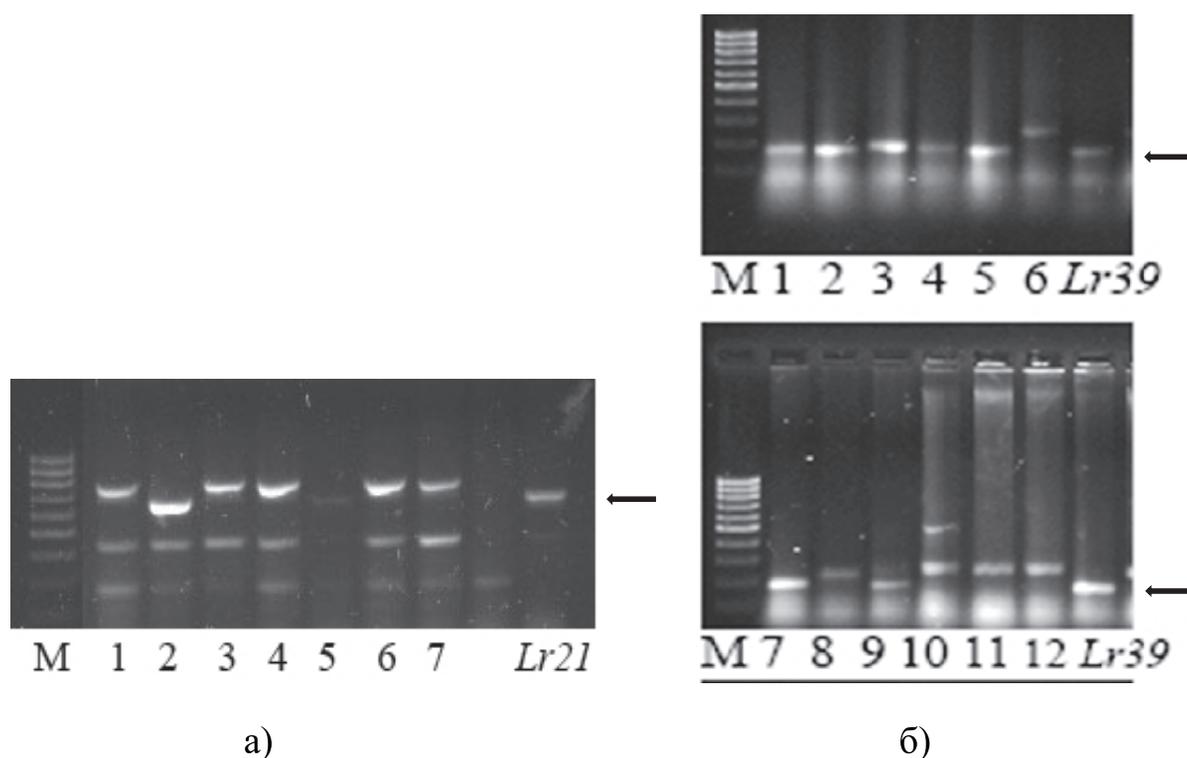


Рисунок. Электрофореграммы, показывающие присутствие маркера гена *Lr21* (а) и маркера гена *Lr39* (б) у образцов СГП:

а) М - маркеры молекулярной массы, 1 - к-65492, 2 - к-65493, 3 - к-65495, 4 - к-65496, 5 - к-65497, 6 - к-65498, 7 - к-65499, *Lr21* - линия Tc*Lr21*;

б) М - маркеры молекулярной массы, 1 - к-65499, 2 - к-65500, 3 - к-65501, 4 - к-65502, 5 - к-65503, 6 - к-65504, 7 - к-65515, 8 - к-65516, 9 - 65517, 10 - к-65518, 11 - к-65493, 12 - к-65494, *Lr39* - линия KS90WGRC10

Figure. Electrophoretic patterns showing the presence of the *Lr21* gene marker (а) and the *Lr39* gene marker (б) in SHW accessions:

а) М - molecular weight markers, 1 - k-65492, 2 - k-65493, 3 - k-65495, 4 - k-65496, 5 - k-65497, 6 - k-65498, 7 - k-65499, *Lr21* - line Tc*Lr21*;

б) М - molecular weight markers, 1 - k-65499, 2 - k-65500, 3 - k-65501, 4 - k-65502, 5 - k-65503, 6 - k-65504, 7 - k-65515, 8 - k-65516, 9 - 65517, 10 - k-65518, 11 - k-65493, 12 - k-65494, *Lr39* - line KS90WGRC10

Таблица 5. Распределение образцов СГП по группам в зависимости от выявленных маркеров генов *Lr*
Table 5. Grouping of SHW accessions according to the identified markers of *Lr* genes

Размеры амплифицированных фрагментов, п.о.	Гены	Номер образца СГП по каталогу ВИР
669	<i>Lr21=Lr40</i>	65488, 65490, 65493, 65506, 65507, 65511, 65512, 65513
189	<i>Lr39=Lr41</i>	65483, 65484, 65485, 65486, 65487, 65492, 65494, 65498, 65499, 65500, 65501, 65502, 65505
669 и 189	<i>Lr21=Lr40, Lr39=Lr41</i>	65496, 65515, 65517
121, 131 и 189	<i>Lr22a, Lr39=Lr41</i>	65497, 65503, 65508
Не выявлены продукты амплификации ожидаемого размера		65489, 65491, 65495, 65504, 65509, 65510, 65514, 65516, 65518

Обсуждение

В настоящее время у мягкой пшеницы известно 14 генов устойчивости к бурой ржавчине, связанных с хромосомами генома D (McIntosh et al., 2013). Одни из них (*Lr1* в хромосоме 5DL; *Lr2*, *Lr15*, *Lr39=Lr41* – 2DS; *Lr21=Lr40*, *Lr42*, *Lr60* – 1DS; *Lr32* – 3DS; *Lr69* – 3DL; *Lr70* – 5DS; *Lr43* – 7DS) обеспечивают расоспецифическую устойчивость, которая довольно быстро преодолевается с появлением новых вирулентных рас гриба. Другие гены, как *Lr22a* в хромосоме 2DS; *Lr34/Yr18/Pm38/Bdv1* и *Lr78* – в хромосоме 7DS; *Lr67/Yr46/Sr55/Pm46* – в хромосоме 4DL, обуславливают устойчивость, которая проявляется обычно на стадии взрослого растения (Gill B.S. et al., 2008; Lagudah, 2011; Herrera-Foessel et al., 2014; Kalia et al., 2017). При введении доминантных генов *Lr34* и *Lr67* в восприимчивые сорта пшеницы снижается степень поражения растений не только бурой ржавчиной, но и желтой, стеблевой ржавчиной, мучнистой росой, происходит отмирание тканей (некроз) кончиков и краев флаговых листьев (Ledesma-Ramirez et al., 2018). У растений с *Lr34* повышается также степень устойчивости к вирусу желтой карликовости ячменя.

Для мягкой пшеницы донорами названных выше генов были как сами прародительские формы с геномом D, так и образцы *Ae. tauschii*, от которых эффективные аллели *Lr21=Lr40*, *Lr22a*, *Lr32*, *Lr39=Lr41*, *Lr42* были переданы мягкой пшенице путем прямого скрещивания (Cox et al., 1994; Qiu et al., 2007; Aktar-Uz-Zaman et al., 2017). Показано, что образцы *Ae. tauschii*, представленные в *ex situ*-коллекциях различных стран мира, обладают определенным запасом новых генов как расоспецифической, так и нерасоспецифической устойчивости. Расоспецифическую устойчивость проявляют преимущественно образцы из Ирана и Азербайджана, в то время как долговременная устойчивость встречается у образцов по всему ареалу вида (Kolesova, Tyryshkin 2012; Innes, Kerber, 1994; Gill B.S. et al., 2008; Kalia et al., 2017).

Козэволюция *P. triticina* и его растений-хозяев – видов пшеницы и эгилопс – в процессе доместикиции пшеницы, несомненно, предопределила генетическую дивергенцию гриба. Популяции возбудителя, развивающиеся на *Ae. tauschii* и разных видах пшеницы, различаются. При этом по признаку вирулентности и микросателлитным локусам изоляты с *Ae. tauschii* обнаруживали сходство с изолятами мягкой пшеницы и других гексаплоидных пшениц и существенно отличались от изолятов с тетраплоидных и диплоидных видов пшеницы (Gulyaeva et al., 2016).

Гены ювенильной устойчивости, эффективные на протяжении всего периода вегетации растений, по-видимому, присутствуют у к-65495; его родословная – [DOY 1 / *Ae. tauschii* (WX511)]. У этого образца не обнаружены продукты амплификации, указывающие на присутствие генов *Lr21=Lr40*, *Lr22a* и *Lr39=Lr41*, а фитопатологическим тестом не выявлен ген *Lr23*. Очевидно, данный образец содержит другой(ие) ген(ы) устойчивости к этому фитопатогену.

При инокуляции проростков образцов к-65490 [DVERD 2 / *Ae. tauschii* (WX221)], к-65509 [SNIPE / YAV79 // DACK / TEAL / 3 / *Ae. tauschii* (WX877, TA2450)] и к-65513 [CETA / *Ae. tauschii* (WX174)] популяциями *P. triticina* из различных регионов России реакции растений варьировали от умеренно устойчивых до иммунных. У образцов к-65490 и к-65513 были выявлены продукты амплификации, свидетельствующие о наличии у них гена

Lr21=Lr40. Согласно родословной, донором генома D для к-65509 был образец *Ae. tauschii* TA2450. Ранее от этого образца в мягкую пшеницу был передан ген устойчивости *Lr42*, картированный в дистальном районе хромосомы 1DS. Ген *Lr42* активно используется в селекции в США, присутствует в родословных высокоурожайных и устойчивых к грибным инфекциям сортов CIMMYT (Gill H.S. et al., 2019). Возможно, выявленная нами устойчивость к-65509 к различным популяциям *P. triticina* обусловлена геном *Lr42* и/или другим неизвестным геном (генами).

Образцы к-65488 [ALTAR 84 / *Ae. tauschii* (WX220, TA2470), к-65489 [D67.2 / P66.270 // *Ae. tauschii* (WX220)] и к-65517 [CETA / *Ae. tauschii* (WX1027)], проявившие устойчивость к отдельным популяциям возбудителя бурой ржавчины на стадии проростков и высокую устойчивость взрослых растений в оба года изучения, имели разные гены расоспецифической устойчивости. Так, у к-65488 обнаружен ген *Lr21=Lr40*, к-65489 – *Lr23*, к-65517 – *Lr21=Lr40*, *Lr23* и *Lr39=Lr41*. При изучении устойчивости взрослых растений Р. В. Ram et al. (2005) скрестили СГП 4552-18 (= Syn.18; = к-65489) с местным восприимчивым сортом 'Agra' и показали, что возрастная устойчивость этого образца в F₃ контролируется двумя дубликатными доминантными генами. Не исключено, что у всех трех образцов имеются также гены возрастной устойчивости. Следует отметить, что к-65488 и к-65489 были созданы с участием одного и того же образца *Ae. tauschii* – WX220. Аналогично одну и ту же отцовскую форму имели образцы к-65517 и к-65516 [DVERD 2 / *Ae. tauschii* (WX1027)], при этом к-65516 был устойчивым на стадии взрослого растения.

Высокую возрастную устойчивость к бурой ржавчине и восприимчивость на стадии проростков проявил образец к-65487 [ALTAR 84 / *Ae. tauschii* (WX219, TA2465)]. У него нами выявлен ген ювенильной устойчивости *Lr39=Lr41*. Известно, что у твердой пшеницы 'Altar 84' имеется также эффективный ген *Lr23* (2BS), который обеспечивает устойчивость в комбинации с другими генами (Chhetri et al., 2017). Однако у СГП он может не проявляться из-за наличия супрессора *SuLr23* (хромосома 2DS), специфичного для этого гена и, предположительно, являющегося его ортологом (Kolmer, 1996; Nelson et al., 1997; Aktar-Uz-Zaman et al., 2017). Фитопатологическим тестом мы не обнаружили *Lr23* у к-65484 [ALTAR 84 / *Ae. tauschii* (WX192)] и к-65488, имеющих в родословных 'Altar 84'. По-видимому, участвующие при создании СГП образцы *Ae. tauschii* содержали ген-супрессор в хромосоме 2D. К этой же группе нами отнесен образец к-65496 [68.111 / RGB-U // WARD / 3 / *Ae. tauschii* (WX629)], у которого выявлены маркеры генов *Lr21=Lr40* и *Lr39=Lr41*, а по данным V. Mohler et al. (2020), в хромосоме 5DL имеется новый доминантный ген *LrSyn137*, находящийся на расстоянии 5,6 сМ от маркера RGA567-5 гена *Lr1*.

Источником новых генов возрастной устойчивости к бурой ржавчине с большой вероятностью является образец к-65508 [SNIPE / YAV79 // DACK / TEAL / 3 / *Ae. tauschii* (WX700)]: он был высокоустойчивым в поле и содержит ген ювенильной устойчивости *Lr39=Lr41*. Следует отметить, что образцы к-65498 [CROC 1 / *Ae. tauschii* (WX879, TA2452)], к-65499 [68.111 / RGB-U // WARD / 3 / FGO / 4 / RAB1 / 5 / *Ae. tauschii* (WX882, TA2455)] и к-65503 [LCK59.61 / *Ae. tauschii* (WX313, TA2460)] также содержали ген *Lr39=Lr41*, но проявили среднюю устойчивость к бурой ржавчине на стадии проростков и взрослого растения. При исследовании в Канзасском универси-

тете (США) образцов *Ae. tauschii* TA2452, TA2455, TA2460 – доноров генома D для изученных СГП было показано, что на стадии взрослого растения они устойчивы к преобладающему числу рас возбудителя бурой ржавчины (*Kalia*, 2015). Из них TA2452 и TA2455 отнесены к subsp. *strangulata* и происходят из Ирана, а TA2460 – к subsp. *tauschii* из Афганистана. Степень поражения еще одного образца, *Ae. tauschii* (TA2427) из Афганистана, принадлежащего subsp. *tauschii* и ставшего донором для к-65510 [ARLIN / *Ae. tauschii* (W283, TA2427)], варьировала, его характеризовали и как умеренно устойчивый, и как умеренно восприимчивый. В нашем исследовании у него не обнаружены эффективные аллели генов *Lr21=Lr40*, *Lr39=Lr41* и *Lr23*, но устойчивость проростков и взрослого растения была выше средней.

Таким образом, полученные результаты свидетельствуют о генетическом разнообразии образцов СГП по устойчивости к бурой ржавчине и наличию у них как известных, так и, возможно, новых генов устойчивости, потенциально полезных для использования в селекции мягкой пшеницы.

Анализ литературы по изученным образцам СГП показал, что многие из них устойчивы также к следующим возбудителям вредоносных болезней и насекомым-вредителям:

– мучнистой росы (*Blumeria graminis* (DC.) Speer f. sp. *tritici* March.), в фазе проростков и фазе взрослых растений: к-65495, к-65496, к-65499, к-65503, к-65506, к-65508, к-65509, к-65511, к-65515, к-65518 (Gul Kazi et al., 2011);

– темно-бурой пятнистости листьев (*Cochliobolus sativus* (S. Ito & Kurib.) Drechsler ex Dastur): к-65483 (Mujeeb-Kazi et al., 2007);

– желтой ржавчины (*Puccinia striiformis* West. f. sp. *tritici* Erikss.): к-65499, к-65500, к-65501, к-65514, к-65513, к-65488, к-65492, причем первые четыре образца на стадии проростков, а три последних – взрослого растения (Rizwan et al., 2007a, b; Gul et al., 2015);

– стеблевой ржавчины (*Puccinia graminis* Pers. f. sp. *tritici* Erikss. et Henn.): к-65487, к-65488, к-65490, к-65491, к-65495, к-65496, к-65503, к-65504, к-65509, к-65514 (Jighly et al., 2016);

– септориоза листьев (*Septoria tritici* Berk. & M.F. Curtis): к-65483, к-65487, к-65488, к-65492, к-65495, к-65509, к-65511 (Mujeeb-Kazi et al., 2008; Das et al., 2016; Jighly et al., 2016);

– желтой пятнистости листьев (*Pyrenophora tritici-repentis* (Died.) Drechs.): к-65496, к-65497, к-65507, к-65512, к-65513 (Singh N. et al., 2008; Das et al., 2016; Jighly et al., 2016);

– фузариоза колоса (*Fusarium graminearum* Schwabe): к-65496, к-65503, к-65511 (Das et al., 2016);

– индийской (карнальской) головни (*Neovossia indica* (Mitra) Mundkur): к-65483, к-65496, к-65497, к-65500, к-65507, к-65511, к-65513 (Gul et al., 2015; Jighly et al., 2016);

– пирикулярноза пшеницы (*Pyricularia oryzae* Br. & Cav., патотип *Triticum* (syn. *Magnaporthe oryzae* Catt.): к-65495, к-65503 и к-65514 (Cazal-Martínez et al., 2018);

– гессенской мухе (*Mayetiola destructor* Say): к-65483, к-65485, к-65486, к-65497, к-65503, к-65505, к-65514, к-65518 (Yu et al., 2012; El Bouhssini et al., 2013);

– вредной черепашке (*Eurygaster integriceps* Puton): к-65502, к-65509 (El Bouhssini et al., 2013);

– злаковой тле (*Schizaphis graminum* Rondani): к-65517 (Crespo-Herrera et al., 2019).

Заключение

Образцы СГП, включенные в коллекцию ВИР – источники устойчивости к *P. triticina*. Они различаются по аллелям генов устойчивости *Lr21=Lr40*, *Lr22a*, *Lr39=Lr41*, локализованных в геноме D мягкой пшеницы, их комбинациям *Lr21=Lr40* и *Lr39=Lr41* или *Lr22a* и *Lr39=Lr41*, а также по аллелям гена *Lr23* (хромосома 2BS). Кроме того, по данным литературы, образцы к-65483, к-65487, к-65488, к-65495, к-65496, к-65503, к-65509, к-65511, к-65513, к-65514 устойчивы к трем и более болезням, а некоторые из них – и к насекомым-вредителям. Все они представляют большой потенциальный интерес для дальнейшего изучения и возможного использования в качестве исходного материала для селекции устойчивых сортов мягкой пшеницы, в том числе при создании сортов с групповой и комплексной устойчивостью. Для выяснения генетической природы устойчивости СГП к различным возбудителям болезней и контроля передачи эффективных аллелей генов устойчивости в мягкую пшеницу необходимо расширить исследования по их идентификации с использованием молекулярных маркеров.

Работа выполнена в рамках государственных заданий по тематическим планам:

ВИР, проект № 0662-2019-0006 «Поиск, поддержание жизнеспособности и раскрытие потенциала наследственной изменчивости мировой коллекции зерновых и крупяных культур ВИР для развития оптимизированного генбанка и рационального использования в селекции и растениеводстве»;

ВИЗР, проект № 0665-2019-0015 «Грибы-патогены экономически значимых растений в России: разнообразие, методы идентификации и мониторинга, взаимоотношения с растениями-хозяевами».

The research was performed within the frameworks of the State Tasks according to the theme plans of:

VIR, Project No. 0662-2019-0006 "Search for and viability maintenance, and disclosing the potential of hereditary variation in the global collection of cereal and groat crops at VIR for the development of an optimized genebank and its sustainable utilization in plant breeding and crop production";

VIZR, Project No. 0665-2019-0015 "Fungal pathogens of economically significant plants in Russia: diversity, methods of identification and monitoring, relationships with host plants".

References / Литература

- Aktar-Uz-Zaman M., Tuhina-Khatun M., Hanafi M.M., Sahebi M. Genetic analysis of rust resistance genes in global wheat cultivars: an overview. *Biotechnology and Biotechnological Equipment*. 2017;31(3):431-445. DOI: 10.1080/13102818.2017.1304180
- Cazal-Martínez C.C., Chávez A.R., Reyes-Caballero Y.M., Kohli M.M., Pérez-Estigarribia P.E. Evaluation of synthetic hexaploid wheats for resistance to Wheat Blast disease. *Revista Mexicana de Fitopatología*. 2018;37(1):35-49. DOI: 10.18781/R.MEX.FIT.1807-5
- Chhetri M., Bariana H., Wong D., Sohail Y., Hayden M., Bansal U. Development of robust molecular markers for marker-assisted selection of leaf rust resistance gene *Lr23* in common and durum wheat breeding programs.

- Molecular Breeding*. 2017;37(3):21. DOI: 10.1007/s11032-017-0628-6
- Chhuneja P., Garg T., Kumar R., Kaur S., Sharma A., Bains N.S. et al. Evaluation of *Aegilops tauschii* Coss. germplasm for agromorphological traits and genetic diversity using SSR loci. *Indian Journal of Genetics and Plant Breeding*. 2010;70(4):328-338.
- Cox T.S., Raupp W.J., Gill B.S. Leaf rust-resistance genes *Lr41*, *Lr42*, and *Lr43* transferred from *Triticum tauschii* to common wheat. *Crop Science*. 1994;34(2):339-343. DOI: 10.2135/cropsci1994.0011183X003400020005x
- Crespo-Herrera L., Singh R.P., Reynolds M., Huerta-Espino J. Genetics of greenbug resistance in synthetic hexaploid wheat derived germplasm. *Frontiers in Plant Science*. 2019;10:782. DOI: 10.3389/fpls.2019.00782
- Das M.K., Bai G., Mujeeb-Kazi A., Rajaram S. Genetic diversity among synthetic hexaploid wheat accessions (*Triticum aestivum*) with resistance to several fungal diseases. *Genetic Resources Crop Evolution*. 2016;63(8):1285-1296. DOI: 10.1007/s10722-015-0312-9
- Dobrotvorskaya T.V., Martynov S.P., Chiliad N.N., Mitrofanova O.P. Catalogue of the VIR global collection. Issue 842. Wheat varieties and lines whose pedigrees include *Aegilops tauschii* Coss. St. Petersburg: VIR; 2017. [in Russian] (Добровотворская Т.В., Мартынов С.П., Чикида Н.Н., Митрофанова О.П. Каталог мировой коллекции ВИР. Выпуск 842. Сорты и линии пшеницы, в родословные которых входит эгилопс Тауши (*Aegilops tauschii* Coss.). Санкт-Петербург: ВИР; 2017).
- Dorokhov D.B., Klocke E. A rapid and economic technique for RAPD analysis of plant genomes. *Russian Journal of Genetics*. 1997;33(4):443-450.
- El Bouhssini M., Ogbonnaya F.C., Chen M., Lhaloui S., Rihawi F., Dabbou A. Sources of resistance in primary synthetic hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.) to insect pests: Hessian fly, Russian wheat aphid and Sun-pest in the fertile crescent. *Genetic Resources and Crop Evolution*. 2013;60(2):621-627. DOI: 10.1007/s10722-012-9861-3
- Fukuda K., Sakamoto S. Studies on unreduced gamete formation in hybrids between tetraploid wheats and *Aegilops squarrosa* L. *Hereditas*. 1992;116(3):253-255. DOI: 10.1111/j.1601
- Gill B.S., Huang L., Kuraparthy V., Raupp W.J., Wilson D.L., Friebe B. Alien genetic resources for wheat leaf rust resistance, cytogenetic transfer, and molecular analysis. *Australian Journal of Agricultural Research*. 2008;59(3):197-205. DOI: 10.1071/AR07315
- Gill H.S., Li C., Sidhu J.S., Liu W., Wilson D., Bai G. et al. Fine mapping of the wheat leaf rust resistance gene *Lr42*. *International Journal of Molecular Sciences*. 2019;20(10):2445. DOI: 10.3390/ijms20102445
- Gul A., Rasheed A., Afzal F., Napar A.A., Ali A., Jamil M. et al. Characterization of synthetic hexaploid derived from same *Aegilops tauschii* accessions and different durum cultivars. *Cytologia*. 2015;80(4):427-440. DOI: 10.1508/cytologia.80.427
- Gul Kazi A., Rasheed A., Bashir F., Bux H., Napar A.A., Mujeeb-Kazi A. Evaluation of Elite-1 synthetic hexaploid germ plasm for various phenological, molecular, and disease attributes. *Annual Wheat Newsletter*. 2011;57:83-92.
- Gulyaeva E.I., Shaydayuk E.L., Goncharov N.P., Akhmetova A., Abdullaev K.M., Belousova M.H. et al. Virulence of *Puccinia triticina* on *Triticum* and *Aegilops* species. *Australasian Plant Pathology*. 2016;45(2):155-163. DOI: 10.1007/s13313-016-0395-6
- Herrera-Foessel S.A., Singh R.P., Lillemo M., Huerta-Espino J., Bhavani S., Singh S. et al. *Lr67/Yr46* confers adult plant resistance to stem rust and powdery mildew in wheat. *Theoretical and Applied Genetics*. 2014;127(4):781-789. DOI: 10.1007/s00122-013-2256-9
- Jighly A., Alagu M., Makdis F., Singh M., Singh S., Emebiri L.C. et al. Genomic regions conferring resistance to multiple fungal pathogens in synthetic hexaploid wheat. *Molecular Breeding*. 2016;36(9):127. DOI: 10.1007/s11032-016-0541-4
- Innes R.L., Kerber E.R. Resistance to wheat leaf rust and stem rust in *Triticum tauschii* and inheritance in hexaploid wheat of resistance transferred from *T. tauschii*. *Genome*. 1994;37(5):813-822. DOI: 10.1139/g94-116
- Kalia B., Wilson D.L., Bowden R.L., Singh R.P., Gill B.S. Adult plant resistance to *Puccinia triticina* in a geographically diverse collection of *Aegilops tauschii*. *Genetic Resources and Crop Evolution*. 2017;64(5):913-926. DOI: 10.1007/s10722-016-0411-2
- Khakimova A.G., Gubareva N.K., Koshkin V.A., Mitrofanova O.P. Genetic diversity and breeding value of synthetic hexaploid wheat introduced into the VIR collection. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2019;23(6):738-745. [in Russian] (Хакимова А.Г., Губарева Н.К., Кошкин В.А., Митрофанова О.П. Генетическое разнообразие и селекционная ценность синтетической гексаплоидной пшеницы, привлеченной в коллекцию ВИР. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2019;23(6):738-745). DOI: 10.18699/VJ19.548
- Khakimova A.G., Pyukkenen V.P., Dulneva N.D., Shestobitov V.V., Gubareva N.K., Martynenko N.M., Mitrofanova O.P. Catalogue of the VIR global collection. Issue 870. Wheat. Synthetic hexaploid wheat: descriptions of the 36 accessions from CIMMYT acquired by the VIR collection (passport data, morphological descriptions, commercially valuable traits, identification by gliadin spectra). St. Petersburg: VIR; 2018. [in Russian] (Хакимова А.Г., Пюккенен В.П., Дульнева Н.Д., Шестобитов В.В., Губарева Н.К., Мартыненко Н.М., Митрофанова О.П. Каталог мировой коллекции ВИР. Выпуск 870. Пшеница. Синтетическая гексаплоидная пшеница: характеристика 36 образцов из СИММИТ, привлеченных в коллекцию ВИР (паспортные данные, морфологическое описание, хозяйственно ценные признаки, регистрация по спектрам глиадины). Санкт-Петербург: ВИР; 2018).
- Kishii M. An update of recent use of *Aegilops* species in wheat breeding. *Frontiers in Plant Science*. 2019;10:585. DOI: 10.3389/fpls.2019.00585
- Kolesova M.A., Tyryshkin L.G. Genetic control of effective juvenile resistance to foliar diseases in *Aegilops tauschii* Coss. samples. *Russian Agricultural Sciences*. 2012;6:27-30. [in Russian] (Колесова М.А., Тырышкин Л.Г. Генетический контроль эффективной ювенильной устойчивости образцов *Aegilops tauschii* Coss. к листовым болезням. *Доклады Российской академии сельскохозяйственных наук*. 2012;6:27-30).
- Kolmer J.A. Genetics of resistance to wheat leaf rust. *Annual Review of Phytopathology*. 1996;34(1):435-455. DOI: 10.1146/annurev.phyto.34.1.435
- Lagudah E.S. Molecular genetics of race non-specific rust resistance in wheat. *Euphytica*. 2011;179(1):81-91. DOI: 10.1007/s10681-010-0336-3
- Ledesma-Ramirez L., Solis-Moya E., Ramirez-Pimentel J.G., Dreisigacker S., Huerta-Espino J., Aguirre-Mancilla C.L. et al. Relationship between the number of partial resistance genes and the response to leaf rust

- in wheat genotypes. *Chilean Journal of Agricultural Research*. 2018;78(3):400-408. DOI: 10.4067/S0718-58392018000300400
- Mains E.B., Jackson H.S. Physiologic specialization in the leaf rust of wheat *Puccinia triticina* Erikss. *Phytopathology*. 1926;16(2):89-120.
- Majka M.M., Kwiatek M.T., Majka J., Wisniewska H. *Aegilops tauschii* accessions with geographically diverse origin show differences in chromosome organization and polymorphism of molecular markers linked to leaf rust and powdery mildew resistance genes. *Frontiers in Plant Science*. 2017;8:1149. DOI: 10.3389/fpls.2017.01149
- Marcussen T., Sandve S.R., Heier L., Spannagl M., Pfeifer M., Kjetill S.J. et al. Ancient hybridizations among the ancestral genomes of bread wheat. *Science*. 2014; 345(6194):1250092. DOI: 10.1126/science.1250092
- Martynov S.P., Dobrotvorskaya T.V., Mitrofanova O.P. Genealogical analysis of the use of aegilops (*Aegilops L.*) genetic material in wheat (*Triticum aestivum L.*). *Russian Journal of Genetics*. 2015;51(9):855-862. DOI: 10.1134/S1022795415090070
- McIntosh R.A., Yamazaki Y., Dubcovsky J., Rogers J., Morris C., Appels R., Xia X.C. Catalogue of gene symbols for wheat. In: *Proceedings of the 12th International Wheat Genetics Symposium, 8-13 September 2013, Yokohama, Japan*. Springer Open; 2013. Available from: <https://wheat.pw.usda.gov/GG2/Triticum/wgc/2013/GeneCatalogueIntroduction.pdf> [accessed Feb. 3, 2021].
- Methods of breeding and assessment of wheat and barley resistance to major diseases in CMEA countries. Prague; 1988. [in Russian] (Методы селекции и оценки устойчивости пшеницы и ячменя к основным болезням в странах – членах СЭВ. Прага; 1988).
- Mikhailova L.A., Gulyaeva E.I., Mironenko N.V. Methods for studying the structure of populations of the leaf rust causative agent (Metody issledovaniy struktury populyatsii vzbuditelya buroy rzhavchiny pshenitsy). In: *Collection of plant protection guidelines (Sbornik metodicheskikh rekomendatsiy po zashchite rasteniy)*. St. Petersburg: VIZR; 1998. p.105-126. [in Russian] (Михайлова Л.А, Гультяева Е.И., Мироненко Н.В. Методы исследований структуры популяции возбудителя бурой ржавчины пшеницы. В кн.: *Сборник методических рекомендаций по защите растений*. Санкт-Петербург: ВИЗР; 1998. С.105-126).
- Mohler V., Schmolke M., Zeller F.J., Hsam S.L.K. Genetic analysis of *Aegilops tauschii*-derived seedling resistance to leaf rust in synthetic hexaploid wheat. *Journal of Applied Genetics*. 2020;61(2):163-168. DOI: 10.1007/s13353-020-00541-z
- Mujeeb-Kazi A., Gul A., Ahmad I., Farooq M., Rizwan S., Bux H. et al. *Aegilops tauschii*, as a spot blotch (*Cochliobolus sativus*) resistance source for bread wheat improvement. *Pakistan Journal of Botany*. 2007;39(4):1207-1216.
- Mujeeb-Kazi A., Gul A., Farooq M., Rizwan S., Ahmad I. Rebirth of synthetic hexaploids with global implications for wheat improvement. *Australian Journal of Agricultural Research*. 2008;59(5):391-398. DOI: 10.1071/AR07226
- Naghavi M.R., Aghaei M.J., Taleei A.R., Omid M., Mozafari J., Hassani M.E. Genetic diversity of the D-genome in *T. aestivum* and *Aegilops* species using SSR markers. *Genetic Resources and Crop Evolution*. 2009;56(4):499-506. DOI: 10.1007/s10722-008-9381-3
- Naghavi M.R., Mardi M. Characterization of genetic variation among accessions of *Aegilops tauschii*. *Asia-Pacific Journal of Molecular Biology and Biotechnology*. 2010;18(1):93-96.
- Naghavi M.R., Mardi M., Pirseyedi S.M., Kazemi M., Potki P., Ghffari M.R. Comparison of genetic variation among accessions of *Aegilops tauschii* using AFLP and SSR markers. *Genetic Resources and Crop Evolution*. 2007;54(2):237-240. DOI: 10.1007/s10722-006-9143-z
- Nelson J.C., Singh R.P., Autrique J.E., Sorrells M.E. Mapping genes conferring and suppressing leaf rust resistance in wheat. *Crop Science*. 1997;37(6):1928-1935. DOI: 10.2135/cropsci1997.0011183X003700060043x
- Peterson R.F., Campbell A.B., Hannah A.E. A diagrammatic scale for estimating rust intensity on leaves and stems of cereals. *Canadian Journal of Research*. 1948;26(5):496-500. DOI: 10.1139/cjr48c-033
- Prazak R. The role of *Aegilops* species in the origin and improvement of common wheat. *Acta Agrobotanica*. 2013; 66(4):7-14. DOI: 10.5586/aa.2013.046
- Qin P., Lin Y., Hu Y., Liu K., Mao S., Li Z. et al. Genome-wide association study of drought-related resistance traits in *Aegilops tauschii*. *Genetics and Molecular Biology*. 2016;39(3):398-407. DOI: 10.1590/1678-4685-GMB-2015-0232
- Qiu J.W., Schürch A.C., Yahiaoui N., Dong L.L., Fan H.J., Zhang Z.J. et al. Physical mapping and identification of a candidate for the leaf rust resistance gene *Lr1* of wheat. *Theoretical and Applied Genetics*. 2007;115(2):159-168. DOI: 10.1007/s00122-007-0551-z
- Ram R.B., Singh S.S., Lal Ahamed M., Sharma J.B. Genetic analysis for adult plant resistance to leaf rust in synthetic hexaploid wheats derived from *Triticum turgidum* (AABB) × *T. tauschii* (DD). *Indian Phytopathology*. 2005;58(2):149-152.
- Rizwan S., Ahmad I., Ashraf M., Mirza J.I., Sahi G.M., Atiqur-Rahman R. et al. Evaluation of synthetic hexaploid wheats (*Triticum turgidum* L. × *Aegilops tauschii* L.) and their durum parents for stripe rust (*Puccinia striiformis* Westend. f. sp. *tritici* Eriksson) resistance. *Revista Mexicana de Fitopatologia*. 2007a;25(2):152-160.
- Rizwan S., Ahmad I., Ashraf M., Sahi G.M., Mirza J.I., Ratto A. et al. New sources of wheat yellow rust (*Puccinia striiformis* f. *tritici*) seedling resistance. *Pakistan Journal of Botany*. 2007b;39(2):595-602.
- Rosyara U., Kishii M., Payne T., Sansaloni C.P., Singh R.P., Braun H.J. et al. Genetic contribution of synthetic hexaploid wheat to CIMMYT's spring bread wheat breeding germplasm. *Scientific Reports*. 2019;9(1):12355. DOI: 10.1038/s41598-019-47936-5
- Schneider A., Molnár I., Molnár-Láng M. Utilization of *Aegilops* (goatgrass) to widen the genetic diversity of cultivated wheat. *Euphytica*. 2008;163(1):1-19. DOI: 10.1007/s10681-007-9624-y
- Singh N., Wu S., Twari V., Sehgal S., Raupp J., Wilson D. et al. Genomic analysis confirms population structure and identifies inter-lineage hybrids in *Aegilops tauschii*. *Frontiers in Plant Science*. 2019;10:9. DOI: 10.3389/fpls.2019.00009
- Singh P.K., Mergoum M., Ali S., Adhikari T.B., Hughes G.R. Genetic analysis of resistance to *Pyrenophora tritici-repentis* races 1 and 5 in tetraploid and hexaploid wheat. *Phytopathology*. 2008;98(6):702-708. DOI: 10.1094/PHYTO-98-6-0702
- Sohail Q., Shehzad T., Kilian A., Eltayeb A.E., Tanaka H., Tsujimoto H. Development of diversity array technology (DART) markers for assessment of population structure and diversity in *Aegilops tauschii*. *Breeding Science*. 2012;62(1):38-45. DOI: 10.1270/jsbbs.62.38

- Takumi S., Nishioka E., Morihito H., Kawahara T., Matsuoka Y. Natural variation of morphological traits in wild wheat progenitor *Aegilops tauschii* Coss. *Breeding Science*. 2009;59(5):579-588. DOI: 10.1270/jsbbs.59.579
- van Slageren M.W. Wild wheats: a monograph of *Aegilops* L. and *Amblyopyrum* (Jaub. & Spach) Eig (Poaceae). Wageningen: Agricultural University; Aleppo: ICARDA; 1994.
- Wang J., Luo M.C., Chen Z., You F.M., Wei Y., Zheng Y. et al. *Aegilops tauschii* single nucleotide polymorphisms shed light on the origins of wheat D-genome genetic diversity and pinpoint the geographic origin of hexaploid wheat. *New Phytologist*. 2013;198(3):925-937. DOI: 10.1111/nph.12164
- Yu G.T., Wang T., Anderson K.M., Harris M.O., Cai X., Xu S.S. Evaluation and haplotype analysis of elite synthetic hexaploid wheat lines for resistance to Hessian fly. *Crop Science*. 2012;52(2):752-763. DOI: 10.2135/cropsci2011.05.0290
- Yuan B., Cao X., Lv A. Gene introgression from common wheat into *Aegilops* L. *Saudi Journal of Biological Sciences*. 2017;24(4):813-816. DOI: 10.1016/j.sjbs.2016.05.016
- Zhang L.Q., Yan Z.H., Dai S.F., Chen Q.J., Yuan Z.W., Zheng Y.L. et al. The crossability of *Triticum turgidum* with *Aegilops tauschii*. *Cereal Research Communications*. 2008;36(3):417-427. DOI: 10.1556/CRC.36.2008.3.6
- Zhao L., Ning S., Yi Y., Zhang L., Yuan Z., Wang J. et al. Fluorescence in situ hybridization karyotyping reveals the presence of two distinct genomes in the taxon *Aegilops tauschii*. *BMC Genomics*. 2018;19:3. DOI: 10.1186/s12864-017-4384-0

Прозрачность финансовой деятельности / The transparency of financial activities

Авторы не имеют финансовой заинтересованности в представленных материалах или методах.

The authors declare the absence of any financial interest in the materials or methods presented.

Для цитирования / How to cite this article

Хакимова А.Г., Гултыяева Е.И., Митрофанова О.П. Устойчивость синтетической гексаплоидной пшеницы к возбудителю бурой ржавчины. Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 2021;182(3):125-136. DOI:10.30901/2227-8834-2021-3-125-136

Khakimova A.G., Gulytaeva E.I., Mitrofanova O.P. Resistance of synthetic hexaploid wheat to the leaf rust pathogen. Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding. 2021;182(3):125-136. DOI: 10.30901/2227-8834-2021-3-125-136

Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы / The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work

Дополнительная информация / Additional information

Полные данные этой статьи доступны / Extended data is available for this paper at <https://doi.org/10.30901/2227-8834-2021-3-125-136>

Мнение журнала нейтрально к изложенным материалам, авторам и их месту работы / The journal's opinion is neutral to the presented materials, the authors, and their employer

Авторы одобрили рукопись / The authors approved the manuscript

Конфликт интересов отсутствует / No conflict of interest

ORCID

Gulytaeva E.I. <https://orcid.org/0000-0001-7948-0307>

Сорта и линии ICARDA в селекции яровой твердой пшеницы (*Triticum durum* Desf.) Нижнего Поволжья

DOI: 10.30901/2227-8834-2021-3-137-142

УДК 633.112.1»321»:631.527

Поступление/Received: 09.11.2020

Принято/Accepted: 02.09.2021



Cultivars and lines from ICARDA in spring durum wheat (*Triticum durum* Desf.) breeding in the Lower Volga region

С. Н. ГАПОНОВ, Г. И. ШУТАРЕВА*, Н. М. ЦЕТВА,
И. С. ЦЕТВА, И. В. МИЛОВАНОВS. N. GAPONOV, G. I. SHUTAREVA*, N. M. TSETVA,
I. S. TSETVA, I. V. MILOVANOVAФедеральный аграрный научный центр Юго-Востока,
410010 Россия, г. Саратов, ул. Тулайкова, 7
* ✉ miss.shutik2010@yandex.ruFederal Center of Agriculture Research of the South-East Region,
7 Tulaikov St., Saratov 410010, Russia
* ✉ miss.shutik2010@yandex.ru

Актуальность. В 1991 г. по договору о сотрудничестве в НИИСХ Юго-Востока поступили первые селекционные образцы из Международного центра сельскохозяйственных исследований в засушливых регионах (ICARDA). Цель данной работы состояла в изучении исходного материала, созданного в сравнимых условиях засушливого земледелия, и привлечении лучших образцов из этих коллекций в селекционную работу.

Материалы и методы. В статье приведены данные исследований коллекции сортов и линий из ICARDA (Алеппо, Сирия) с 1991 по 1998 г., в результате которых были отобраны и приняты в программу скрещиваний образцы с наиболее ценными показателями качества зерна и адаптированные к условиям Нижнего Поволжья. Анализ зерна проводили по общепринятым методикам для твердой пшеницы, а также усовершенствованным в лаборатории селекции яровой твердой пшеницы НИИСХ Юго-Востока.

Результаты и заключение. Итогом многолетней работы стали 22 линии яровой твердой пшеницы, отобранные в селекционный питомник основного конкурсного испытания (ОКИ) и в разные годы привлеченные в сложноступенчатую гибридизацию. Сорт яровой твердой пшеницы 'Лилек' внесен в Государственный реестр селекционных достижений в 2009 г., сорт 'Тамара' передан на Государственное сортоиспытание в 2020 г.

Ключевые слова: засухоустойчивость, устойчивость к болезням, качество клейковины, SDS-седиментация, каротиноиды.

Background. In 1991, under the cooperation agreement, the Federal Center of Agriculture Research (FCAR) of the South-East Region received the first improved accessions from the International Center for Agricultural Research in the Dry Areas (ICARDA). The objective of this work was to study the source material developed under comparable conditions of dryland agriculture and include the best accessions in scientific breeding programs.

Material and methods. The presented data resulted from the study of spring durum wheat cultivars and lines from ICARDA (Aleppo, Syria), conducted in 1991–1998. Accessions with the best indicators of grain quality, adapted to the conditions of the Lower Volga, were selected and included into the crossing program. Grain analysis was carried out using the conventional methods for durum wheat as well as those modified by the Spring Durum Wheat Breeding Laboratory of the FCAR of the South-East.

Result and conclusion. Many years of work led to identifying 22 lines of spring durum wheat, selected in the breeding nursery of the Main Competitive Trials (MCT) and in different years involved in complex multistep hybridization. The spring durum wheat cultivar 'Lilek' was included into the State Register for Selection Achievements in 2009, while cv. 'Tamara' was submitted to the State Variety Trials in 2020.

Key words: drought tolerance, disease resistance, SDS sedimentation test, carotenoids.

Введение

Юго-Восток европейской части России, к которому относится и Нижнее Поволжье, считается наиболее засушливым районом страны. Главной особенностью климата нашего региона является частая повторяемость разных типов засух и суховеев. За период с 1891 по 2019 г. засухи различной интенсивности наблюдались 62 раза, что составляет 49% от этого периода. По среднемноголетним данным, число лет с засухами, интенсивность которых вызывает стресс у растений, в Правобережье Саратовской области составляет 50%, в Левобережье – 80% (Levitskaya et al., 2005).

Такие условия не позволяют получать стабильные урожаи зерна ранних яровых зерновых культур, в том числе и твердой пшеницы, но дают хорошую возможность се-

лекционером оценить и отобрать засухоустойчивые генотипы в процессе селекции (Vassiltchouk et al., 2010).

Первым засухоустойчивым сортом, созданным в Научно-исследовательском институте сельского хозяйства (НИИСХ) Юго-Востока, был сорт 'Гордеиформе 432', районированный в 1929 г. В процессе его создания методом индивидуального отбора из местного (народного) сорта 'Белотурка' селекционером удалось сократить вегетационный период, повысить качество зерна, устойчивость растений к листовым болезням. Позднее были созданы засухоустойчивые сорта, имевшие производственное значение: 'Гордеиформе 5695' (1954), 'Саратовская 40' (1974), 'Леукурум 43' (1975), 'Саратовская 41' (1975). Новый высококачественный сорт 'Саратовская 57' был создан и допущен к использованию в производстве лишь через 14 лет – в 1989 г. (Vassiltchouk et al., 2009).

Многолетние наблюдения за ходом важнейших агрометеорологических факторов и анализ полученных данных в условиях Саратова свидетельствуют о том, что вместе со значительными колебаниями температуры и количества осадков по годам наблюдается явная тенденция общего потепления климата и увеличения годовой суммы осадков. А более детальное изучение показывает, что среднегодовое увеличение суммы осадков произошло в основном за счет осадков осенне-зимнего периода. Что же касается периода вегетации яровых зерновых культур, к которым относится и яровая твердая пшеница, то в это время мы наблюдали явный сдвиг в сторону еще большей его засушливости (Vassiltchouk et al., 2001; Vasenev, 2019).

Засуха резко снижает продуктивность яровой твердой пшеницы. Сорты этой культуры, создаваемые как засухоустойчивые, должны обладать несколько отличной друг от друга биологией роста и развития с тем, чтобы противостоять всем возможным складывающимся по годным ситуациям в районе возделывания.

По своей природе, закономерностям развития, характеру проявления и длительности воздействия на формирование урожая засухи классифицируются по пяти типам: ранневесенняя, весенне-летняя, поздняя летняя, устойчивая и комбинированная. По силе воздействия на урожай и уровню приносимого ущерба наиболее опасна устойчивая засуха. Тенденция изменений климата в Нижнем Поволжье дает основание полагать, что и в будущем вероятность повторения всех типов засух, в том числе и экстремально жестких, может возрасти. Совершенно очевидно, что засухи в зоне Поволжья, как и для всех юго-восточных районов европейской России, были и будут закономерным явлением. Такая же ситуация прослеживается во многих странах мира, в том числе и в странах Средиземноморского побережья, включая северные районы Африки. Яровая твердая пшеница там выращивается только в благоприятных условиях зимнего периода и в основном при орошении (Vassiltchouk et al., 2001).

Для решения проблем, связанных с засухой, в 1977 г. в Алеппо (Сирия) был создан Международный центр сельскохозяйственных исследований в засушливых регионах (ICARDA).

В 1990 г. по договору о сотрудничестве НИИСХ Юго-Востока вошел в число экологических пунктов ICARDA, где проводились испытания сортов и линий международной селекции.

Цель данного исследования – изучить и проанализировать ежегодно присылаемые коллекции селекционных образцов из ICARDA на адаптивность, продуктивность, качество зерна и устойчивость к вирусным и грибковым заболеваниям. Наиболее ценные из них отобрать для дальнейшей селекционной работы.

Материал, методика и климатические условия проведения испытаний

С 1991 г. в течение последующих восьми лет коллективом лаборатории селекции и семеноводства яровой твердой пшеницы было изучено около тысячи (991) линий и сортов, поступивших из ICARDA. Селекционный материал состоял из наборов образцов пшеницы, сформированных в питомниках RDYT-LRA (для полузасушливых районов), RDYT-MRA (для районов с умеренным климатом и высоким количеством осадков), CROSSING BLOK (набор сортов и линий с различными показателя-

ми качества зерна для скрещивания). На основании фенологических наблюдений (Dospelkhov, 1985), продолжившихся в вегетационный период, устойчивости к засухе и болезням, данных по продуктивности отбирались лучшие полевые образцы. Отобранные образцы анализировали на содержание белка, количество каротиноидных пигментов, на качество клейковины по показателю микро-SDS-седиментации. Применялись общепринятые методики для твердой пшеницы (Remeslo, 1971) и усовершенствованные в лаборатории селекции НИИСХ Юго-Востока (Vassiltchouk et al., 2001). Такой комплексный анализ результатов позволил выявить лучшие из присланных линий, сравнивая их с лабораторными стандартами, и включить в программу скрещивания. Всего за это время проведено в поле, в боксе и теплице около пятисот скрещиваний методом сложноступенчатой гибридизации.

В 1991 г. получены и высеяны в поле образцы линий и сортов в количестве 368 после предварительной оценки в карантинном питомнике. За всеми образцами в течение периода вегетации велись фенологические наблюдения. Итоги первого года оказались очень ценными, прежде всего, по погодным условиям, а именно весенне-летней засухе (табл. 1). Число дней с суховеями составило 46 при дефиците влажности воздуха больше 16 мб.

Из них 19 дней – в наиболее критический период: колосение, цветение, начало налива. Суховеи вызывали сильное падение тургора и скручивание листьев у твердой пшеницы. Всего количество осадков от посева до уборки составило 72 мм (при среднемноголетнем 132 мм за вегетацию).

Вегетационный период яровой пшеницы в 1992 г. продлился 87 дней при благоприятных погодных условиях. Количество выпавших осадков (118 мм) было всего на 51 мм меньше, чем среднемноголетнее значение (169 мм за вегетацию), и дней с суховеями отмечено 22.

Затем последовали два благополучных года по условиям выращивания (1993 и 1994), а также по результатам анализа на продуктивность и качество зерна присланных образцов. Следующий 1995 г. был с суховеями (до 50 дней в разные периоды вегетации от посева до созревания). Количество осадков выпало меньше на 14 мм, чем в 1991 г.

По количеству осадков 1996 г. был близок к норме (среднемноголетнее их количество составляет 154 мм), однако наблюдалось большое число дней с суховеями, то есть с дефицитом влажности более 16 мб.

В 1997 г. селекционеры имели возможность выявить высокие потенциальные свойства всего изучаемого материала. В этом году количество осадков превысило среднемноголетние значения (180 мм против 157 мм за вегетацию). Это позволило выявить потенциал присылаемых сортов и линий не только по качеству зерна, но и по продуктивности.

Годы исследований (1991–1998) характеризовались разнообразным типом засух во время вегетации яровой пшеницы.

Наибольшую опасность для посевов представляет летняя жара с температурой воздуха выше 30°C и продолжительностью в 10 и более дней. Она сильно снижает озерненность колоса. Такая картина наблюдалась в 1998 г. Особенно большой вред нанесли в том году суховеи, которые сопровождалась высокой температурой и сильным дефицитом влажности воздуха. Особенностью 1998 года было то, что в период «посев – колосение» отмечены два дня с дефицитом влажности более

Таблица 1. Типы засух, характерных для вегетации яровой пшеницы (1991–1998 гг.)
Table 1. Types of droughts characteristic of the spring wheat growing seasons (1991–1998)

Годы	Посев – колошение		Колошение – спелость		Посев – спелость		
	Число дней с засухами	Осадки, мм	Число дней с засухами	Осадки, мм	Число дней с засухами за вегетацию	Осадки за вегетацию, мм	Осадки, за вегетацию, среднемноголетнее кол-во, мм
1991	19	50	27	22	46	72	132
1992	5	36	17	82	22	118	169
1993	7	47	8	170	15	217	157
1994	6	110	9	97	15	207	164
1995	25	26	25	32	50	58	137
1996	20	89	22	35	42	124	154
1997	6	108	12	72	18	180	157
1998	14*	12	25**	33	39	45	137

Примечание: * 2 дня с дефицитом влажности более 40 мб; ** 8 дней с дефицитом влажности более 40 мб

Note: * 2 days with a humidity deficit of more than 40 mb; ** 8 days with a humidity deficit of more than 40 mb

40 мб, а в период «колошение – спелость» число таких дней составило восемь. Все эти погодные условия вызвали засыхание растений, слабую озерненность колоса, щуплость зерна. Урожай был получен минимальный. Такое подробное описание условий экологического испытания образцов твердой пшеницы из ICARDA необходимо

для понимания результата их отбора, проводимого в жесточайших условиях дефицита влажности воздуха и почвы (Vassiltchouk et al., 2001). Для сравнения приведены кривые по влагообеспеченности (рисунок) за период вегетации в ICARDA (Сирия, Алеппо) и в НИИСХ Юго-Востока (РФ, Саратов).

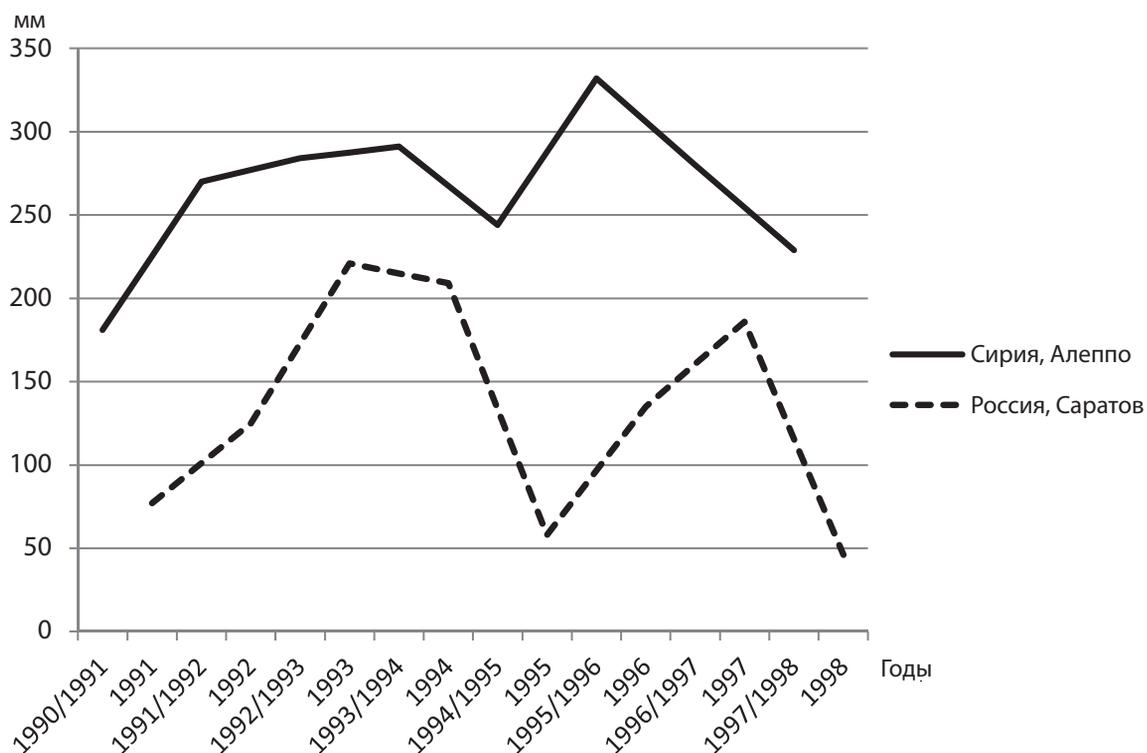


Рисунок. Показательные кривые осадков за 1990–1998 гг.
Figure. Exponential curves of precipitation for 1990–1998

Результаты и обсуждение

Ежегодные и подробные анализы фенологических наблюдений, оценка продуктивности и качества зерна проводились по каждой вегетации по мере поступления новых образцов. Многолетняя работа с селекционным материалом из ICARDA позволила отобрать сорта и линии, имеющие практическое значение для пополнения и насыщения генетическим материалом популяций, созданных в лаборатории (табл. 2).

Таких селекционных образцов из ICARDA было отобрано 27. В их число вошли номера, представленные в таблице 2 – это Mrb19/THD83#10, 'Belikh2', 'Haurani', Mrb11//Snipe/Magh, Ru/Mrb15, 'Stork', 'Karasu'. По показателям микро-SDS-седиментации, содержанию белка и каротиноидных пигментов эти образцы были на уровне стандарта и выше (см. табл. 2).

За период 1999–2019 гг. на полях конкурсного испытания НИИСХ Юго-Востока находились 22 линии, в скрещивании которых участвовали сорта и линии из ICARDA.

Таблица 2. Лучшие линии и сорта из ICARDA, привлеченные в скрещивания (1991–1998 гг.)

Table 2. Best lines and cultivars from ICARDA involved in crosses (1991–1998)

№ п/п	Сорт, линия	Особенности селекционного образца для включения в скрещивания	Белок, %	Каротиноиды, мг/кг	SDS, мм
1	Ru/Mrb 15	Скороспелый, устойчивый к болезням, засухоустойчивый	15,2	5,2	30
2	Mrb 16/Guerou 1	Устойчивый к болезням	14,2	5,2	25
3	Mrb 11//Snipe/Magh	Скороспелый, устойчивый к болезням, содержание каротиноидных пигментов	17,5	7,3	51
4	Gs/Fg//Cndo/3/Dack/Kif	Скороспелый, устойчивый к стеблевому пилильщику	12,8	4,4	26
5	Mrb 19/ THD 83# 10	Скороспелый	16,4	3,5	43
6	Chahba88/Mrb 11	Высокостволовидный	13,9	3,8	20
7	Plc/Cr//Stk/3/Dom//Dack/Kiwi	Устойчивый к повреждению клопом-черепашкой	11,8	4,7	39
8	Aw1/Sbl4	Устойчивый к болезням, содержание каротиноидов	14,3	5,4	22
9	Om rabi 5	Скороспелый, с высокой стабильной урожайностью	15,6	5,9	28
10	Belikh 2	Высокий урожай с отличным седиментационным индексом	10,2	4,0	52
11	Karasu	Устойчивый к низким температурам	10,6	6,0	45
12	Stork	Скороспелый, с высоким содержанием каротиноидов	12,1	6,7	37
13	Cham 1	Устойчивый к повреждениям клопом-черепашкой	12,5	5,2	26
14	Haurani	Засухоустойчивый, с высоким качеством зерна	17,7	5,2	38
15	Светлана, st	Сорт-стандарт по Саратовской обл. (1991–1998 гг.)	15,3	6,3	61

В результате изученный материал послужил источником для проведения скрещиваний с лучшими сортами и линиями селекции лаборатории яровой твердой пшеницы: 'Саратовская золотистая', 'Валентина', 'Людмила' и сортом-стандартом 'Светлана' (НИИСХ им. Докучаева).

В основе 12 из них лежит скрещивание с сортом 'Karasu', 4 – с линией Mrb11//Snipe/Magh и по одному скрещиванию с линиями Gs/Fg//Cndo/3/Dack/Kif, Ru/Mrb15, Mrb19/THD83#10, Plc/Cr//Stk/3/Dom//Dack/Kiwi, сортами 'Cham1' и 'Stork'.

В 2019 г. в ОКИ (основное конкурсное испытание) находились пять лучших линий от скрещивания с образцами из ICARDA: две, в основе которых лежит скрещивание с линией Mrb11//Snipe/Magh, и три – с сортом 'Karasu'. В ПКИ (предварительное конкурсное испытание) таких линий было 15.

Итогом проведенной многолетней работы стал сорт яровой твердой пшеницы 'Лилек' (Bespalova et al., 2009), внесенный в Государственный реестр селекционных достижений РФ, созданный совместно с Краснодарским НИИСХ. Родословная сорта: Awl1/Sbl4, ICARDA//Валентина, НИИСХ Ю.-В. Сорт устойчив к пыльной и твердой головне, септориозу, листовой ржавчине. Сочетает высокую потенциальную продуктивность до 3,5 т/га и качество зерна. Содержание белка в зерне – в среднем 17,5%, сырой клейковины – 36,3%, что очень важно для производства длинных и тонких спагетти, например диаметром до 1 мм, когда требуется семялина с повышенным содержанием сырой клейковины, отличающаяся высокой упругостью и эластичностью. Такие макаронные изделия устойчивы к переварке, сохраняют естественный желтый цвет в процессе приготовления, обладают приятным запахом и вкусом (Gaponov et al., 2020).

В 2018 г. еще один селекционный номер (D-2138) от скрещивания с сортом из ICARDA 'Karasu', под названием «Тамара», был передан на получение патента (№ 77733/8154816 от 19.12.2018 г.), а с 2020 г. – на допуск к испытаниям в Госсорткомиссию РФ (заявка № 78289/8154816 от 10.06.2019 г.). Родословная сорта: D-2053/3/D-2017 (F10;S4)/Karasu, ICARDA//Валентина. Новый сорт характеризуется высокой потенциальной урожайностью – до 3,7 т/га, засухоустойчивостью, устойчивостью к септориозу, не поражается пыльной головней и вирусными инфекциями. Высокое качество зерна подтверждается числом SDS-седиментации на уровне 47 мм, что служит показателем прочности и эластичности клейковины. Особенностью сорта является высокое содержание каротиноидных пигментов, до 8,1 мг/кг, что необходимо для изготовления макаронных изделий, крупы, и, в первую очередь, детского питания.

Выводы

Многолетняя работа с селекционным материалом из ICARDA позволила отобрать и привлечь в научно-селекционную программу сорта и линии из коллекции ICARDA: Gs/Fg//Cndo/3/Dack/Kif, Ru/Mrb15, Mrb19/THD83#10, Plc/Cr//Stk/3/Dom//Dack/Kiwi, Mrb11//Snipe/Magh, 'Cham1', 'Stork'. Эти образцы имеют практическое значение и используются для насыщения генетическим материалом гибридных популяций, созданных в лаборатории. Два из них, Awl1/Sbl4 и 'Karasu', включены в родословную сортов 'Лилек' и 'Тамара' соответственно.

Сорта 'Лилек' и 'Тамара' характеризуются высокой засухоустойчивостью и отличным качеством клейковины, что позволило успешно использовать их в качестве источников в селекционных программах по улучшению качества клейковины яровой твердой пшеницы (Gaponov et al., 2018). По технологическим параметрам зерна они отвечают самым современным требованиям мирового рынка. Таким образом, крайняя засушливость климата не помешала нам шаг за шагом приращивать урожайность твердой пшеницы путем создания более скороспелых и засухоустойчивых сортов.

Работа выполнена по заданию № FSNM-2019-0006 «Создание принципиально новых гибридов и сортов озимой пшеницы, озимой ржи, яровой мягкой пшеницы, яровой твердой пшеницы, подсолнечника, проса, сорговых культур, обладающих повышенной продуктивностью и качеством на основе доноров и источников хозяйственно-ценных признаков»

Благодарим всех коллег – селекционеров из ICARDA и ФАНЦ Юго-Востока, сотрудников ВИР, которые много лет участвовали в проекте (договоре) экологического испытания образцов из Сирии в России. Особая благодарность уже ушедшему от нас Васильчуку Николаю Сергеевичу (1947–2011), доктору сельскохозяйственных наук, профессору, члену-корр. РАСХН, который работал в ICARDA и был инициатором данного проекта.

The work was carried out according to Task No. FSNM-2019-0006 "Developing of fundamentally new hybrids and cultivars of winter wheat, winter rye, spring bread wheat, spring durum wheat, sunflower, millet, sorghum crops with increased productivity and quality, based on donors and sources of useful agronomic traits".

We would like to thank all our colleagues – breeders from ICARDA and FCAR of the South-East Region, and the staff of VIR – who for many years participated in the project (contract) on environmental testing of accessions from Syria in Russia. Special thanks are addressed to the late Prof. Nikolai S. Vasilchuk (1947–2011), Doctor of Agricultural Sciences, Corresponding Member of the Russian Academy of Agricultural Sciences, who worked at ICARDA and was the initiator of this project.

References / Литература

- Bespalova L.A., Borovik A.N., Vassiltchouk N.S., Gaponov S.N., Demchenko M.I., Parshikova T.M., Popova V.M., Filobok L.P., Shutareva G.I. Spring durum wheat (*Triticum durum* Desf.). Cultivar Lilek (Pshenitsa yarovaya tverdaya (*Triticum durum* Desf.)). Sort Lilek). Russian Federation; breeding achievement patent number: 4784; 2009. [in Russian] (Беспалова Л.А., Боровик А.Н., Васильчук Н.С., Гапонов С.Н., Домченко М.И., Паршикова Т.М., Попова В.М., Филобок Л.П., Шутарева Г.И. Пшеница яровая твердая (*Triticum durum* Desf.). Сорт Лилек. Российская Федерация; патент на селекционное достижение № 4784; 2009).
- Dospikhov B.A. Methodology of field trial (Metodika polevogo opyta). Moscow: Agropromizdat; 1985. [in Russian] (Доспихов Б.А. Методика полевого опыта. Москва: Агропромиздат; 1985).
- Gaponov S.N., Popova V.M., Shutareva G.I., Tsetva I.S., Tsetva N.M., Parshikova T.M. Obtaining new sources for spring durum wheat breeding – a guarantee the creation of stability stress-resistant varieties. *Agrarian Reporter of South-East*. 2018;3(20):30-31. [in Russian] (Гапонов С.Н., Попова В.М., Шутарева Г.И., Цетва И.С., Цетва Н.М., Паршикова Т.М. Получение новых источников для селекции яровой твердой пшеницы – гарантия создания стабильных стрессоустойчивых сортов. *Аграрный вестник Юго-Востока*. 2018;3(20):30-31).
- Gaponov S.N., Shutareva G.I., Tsetva N.M., Tsetva I.S., Milovanov I.V. Improvement of the method of rheological assessment of grain quality in the spring wheat breeding.

Grain Economy of Russia. 2020;1(67):49-53. [in Russian] (Гапонов С.Н., Шутарева Г.И., Цетва Н.М., Цетва И.С., Милованов И.В. Усовершенствование метода реологической оценки качества зерна в селекции яровой твердой пшеницы. *Зерновое хозяйство России*. 2020;1(67):49-53). DOI: 10.31367/2079-8725-2020-67-1-49-53

- Levitskaya N.G., Shatalova O.V., Ivanova G.F. Assessment of current climate change trends and their consequences for agricultural production in the Lower Volga region (Otsenka sovremennykh tendentsiy izmeneniya klimata i ikh posledstviy dlya selskokhozyaystvennogo proizvodstva v Nizhnem Povolzh'ye). In: *Raising the efficiency of the use of the agrobiological potential in the southeastern zone of Russia (Povysheniye effektivnosti ispolzovaniya agrobiologicheskogo potentsiala yugo-vostochnoy zony Rossii)*. A collection of scientific papers dedicated to the 95th anniversary of the Research Institute for Agriculture of the South-East. Saratov: Satellit; 2005. p.273-284. [in Russian] (Левицкая Н.Г., Шаталова О.В., Иванова Г.Ф. Оценка современных тенденций изменения климата и их последствий для сельскохозяйственного производства в Нижнем Поволжье. В кн.: *Повышение эффективности использования агробиологического потенциала юго-восточной зоны России. Сборник научных трудов, посвященный 95-летию со дня основания ГНУ НИИСХ Юго-Востока*. Саратов: Сателлит; 2005. С.273–284).
- Remeslo V.N. (ed.). Methods for assessing the technological qualities of grain (Metody otsenki tekhnologicheskikh kachestv zerna). Moscow; 1971. [in Russian] (Методы оценки технологических качеств зерна / под ред. В.Н. Ремесло. Москва; 1971).
- Vasenev I.I., Besaliev I.N., Malchikov P.N., Shutareva G.I., Dzhancharov T.M., Morev D.V. et al. Analysis of limiting agroecological factors of yield and quality of durum

wheat under arid conditions. *Achievements of Science and Technology of AIC*. 2019;33(12):30-37. [in Russian] (Васенев И.И., Бесалиев И.Н., Мальчиков П.Н., Шутарева Г.И., Джанчаров Т.М., Морев Д.В. и др. Анализ лимитирующих агроэкологических факторов урожайности и качества твердой пшеницы в засушливых условиях. *Достижения науки и техники АПК*. 2019;33(12):30-37). DOI: 10.24411/0235-2451-2019-11206

- Vassiltchouk N.S. Spring durum wheat breeding (Selektsiya yarovoy tverdoy pshenitsy). Saratov: Novaya gazeta; 2001. [in Russian] (Васильчук Н.С. Селекция яровой твердой пшеницы. Саратов: Новая газета; 2001).
- Vassiltchouk N.S., Gaponov S.N., Eremanov L.V., Parshikova T.M., Popova V.M., Tsetva N.M. et al. Results of spring durum wheat breeding for high grain quality in Saratov. *Achievements of Science and Technology of AIC*. 2010;(5):22-23. [in Russian] (Васильчук Н.С., Гапонов С.Н., Еременко Л.В., Паршикова Т.М., Попова В.М., Цетва Н.М. и др. Итоги селекции яровой твердой пшеницы на высокое качество зерна в Саратове. *Достижения науки и техники АПК*. 2010;(5):22-23).
- Vassiltchouk N.S., Shutareva G.I., Gaponov S.N., Popova V.M., Eremanov L.V., Parshikova T.M. et al. Saratov cultivars of spring durum wheat for arid conditions of the Volga region (Saratovskiyе sorta yarovoy tverdoy pshenitsy dlya zasushlivykh usloviy Povolzh'ya). In: *Collection of scientific papers of the Research Institute for Agriculture of the South-East, Russian Academy of Agricultural Sciences (Sbornik nauchnykh trudov GНU NIISKh Yugo-Vostoka Rosselskhozakademii)*. Saratov: Rakurs; 2009. p.82–89. [in Russian] (Васильчук Н.С., Шутарева Г.И., Гапонов С.Н., Попова В.М., Еременко Л.В., Паршикова Т.М. и др. Саратовские сорта яровой твердой пшеницы для засушливых условий Поволжья. В кн.: *Сборник научных трудов ГНУ НИИСХ Юго-Востока Россельхозакадемии*. Саратов: Ракурс; 2009. С.82-89).

Прозрачность финансовой деятельности / The transparency of financial activities

Авторы не имеют финансовой заинтересованности в представленных материалах или методах.

The authors declare the absence of any financial interest in the materials or methods presented.

Для цитирования / How to cite this article

Гапонов С.Н., Шутарева Г.И., Цетва Н.М., Цетва И.С., Милованов И.В. Сорта и линии ICARDA в селекции яровой твердой пшеницы (*Triticum durum* Desf.) Нижнего Поволжья. Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 2021;182(3):137-142. DOI: 10.30901/2227-8834-2021-3-137-142

Gaponov S.N., Shutareva G.I., Tsetva N.M., Tsetva I.S., Milovanov I.V. Cultivars and lines from ICARDA in spring durum wheat (*Triticum durum* Desf.) breeding in the Lower Volga region. Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding. 2021;182(3):137-142. DOI: 10.30901/2227-8834-2021-3-137-142

Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы / The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work

Дополнительная информация / Additional information

Полные данные этой статьи доступны / Extended data is available for this paper at <https://doi.org/10.30901/2227-8834-2021-3-137-142>

Мнение журнала нейтрально к изложенным материалам, авторам и их месту работы / The journal's opinion is neutral to the presented materials, the authors, and their employer

Авторы одобрили рукопись / The authors approved the manuscript

Конфликт интересов отсутствует / No conflict of interest

ORCID

Gaponov S.N. <https://orcid.org/0000-0002-8138-5955>

Shutareva G.I. <https://orcid.org/0000-0003-1159-2892>

Tsetva N.M. <https://orcid.org/0000-0001-9042-0831>

Tsetva I.S. <https://orcid.org/0000-0002-0539-9482>

Milovanov I.V. <https://orcid.org/0000-0003-4569-0300>

Выявление и создание исходного материала для селекции раннеспелых кустовых и короткоплетистых сортов мускатной тыквы (*Cucurbita moschata* Duch. ex Poir.)

DOI: 10.30901/2227-8834-2021-3-143-150

УДК 635.625:631.527

Поступление/Received: 06.08.2020

Принято/Accepted: 02.09.2021



А. Г. ЕЛАЦКОВА

Федеральный исследовательский центр
Всероссийский институт генетических ресурсов
растений имени Н. И. Вавилова, Кубанская опытная
станция ВИР – филиал ВИР,
352183 Россия, Краснодарский край, п. Ботаника,
ул. Центральная, 2
✉ kos-vir@yandex.ru

A. G. ELATSKOVA

N.I. Vavilov All-Russian Institute
of Plant Genetic Resources,
Kuban Experiment Station of VIR,
2 Tsentralnaya St., Botanika,
Krasnodar Territory
352183, Russia
✉ kos-vir@yandex.ru

Актуальность. В России возделывают три вида тыквы – твердокорую (*Cucurbita pepo* L.), крупноплодную (*C. maxima* Duch.), мускатную (*C. moschata* Duch. ex Poir.). Среди них тыква мускатная наиболее теплолюбивая. Для ее выращивания требуется вегетационный период не менее 110–130 дней. В отличие от твердокорой и крупноплодной, у тыквы мускатной отсутствуют кустовые сорта, удобные для возделывания. Поставлена цель: выявить и создать исходный материал тыквы мускатной для селекции раннеспелых кустовых и короткоплетистых сортов.

Материал и методы. Материалом служили образцы коллекции ВИР, районированные сорта, гибриды и линии разных поколений. Исследования проводили по методике изучения и поддержания коллекции и методике селекции бахчевых культур.

Результаты. Выделены для селекции раннеспелые (90–98 дней) образцы, имеющие высокие продуктивность, качество и вкус: 'Early Butternut' (к-4954), 'Butternut' (к-4205), 'Waltham Butternut' (к-4613); образец к-3549, 'Ореховый', образец к-4235; среднеранние (104–105 дней): 'Палов-каду' (вр.к-2088), 'Айдзу Аккикудза' (к-3952). По продуктивности они превысили стандарт (сорт 'Мария', к-5601) на 26,7–130%, а по качеству были на уровне стандарта. Изучены гибриды от скрещивания плетистых образцов с кустовой формой КЛ 745. Установлен характер наследования признака кустовости. Кустовость наследуется моногенно и контролируется рецессивным геном *bu* (*bush*). У гибридов для селекции выделены раннеспелые (93–95 дней) кустовые линии (КЛ) с габитусом 0,8–1,2 м: КЛ 648, КЛ 652, КЛ 656. Продуктивность их – 4,2–4,5 кг/раст. (выше стандарта на 40–50%). По качеству они были на уровне стандарта. Выделены раннеспелые (92–98 дней) короткоплетистые линии (КПЛ) с габитусом 1,3–2,0 м: КПЛ 168, КПЛ 640, КПЛ 680, продуктивностью 4,9–6,8 кг/раст. (выше стандарта на 63,3–126,7%), с хорошим и отличным качеством.

Ключевые слова: коллекция, образец, признак, линия, гибрид, продуктивность, качество.

Background. There are three species cultivated in Russia: *Cucurbita pepo*, *C. maxima*, and *C. moschata*, the latter being the most thermophilic among them. Cultivars of *C. moschata* are grown in southern regions, where a growing season of no less than 110–130 days is required. *C. moschata* has no bushy cultivars suitable for cultivation. The aim of this study was to search for, identify and develop source material of *C. moschata* for breeding early-ripening bushy and short-vined cultivars.

Materials and methods. Accessions from the VIR collection, advanced cultivars, hybrids and lines of various generations served as research material. The study was based on the guidelines for studying and maintenance of the collection and for cucurbit crop breeding.

Results. Source material was identified for breeding practice: early accessions (90–98 days) possessing high productivity and fruit quality, with good taste, namely 'Early Butternut', 'Butternut', 'Waltham Butternut'; accession k-3549, 'Orekhoviy', and accession k-4235; and mid-early accessions (104–105 days) 'Palov-kadu', and 'Aidzu Akkikudza'. They exceeded in productivity the early-ripening reference (cv. 'Mariya') by 26.7–130%, and matched the reference in fruit quality. Hybrids from the crosses of vined accessions with the bushy form KL 745 were studied. Bushiness is inherited monogenetically and controlled by the recessive *bu* (*bush*) gene. Identified for breeding were early (93–95 days) bushy lines (KL) with a stem length of 0.8–1.2 m: KL 648, KL 652 and KL 656. Their productivity was within 4.2–4.5 kg per plant (higher than the reference by 40–50%). In fruit quality they were on the reference level. Early (92–98 days) short-vined lines (KPL) were identified, with a stem length of 1.3–2.0 m: KPL 168, KPL 640 and KPL 680; their productivity ranged 4.9–6.8 kg per plant, and their fruit quality was good or excellent.

Key words: collection, accession, character, line, hybrid, productivity, quality.

Введение

Мировая коллекция тыквы (род *Cucurbita* L.), сосредоточенная во Всероссийском институте генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова (ВИР), располагает большим разнообразием образцов культурных, полукультурных и дикорастущих видов. Изучение видового и внутривидового разнообразия тыквы, обладающей огромным потенциалом наследственной изменчивости морфобиологических и хозяйственно-полезных признаков, привлекало внимание многих ученых. Их интересовали вопросы происхождения видов, географического распространения, ботанического состава, наследования признаков, их реакция на условия внешней среды.

На основе экспедиционных сборов и всестороннего изучения образцов мировой коллекции тыквы учеными ВИР были определены центры происхождения и распространения, ее биологические особенности, разработаны эколого-географические классификации видового и сортового разнообразия этой культуры.

Согласно классификации А. И. Филова (Fursa, Filov, 1982), род тыква (*Cucurbita* L.) представлен пятью культурными и 16 дикорастущими видами. В нашей стране возделывают три вида: тыкву твердокорую (*C. pepo* L.), тыкву крупноплодную (*C. maxima* Duch.), тыкву мускатную (*C. moschata* Duch. ex Poir.). Они различаются между собой по морфологическим признакам растений – стеблям, листьям, плодам, семенам, а также по отношению к условиям внешней среды.

Среди возделываемых видов тыква мускатная наиболее теплолюбивая. Большинство ее сортов выращивают в южных регионах России (Краснодарский и Ставропольский края, Ростовская, Астраханская, Волгоградская области, республики Северного Кавказа). По сравнению с твердокорой и крупноплодной тыква мускатная обладает более сильной изменчивостью морфологических признаков по форме плодов и рисунку, степени пятнистости и форме краев листовых пластинок, окраске мякоти, ее качеству и структуре.

Характерная особенность сортов тыквы мускатной – их универсальное использование. Ее плоды потребляют в свежем виде, а также используют для переработки при изготовлении продуктов диетического и детского питания. Ее диетическая ценность обусловлена высоким содержанием каротина, витаминов С и В₂, других химических элементов. В связи с хорошими качественными показателями по содержанию сухих веществ, сахаров и особенно каротина спрос на тыкву мускатную возрастает для возделывания не только в южных регионах страны, но и в более северных от традиционной границы ее возделывания. Это Центральный, Центрально-Черноземный и даже Западно-Сибирский и Восточно-Сибирский регионы.

Для расширения ареала возделывания мускатной тыквы и продвижения в более северные регионы необходимы раннеспелые сорта, выведению которых в настоящее время придается большое значение. Следует отметить, что в реестре селекционных достижений на 2019 г. зарегистрировано 40 сортов тыквы мускатной, из которых лишь пять относятся к раннеспелым, что составляет 12,5%. Среднеранних несколько больше – семь (17,5%). При этом среднеранние выведены иностранными фирмами: Sakata и Enza Zaden. Остальные представлены среднеспелыми, среднепоздними и поздними сортами (State Register..., 2019). Широкая

наследственная изменчивость тыквы мускатной позволяет выявить перспективный исходный материал для создания сортов, приспособленных для возделывания в разнообразных природно-климатических зонах.

Следует отметить также, что большинство возделываемых сортов тыквы мускатной относятся к длинноплетистым (от 2,5–3,0 до 4,0–5,0 м и более). Удлинение плетей проявляется в фазы цветения и образования завязей, вплоть до созревания. Плетви, разрастаясь, смыкаются в междурядьях и затрудняют механизированную междурядную обработку и ручные прополки. Длинноплетистость усложняет также уборку урожая. С учетом этого особое значение в селекции придается созданию сортов, удобных для возделывания, имеющих компактную или компактно-кустовую форму растения.

Еще ранее известный ученый, исследователь бахчевых (тыквенных) растений К. И. Пангало в работе «Селекция бахчевых культур», опубликованной в классическом труде ВИР «Теоретические основы селекции растений», отмечал, что плетистость бахчевых является отрицательной особенностью: мешает механизированной междурядной обработке, требует отводить большие площади питания арбузам, дыням и тыквам; поэтому весьма заманчивым для селекционера является создание короткоплетистых и даже кустовых продуктивных форм бахчевых (Pangalo, 1937).

Важнейшим источником в выявлении и создании исходного материала для разных направлений селекции является богатейшая коллекция ВИР, ряд образцов которой обладают ценными морфобиологическими и хозяйственными признаками (раннеспелость, продуктивность, качество, устойчивость к биотическим и абиотическим стрессорам). Вместе с тем надо отметить, что в коллекции ВИР необходимые для селекции образцы с кустовым типом растений имеются только у тыквы твердокорой и тыквы крупноплодной (Elatskova, 2019). На их основе создан ряд кустовых сортов, принадлежащих к этим видам ('Кустовая оранжевая', 'Грибовская кустовая', 'Луч', 'Днепропетровская кустовая', 'Улыбка', 'Кустовая золотая', 'Малышка', 'Матрешка' и др.). В отличие от твердокорой и крупноплодной, у тыквы мускатной образцы с кустовой формой растения отсутствовали.

В процессе изучения коллекции тыквы мускатной нами обнаружена кустовая (мутантная) форма среди растений образца из США 'Early Butternut' к-017 (Текханович, 2005). Растения этой формы компактно-кустовые (0,8–1,0 м), со сближенными междоузлиями длиной 3–4 см и мелкими, слегка гофрированными, округло-почковидными, темно-зелеными листьями. Плоды мелкие, шаровидно-сплюснутой формы, коричневатожелтой окраски, массой 1,0–1,5 кг. Мякоть оранжевая, плотнo-хрустящая, с хорошим вкусом. По вегетационному периоду относится к позднеспелым (120–130 дней). Путем самоопыления растений кустовой формы в течение нескольких лет получена достаточно однородная кустовая линия КЛ 745 (рис. 1), имеющая существенные недостатки: позднеспелость, низкая продуктивность, мелкоплодность. Поэтому очень важно получить улучшенную по этим признакам кустовую форму.

В связи с вышеизложенным поставлена цель – выявить и создать исходный материал с повышенной продуктивностью и хорошим качеством для селекции раннеспелых кустовых и короткоплетистых сортов тыквы мускатной.



Рис. 1. Кустовая линия тыквы КЛ 745 селекции Кубанской опытной станции ВИР, авторы: Г. А. Теханович, А. Г. Елацкова, Ю. А. Елацков (фото А. Г. Елацковой)

Fig. 1. Bushy pumpkin line KL 745 bred at the Kuban Experiment Station of VIR, authors: G. A. Tekhanovich, A. G. Elatskova, Yu. A. Elatskov (photo by A. G. Elatskova)

Материал и методы

Материалом для исследования служили образцы коллекции тыквы мускатной различного географического происхождения, представленные местными районированными и перспективными сортами, а также гибридами и линиями разных поколений, полученными в процессе работы. Ежегодный объем коллекционного и селекционного материала включал 35–40 образцов. Исследования проведены в полевых условиях Кубанской опытной станции (Кубанская ОС – филиал ВИР) по методике изучения и поддержания коллекции (Fursa et al., 1988b; Piskunova, 2020) и методике селекции бахчевых культур (Fursa, 1988a).

Исследуемые образцы подвергались искусственному опылению для получения выравненного материала. Выделенные от самоопыления образцы и линии использовали в скрещиваниях для получения гибридов. С целью изучения наследования формы (габитуса) растения для скрещивания подбирали образцы с четко различимыми признаками. Характер наследования признаков изучали на возможно большем количестве растений в гибридных потомствах, а их генетический контроль определяли методом χ^2 . В процессе изучения испытываемые образцы коллекции и селекционный материал оценивали на раннеспелость, продуктивность, качество, устойчивость к болезням.

Результаты и обсуждение

В результате изучения образцов коллекции, гибридов и линий выделен исходный материал, обладающий ценными морфобиологическими и хозяйственными признаками для развития перспективных направлений селекции тыквы мускатной.

Для селекции на скороспелость представляют интерес раннеспелые образцы с вегетационным периодом 90–97 дней: к-3549 (Япония), 'Butternut' (к-4205), 'Waltham Butternut' (к-4613), 'Early Butternut' (г-017) из США; к-4235 (Аргентина); 'Ореховый' (Россия) (рис. 2, а, б). Помимо высокой скороспелости, они обладают хорошим сочетанием продуктивности (3,8–6,9 кг/раст.) и качества плодов (содержание сухого вещества 10,2–14,5%, вкус 4,0–4,8 балла). По продуктивности превышение над стандартным сортом 'Мария' (к-5601) составило от 26,7 до 130%, по содержанию сухого вещества они были на уровне или незначительно (1,2–3,2%) уступали стандарту (13,4%) (таблица). Из вышеперечисленных образец 'Early Butternut' представлял собой сложную популяцию по габитусу растений, форме и массе плодов, характеру рисунка, толщине мякоти, ее окраске и структуре. Путем многократного инцухта отбираемых растений из коллекционного образца 'Early Butternut' выделена раннеспелая (96 дней), многоплодная (3–4 плода), высокопродуктивная (5,4 кг/раст.), с высоким качеством

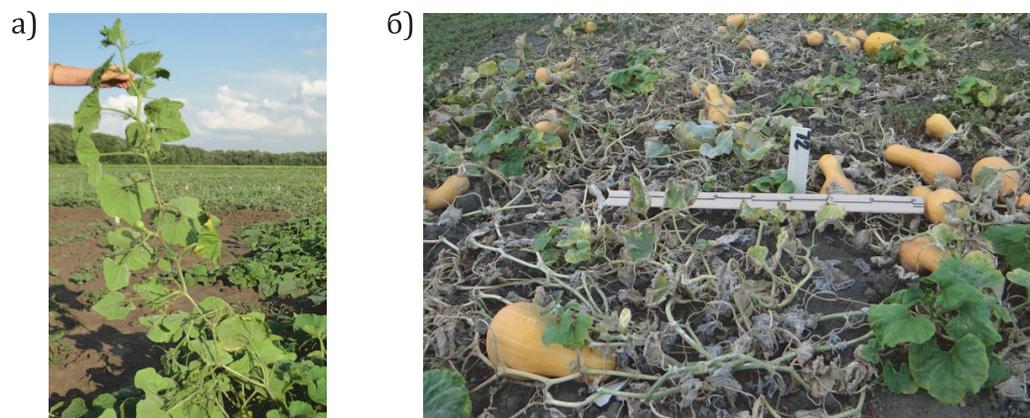


Рис. 2. Образец 'Ореховый' из коллекции Кубанской опытной станции ВИР, авторы: Г. А. Теханович, А. Г. Елацкова, Ю. А. Елацков; а – внешний вид; б – плоды (фото А. Г. Елацковой)

Fig. 2. Accession 'Orekhovyy' from the collection of the Kuban Experiment Station of VIR, authors: G. A. Tekhanovich, A. G. Elatskova, Yu. A. Elatskov; а – the plant; б – fruits (photo by A. G. Elatskova)

Таблица. Характеристика образцов коллекции ВИР и селекционных линий тыквы мускатной (*Cucurbita moschata* Duch. ex. Poir.), Кубанская ОС, 2017–2019 гг.
 Table. Characterization of VIR's accessions and breeding lines of pumpkin (*Cucurbita moschata* Duch. ex Poir.), Kuban Experiment Station of VIR, 2017–2019

№ по каталогу ВИР	Образец, линия	Происхождение	Вегетационный период, дни	Количество плодов на растении	Средняя масса плода, кг	Продуктивность, кг	Продуктивность, в % к стандарту	Содержание сухого вещества, %	Вкус, балл	Форма растения (табигус)
Образцы коллекции / Accessions of the collection										
к-5601 (St)	Мария	КОС ВИР	98	2,0	1,5	3,0		13,4	4,2	КП
4205	Butternut	США	90	4,6	1,5	6,9	230	10,5	4,0	ДП
3549	образец	Япония	95	2,4	1,6	3,8	126,7	12,2	4,8	ДП
3952	Айдуз Аккикудза	Япония	105	1,7	3,0	5,1	170	9,2	4,5	ДП
4613	Waltham Butternut	США	95	3,0	1,5	4,5	150	11,5	4,5	ДП
4954	отбор из Early Butternut	КОС ВИР	96	3,4	1,6	5,4	180	14,5	4,5	КП
вр.к-2088	Палов-Каду	Таджикистан	104	1,7	3,3	5,9	196,7	9,1	4,0	ДП
	Янгарная	КОС ВИР	110	1,5	4,9	7,3	243,3	9,0	4,0	ДП
4235	образец	Аргентина	97	2,5	1,9	4,7	156,7	10,7	4,3	ДП
	Ореховый	Россия	90	4,2	1,2	5,0	166,7	10,2	4,0	ДП
4191	Арабатская	Крымская область	110	1,2	4,0	4,8	160	10,5	4,2	ДП
	КЛ 745	КОС ВИР	105	1,2	1,5	1,8	60	9,5	4,0	КУ
Кустовые линии КЛ (0,8–1,2 м) / Bushy lines (0.8–1.2 m)										
	КЛ 648	КОС ВИР	95	1,8	2,5	4,5	150	12,3	4,3	КУ
	КЛ 652	КОС ВИР	93	1,4	3,0	4,2	140	9,7	4,0	КУ
	КЛ 656	КОС ВИР	94	1,5	2,9	4,3	143,3	11,2	4,3	КУ
Короткоплетистые линии КПЛ (1,3–2,0 м) / Short-vined lines (1.3–2.0 m)										
	КПЛ 168	КОС ВИР	92	1,2	5,7	6,8	226,7	13,6	4,5	КП
	КПЛ 640	КОС ВИР	98	1,1	5,5	6,0	200	9,8	4,0	КП
	КПЛ 680	КОС ВИР	95	1,8	2,7	4,9	163,3	10,2	4,0	КП

Примечание: ДП – длинноплетистый; КП – короткоплетистый; КУ – кустовой; St – стандарт
 Note: ДП – long vined; КП – short-vined; КУ – bushy; St – reference (standard)

(содержание сухого вещества 14,5%, вкус 4,5 балла) короткоплетистая форма, образующая короткоцилиндрические плоды массой 1,5–1,8 кг. Мякоть плотно-хрустящая, ярко-оранжевая, сладкая.

Еще ранее, как отмечено, среди растений этого образца был обнаружен компактно-кустовой мутант с габитусом растения 0,8 м с мелкими шаровидно-сплюснутой формы плодами массой 0,9–1,5 кг. Содержание сухого вещества в плодах – на уровне 8,0–9,0%, вкус – 3,8–4,0 балла. Мутант служит важным источником в селекции кустовых сортов тыквы мускатной, пригодных для механизированного возделывания.

Из среднеранних и среднеспелых образцов (105–110 дней) высокая продуктивность (4,8–7,3 кг/раст.) в сочетании с хорошим качеством (содержание сухого вещества 9,0–10,5%, вкус 4,0–4,5 балла) отмечена в образцах: 'Айдзу-Аккикудза' (к-3952, Япония), 'Палов-каду' (вр.к-2088, Таджикистан), 'Янтарная' (КОС ВИР), позднеспелый; 'Арабатская' (к-4191, Крым) (рис. 3). Выделенные образцы по продуктивности превысили стандарт на 60–143,3%, а по качеству (содержание сухого вещества 9,0–10,5%, вкус 4,0–4,5 балла) были на уровне или близки к стандарту ('Мария'). Вышеперечисленные образцы достаточно устойчивы к болезням (мучнистая роса, бактериоз, вирусная мозаика), к стрессовым условиям жары и засухи и могут служить ценными источниками для селекции как раннеспелых, так и средне- и позднеспелых кустовых и короткоплетистых сортов.



Рис. 3. Сорт тыквы 'Арабатская' (фото А. Г. Елацковой)

Fig. 3. Pumpkin cv. 'Arabatskaya' (photo by A. G. Elatskova)

Интересные результаты получены при изучении гибридов от скрещивания разных по морфобиологическим признакам образцов коллекции, имеющих плетистый тип с кустовой формой. Скрещивания проводили с целью улучшения кустовой формы и выявления новых источников кустового и короткоплетистого типа. Для скрещивания использовали лучшие сорта отечественной и зарубежной селекции с разной длиной вегетационного периода: раннеспелые – 'Ореховый', 'Early Butternut' (к-017), образец из Аргентины (к-4235) и позднеспелый – 'Арабатская' (к-4191). При этом более продуктивные плетистые сорта использовали в качестве материнского, а кустовую форму – в качестве отцовского родителя.

Проведено изучение наследования формы (габитуса) растений у гибридов от скрещивания плетистых сортов с кустовой линией. Установлено, что у гибридов F_1 в начальный период вегетации (цветение и образование завязей) проявляется короткоплетистость – промежуточный характер наследования, а затем по мере роста пло-

дов плети удлиняются и растения становятся длинноплетистыми, то есть наблюдается смена доминирования. Анализ расщепления в F_2 показал следующее наследование признака: гибриды представляли сложные популяции и давали расщепление на кустовые (0,7–1,2 м), короткоплетистые (1,3–2,0 м), средне- (2,1–3,0 м) и длинноплетистые (более 3,0 м). Объединив плетистые типы (коротко, средне- и длинноплетистые) в один фенотип, можно утверждать, что кустовость близка к рецессивному характеру наследования. В F_2 происходит расщепление на плетистые и кустовые в приблизительном соотношении их фенотипических классов 3 : 1, что свидетельствует о моногенном характере расщепления.

В гибридных популяциях F_2 – F_3 Ореховый × Кл 745, Арабатская × Кл 745, к-4135 × Кл 745, Early Butternut × Кл 745 с применением инцухта и индивидуально-семейственного отбора выделены компактно-кустовые и короткоплетистые формы растений по важнейшим хозяйственно-полезным признакам (раннеспелость, продуктивность, качество, устойчивость). В F_3 они были достаточно однородны по признаку куста, но различались по форме, окраске фона и рисунку плода, толщине, окраске и структуре мякоти. В селекционном питомнике дана оценка гибридам F_3 по основным хозяйственно-полезным признакам, результаты которой представлены в таблице.

Путем самоопыления отобранных в поколениях F_3 – F_4 растений созданы селекционные линии с разнообраз-

ным проявлением морфобиологических и хозяйственных признаков. Они испытаны в контрольно-элитном питомнике в количестве 3–4 семей каждого гибрида с целью выявления лучших по комплексу признаков. Характеристика выравненных по габитусу растения и по признаку плода селекционных линий приведена ниже.

Кустовые линии КЛ (0,8–1,2 м)

Кустовая линия КЛ 648. Раннеспелая. Выделена у гибрида F_4 Early Butternut × КЛ 745. Образует округло-сплюснутые светло-коричневые плоды средней массой 2,5 кг; продуктивность растения – 4,5 кг. Мякоть оранжевая, плотная, толщиной 3,0–4,0 см, хорошего качества (содержание сухого вещества 12,3%, вкус 4,3 балла). Вегетационный период – 95 дней.

Кустовая линия КЛ 652 (рис. 4, а, б). Раннеспелая. Выделена у гибрида F_4 Ореховый × КЛ 745. Образует шаровидно-сплюснутые темно-кремовые с густо-оранжевой

плотной мякотью плоды средней массой 3,0 кг и продуктивностью 4,2 кг/раст., хорошего качества (содержание сухого вещества 9,7%, вкус 4,0 балла). Vegetационный период – 93 дня.

Кустовая линия КЛ 656. Раннеспелая, продуктивность – 4,3 кг/раст. Выделена у гибрида F₄ к-4235 × КЛ 745. Плоды укороченно-грушевидной формы, средней массой 2,9 кг и с ярко оранжево-красной плотно-хрустящей мякотью очень хорошего вкуса (содержание сухого вещества 11,2%, вкус 4,3 балла). Vegetационный период – 94 дня.

Наряду с кустовыми выделены короткоплетистые растения – 1,3–2,0 м, потенциал продуктивности которых не уступает длинноплетистым.

Короткоплетистые линии КПЛ (1,3–2,0 м)

КПЛ 168. Выделена в гибридной популяции от свободного опыления с кустовой линией КЛ 745. Растения образуют шаровидные и округло-овальные плоды сред-

ней массой 5,7 кг. Продуктивность растения – 6,8 кг. Отличается высоким качеством (содержание сухого вещества 13,6%, вкус 4,5 балла). Vegetационный период – 92 дня.

КПЛ 640. Выделена у гибрида F₄ Арабатская × КЛ 745. Образует короткоовальные и шаровидные слабосегментированные плоды с оранжево-желтым фоном, средней массой 5,5 кг и продуктивностью растения 6 кг. Мякоть ярко-оранжевая, толстая, плотная, хорошего качества (содержание сухого вещества 9,8%, вкус 4,0 балла). Vegetационный период – 98 дней. Обладает хорошей лежкостью. Устойчива к мучнистой росе и бактериозу, засухоустойчива (рис. 5).

КПЛ 680. Выделена у гибрида F₅ к-4235 × КЛ 745. Образует укороченно-грушевидные и шаровидно-сплюснутые буро-оранжевые плоды средней массой 2,7 кг. Продуктивность растения – 4,9 кг. Мякоть густо-оранжевая, толщиной 3–4 см, плотная, хрустящая, хорошего качества (содержание сухого вещества 10,2%, вкус 4,0 балла). Vegetационный период – 95 дней.



Рис. 4. Кустовая линия тыквы КЛ 652 селекции Кубанской опытной станции ВИР,

авторы: Г. А. Теханович, А. Г. Елацкова, Ю. А. Елацков;

а – внешний вид; б – плоды (фото А. Г. Елацковой)

Fig. 4. Bushy pumpkin line KL 652 bred at the Kuban Experiment Station of VIR,

authors: G. A. Tekhanovich, A. G. Elatskova, Yu. A. Elatskov;

a – the plant; б – fruits (photo by A. G. Elatskova)



Рис. 5. Короткоплетистая линия тыквы КПЛ 640 селекции Кубанской опытной станции ВИР,

авторы: Г. А. Теханович, А. Г. Елацкова, Ю. А. Елацков

(фото А. Г. Елацковой)

Fig. 5. Short-vined pumpkin line KPL 640 bred at the Kuban Experiment Station of VIR,

authors: G. A. Tekhanovich, A. G. Elatskova, Yu. A. Elatskov

(photo by A. G. Elatskova)

Выводы

1. В результате исследования среди образцов тыквы мускатной коллекции ВИР выделены новые источники раннеспелости, продуктивности, качества для перспективных направлений селекции: к-4205, к-3549, к-4613, к-4235, к-3952, к-4191, в.к-2088.

2. Изучено наследование формы (габитуса) растения у гибридов от скрещивания кустовой линии КЛ 745 с длинноплетистыми сортами, установлен моногенный характер наследования признака кустовости, определяемый рецессивным геном *bu* (*bush*).

Выделены перспективные кустовые линии (КЛ): КЛ 648, КЛ 652, КЛ 656 и короткоплетистые (КПЛ): КПЛ 168, КПЛ 640, КПЛ 680 для селекции раннеспелых кустовых и короткоплетистых сортов. Приведено их краткое описание.

Работа выполнена в рамках государственного задания согласно тематическому плану ВИР по проекту № 0662-2019-0003 «Генетические ресурсы овощных и бахчевых культур мировой коллекции ВИР: эффективные пути расширения разнообразия, раскрытия закономерностей наследственной изменчивости, использования адаптивного потенциала».

The research was performed within the framework of the State Task according to the theme plan of VIR, Project No. 0662-2019-003 "Genetic resources of vegetable and cucurbit crops in the VIR global collection: effective ways to expand their diversity, disclose the patterns of hereditary variability, and use their adaptive potential".

References / Литература

- Elatskova A.G. Diversity of the pumpkin collection and its hereditary potential. Results and prospects of breeding practice. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2019;180(2):77-82. [in Russian] (Елацкова А.Г. Разнообразие коллекции тыквы и ее наследственный потенциал. Результаты и перспективы селекции. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2019;180(2):77-82). DOI: 10.30901/2227-8834-2019-2-77-82
- Fursa T.B. (ed.). Breeding of cucurbit crops: guidelines (Seleksiya bakhchevykh kultur: metodicheskiye ukazaniya). Leningrad; VIR; 1988a. [in Russian] (Фурса Т.Б. Селекция бахчевых культур: методические указания / под ред. Т.Б. Фурсы. Ленинград; ВИР; 1988а).
- Fursa T.B., Filov A.I. Cucurbits (watermelon, pumpkin) (Tykvennye [arbuz, tykva]). In: Korovina O.N. (ed.). *Cultivated Flora of the USSR (Kulturnaya flora SSSR). Vol. XXI*. Moscow: Kolos; 1982. p.145-261. [in Russian] (Фурса Т.Б., Филов А.И. Тыквенные [арбуз, тыква] / под ред. Коровиной О.Н. В кн.: *Культурная флора СССР*. Т. XXI. Москва: Колос; 1982. С.145-261).
- Fursa T.B., Yuldasheva L.M., Malinina M.I. (comp.). Studying and maintenance of the cucurbitaceous crop collection: Guidelines (Izucheniye i podderzhaniye kolleksii bakhchevykh kultur. Metodicheskiye ukazaniya). Leningrad: VIR; 1988b. [in Russian] (Изучение и поддержание коллекции бахчевых культур: методические указания / сост. Т.Б. Фурса, Л.М. Юлдашева, М.И. Малинина. Ленинград: ВИР; 1988б).
- Pangalo K.I. Breeding of cucurbitaceous crops (Seleksiya bakhchevykh kultur). In: *Theoretical Principles of Plant Breeding. Vol. 3 (Teoreticheskiye osnovy seleksii. T. 3)*. Moscow; Leningrad; 1937. p.135-194. [in Russian] (Пангало К.И. Селекция бахчевых культур. В кн.: *Теоретические основы селекции растений. Т. 3*. Москва; Ленинград; 1937. С.135-194).
- Piskunova T.M. Studying the global collection of pumpkin, marrow, pattypan and crookneck squashes and its maintenance in viable conditions: (guidelines). St. Petersburg: VIR; 2020. [in Russian] (Пискунова Т.М. Изучение и поддержание в живом виде мировой коллекции тыквы, кабачка, патиссона, крукнека: (методические указания). Санкт-Петербург: ВИР; 2020). DOI: 10.30901/978-5-907145-21-4
- State Register for Selection Achievements Admitted for Usage (National List). Vol. 1 "Plant varieties" (official publication). Moscow; 2019. [in Russian] (Государственный реестр селекционных достижений, допущенных к использованию. Т. 1. «Сорта растений» (официальное издание). Москва; 2019).
- Tekhanovich G.A. Genetic potential of cucurbitaceous crops and its utilization in breeding (Geneticheskiy potentsial bakhchevykh kultur i ego ispolzovaniye v seleksii). In: *Cucurbit breeding and agricultural practice (Seleksiya i agrotekhnika bakhchevykh kultur). Collection of scientific papers for the 75th anniversary of Bykovskaya Cucurbit Breeding and Experiment Station*. Moscow; 2005. p.40-44. [in Russian] (Теханович Г.А. Генетический потенциал бахчевых культур и его использование в селекции. В кн.: *Селекция и агротехника бахчевых культур. Сборник научных трудов к 75-летию Быковской бахчевой селекционно-опытной станции*. Москва; 2005. С.40-44).

Прозрачность финансовой деятельности / The transparency of financial activities

Автор не имеет финансовой заинтересованности в представленных материалах или методах.

The author declares the absence of any financial interest in the materials or methods presented.

Для цитирования / How to cite this article

Елацкова А.Г. Выявление и создание исходного материала для селекции раннеспелых кустовых и короткоплетистых сортов мускатной тыквы (*Cucurbita moschata* Duch. ex Poir.). Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 2021;182(3):143-150. DOI: 10.30901/2227-8834-2021-3-143-150

Elatskova A.G. Identification and development of source material for breeding early bushy and short-vined cultivars of *Cucurbita moschata* Duch. ex Poir. Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding. 2021;182(3):143-150. DOI:10.30901/2227-8834-2021-3-143-150

Автор благодарит рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы / The author thanks the reviewers for their contribution to the peer review of this work

Дополнительная информация / Additional information

Полные данные этой статьи доступны / Extended data is available for this paper at <https://doi.org/10.30901/2227-8834-2021-3-143-150>

Мнение журнала нейтрально к изложенным материалам, авторам и их месту работы / The journal's opinion is neutral to the presented materials, the authors, and their employer

Автор одобрил рукопись / The author approved the manuscript

Конфликт интересов отсутствует / No conflict of interest

ORCID

Elatskova A.G. <https://orcid.org/0000-0001-9735-8700>

Анализ variability микросателлитных локусов сортов яблони селекции ВИР

DOI: 10.30901/2227-8834-2021-3-151-158

УДК 575.174.015.3:634.11

Поступление/Received: 25.02.2021

Принято/Accepted: 02.09.2021



А. В. ШЛЯВАС^{1*}, А. А. ТРИФОНОВА²,
И. С. ЧЕПИНОГА³, А. С. СИДНИН⁴, К. В. БОРИС²

¹ Федеральный исследовательский центр
Всероссийский институт генетических ресурсов
растений имени Н.И. Вавилова,
190000 Россия, г. Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44
* ✉ ann2668@yandex.ru

² Институт общей генетики имени Н. И. Вавилова
Российской академии наук,
119991 Россия, г. Москва, ул. Губкина, 3
✉ aichka89@mail.ru; docboris@mail.ru

³ Федеральный исследовательский центр
Всероссийский институт генетических ресурсов
растений имени Н.И. Вавилова,
Крымская опытно-селекционная станция ВИР
353384 Россия, Краснодарский край, г. Крымск,
ул. Вавилова, 12;
✉ kross67@mail.ru

⁴ Федеральный исследовательский центр
Всероссийский институт генетических ресурсов
растений имени Н.И. Вавилова, Волгоградская опытная
станция ВИР,
404160 Россия, Волгоградская обл., г. Краснослободск,
квартал Опытная станция ВИР, 30
✉ gnuvosvniir@yandex.ru

Microsatellite loci variability in apple cultivars developed at VIR

A. V. SHLYAVAS^{1*}, A. A. TRIFONOVA²,
I. S. CHEPINOGA³, A. S. SIDNIN⁴, K. V. BORIS²

¹ N.I. Vavilov All-Russian Institute
of Plant Genetic Resources,
42, 44 Bolshaya Morskaya Street,
St. Petersburg 190000, Russia
* ✉ ann2668@yandex.ru

² Vavilov Institute of General Genetics,
Russian Academy of Sciences,
3 Gubkina St., Moscow 119333, Russia
✉ aichka89@mail.ru; docboris@mail.ru

³ N.I. Vavilov All-Russian Institute
of Plant Genetic Resources,
Krymsk Experiment Breeding Station of VIR,
12 Vavilova St., Krymsk,
Krasnodar Territory 353384, Russia
✉ kross67@mail.ru

⁴ N.I. Vavilov All-Russian Institute
of Plant Genetic Resources,
Volgograd Experiment Station of VIR,
30 VIR Exp. Station Block,
Krasnoslobodsk 404160, Russia
✉ gnuvosvniir@yandex.ru

Актуальность. Микросателлитные (SSR) маркеры в настоящее время широко применяются как для исследования генетического разнообразия коллекций плодовых, в том числе яблони (*Malus × domestica* Borkh.), так и для генотипирования отдельных образцов. В крупнейшей в России коллекции яблони ВИР сохраняются сорта, созданные на пяти опытных станциях ВИР в разное время. Данные сорта ранее не изучались с использованием микросателлитных маркеров.

Материалы и методы. Изучено 35 сортов яблони селекции ВИР и четыре родительские формы с использованием набора из 10 SSR-маркеров (CH02c02b, CH03d01, CH01f03b, CH02d08, CH02c02a, CH05e03, CH02c09, CHVf1, CH01h01, COL). Фрагментный анализ проведен на ABI Prism 3130xl.

Результаты. У 35 сортов яблони селекции ВИР выявлено 97 аллелей по десяти изученным локусам. Количество аллелей на локус варьировало от 5 (CH02c02b) до 17 (CH02c02a). Частота уникальных аллелей составила 26,8%, редких аллелей – 12,4%. Уровень информативности маркеров варьировал от 0,49 (CH02c02b) до 0,91 (CH02c02a) при среднем значении 0,76. Показатели ожидаемой и наблюдаемой гетерозиготности для изученной выборки в среднем составили 0,79 и 0,56 соответственно. Кластерный анализ, проведенный по результатам исследования, не выявил четкого разделения сортов по месту происхождения, однако выявил дифференциацию согласно родовым.

Background. Microsatellite (SSR) markers are now widely used both for studying genetic diversity in fruit crop collections, including apple (*Malus × domestica* Borkh.), and for genotyping individual accessions. The apple collection held by VIR, being the largest in Russia, contains cultivars bred at five experiment stations of VIR. These cultivars not only meet the requirements of horticulture in the region of their origin, but also are interesting as sources of valuable traits for breeding programs. However, these cultivars have not previously been studied using microsatellite markers.

Materials and methods. A set of 10 SSR markers (CH02c02b, CH03d01, CH01f03b, CH02d08, CH02c02a, CH05e03, CH02c09, CHVf1, CH01h01, COL) was used for genotyping 35 apple cultivars developed at VIR and four parental forms. Fluorescently labeled PCR products were separated by capillary electrophoresis on ABI Prism 3130xl.

Results. In 35 apple cultivars from VIR, 97 alleles were identified at ten studied loci. The number of alleles per locus varied from 5 (CH02c02b) to 17 (CH02c02a). The frequency of unique alleles was 26,8%, with 12,4% for rare alleles. Polymorphism information content (PIC) values varied from 0,49 (CH02c02b) to 0,91 (CH02c02a) and averaged 0,76. Expected and observed heterozygosity levels averaged 0,79 and 0,56, respectively. Cluster analysis did not reveal a clear division of cultivars according to the place of origin (experiment stations of VIR), but revealed clustering according to pedigrees.

Заключение. Выявлен высокий уровень полиморфизма 35 сортов яблони селекции ВИР с использованием десяти SSR-маркеров. Данные об аллельном составе изученных сортов могут быть использованы для их идентификации и в дальнейшем для установления происхождения сортов с неизвестной родословной.

Ключевые слова: *Malus × domestica* Borkh., SSR-маркеры, генетическое разнообразие, генотипирование.

Conclusion. A high level of polymorphism was observed in 35 apple cultivars from VIR using ten SSR markers. The obtained data on the allelic composition of the studied cultivars can be used for their identification and contribute to more efficient collection management. Further studying and SSR genotyping of VIR's apple collection and comparison with the data obtained in the presented work can help to identify the origin of cultivars with unknown pedigrees.

Key words: *Malus × domestica* Borkh., SSR markers, genetic diversity, genotyping.

Введение

Коллекция яблони Всероссийского института генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова (ВИР) самая крупная в Российской Федерации и насчитывает более 3800 образцов, среди которых представлены виды рода *Malus* Mill., разновидности, формы, сорта отечественной и зарубежной селекции, староместные сорта, гибриды.

Сотрудниками опытных станций – филиалов ВИР, где поддерживается коллекция образцов яблони, в разные годы был создан ряд сортов с привлечением сохраняющихся в коллекции генотипов. Эти сорта соответствуют требованиям, которые предъявляет садоводство в регионе их создания. Кроме того, они интересны как источники ценных признаков для включения в селекционные программы. Так, сорта яблони селекции Крымской опытно-селекционной станции в настоящее время входят в районированный сортимент Северо-Кавказского региона России и являются хорошей альтернативой зарубежным сортам в промышленном плодоводстве. Их можно использовать и как источники высокой урожайности и устойчивости к основным грибным заболеваниям при создании новых сортов яблони (Eremin, 2008).

Современные подходы к сохранению и изучению генофонда плодовых культур включают в себя комплекс биометрических, биохимических и генетических методов. Сотрудниками опытных станций хорошо изучены морфологические и помологические признаки сортов яблони селекции ВИР. Следующий этап работы с данными сорта-

ми – изучение генетического разнообразия и создание генетических паспортов с использованием ДНК-маркеров.

Одним из часто используемых методов генотипирования сортов яблони, а также изучения их генетического разнообразия является метод SSR-(Simple Sequence Repeats)-маркирования, в основе которого лежит анализ вариабельности микросателлитных локусов генома. Поскольку на сегодняшний день для яблони известно значительное число микросателлитных маркеров с высоким уровнем полиморфизма (Liebhard et al., 2002; Silberberg-Dilworth et al., 2006), данный метод успешно использовался при изучении генетического разнообразия и для генотипирования отечественных (Suprun et al., 2015; Kulikov et al., 2018; Pikunova et al., 2018) и зарубежных сортов яблони (Lassois et al., 2016; Pereira-Lorenzo et al., 2017; Baric et al., 2020).

Цель исследования – SSR-генотипирование 35 сортов яблони селекции ВИР и оценка их генетического разнообразия.

Полученные результаты могут быть использованы для подтверждения соответствия сорту при размножении и администрировании коллекционных насаждений яблони, а также для уточнения родословных сортов.

Материалы и методы

Материалом для исследования послужили 35 сортов яблони (*Malus × domestica* Borkh.), созданных на пяти опытных станциях ВИР, и четыре родительские формы, использованные при создании ряда сортов (табл. 1).

Таблица 1. Сорта яблони, использованные для анализа

Table 1. The studied apple cultivars

Название сорта (синоним) / Cultivar (synonym)	Номер по каталогу ВИР / VIR catalogue number	Происхождение / Origin
Крымская опытно-селекционная станция ВИР (КОСС ВИР)		
Белое Солнце	44979	клон сорта Pristine
Лето Красное	44999	клон сорта Dayton
Лучистое	45000	клон сорта Sunrise
Щедрость	45373	клон сорта Williams Pride
Золотой Поток	44989	клон сорта GoldRush
Кубаночка	45349	клон сорта Enterprise

Таблица 1. Продолжение
Table 1. Continued

Название сорта (синоним) / Cultivar (synonym)	Номер по каталогу ВИР / VIR catalogue number	Происхождение / Origin
Волгоградская опытная станция ВИР (ВОС ВИР)		
Малыченковское (Молодежное)	27861	Voiken × Жигулевское
Нижеволжское (Ароматическое)	22345	сеянец сорта Пипинка Литовская от свободного опыления
Майкопская опытная станция ВИР (МОС ВИР)		
Звездное	29311	неизвестно, гибридный фонд МОС ВИР
Зимнее МОС ВИР	12912	сеянец сорта Bramtot от свободного опыления
Иван Мичурин	23836	Melba × Бессемянка Мичуринская
Красное Зимнее	17343	Ренет Симиренко × McIntosh
Красное Кавказское	15264	Пармен Золотой × McIntosh
Николай Вавилов	15268	неизвестно, гибридный фонд МОС ВИР
Ноябрьское	15269	неизвестно, гибридный фонд МОС ВИР
Осень	15270	неизвестно, гибридный фонд МОС ВИР
Пармен Февральский	15215	неизвестно, гибридный фонд МОС ВИР
Подарок Шунтука	12913	McIntosh × Ренет Симиренко
Превосходное Шунтукское	17373	неизвестно, гибридный фонд МОС ВИР
Ребристое Желтое	15258	неизвестно, гибридный фонд МОС ВИР
Ренет Шунтукский	12911	неизвестно, гибридный фонд МОС ВИР
Румяное Большое	15272	неизвестно, гибридный фонд МОС ВИР
Увлечение	23849	сеянец сорта Золотое Превосходное от свободного опыления
Профессор Грюнер	15271	неизвестно, гибридный фонд МОС ВИР
Среднеазиатская опытная станция ВИР* (СОС ВИР)		
Зеленка ВИРа	21714	неизвестно, гибридный фонд СОС ВИР
Ренет ВИРа	21754	неизвестно, гибридный фонд СОС ВИР
Павловская опытная станция ВИР** (ПОС ВИР)		
Кордоновка	800	сеянец сорта Бельфлер-китайка от свободного опыления
Кормай	28082	сеянец сорта Wealthy от опыления пыльцой южных сортов
Краснощекое	9227	сеянец сорта Бельфлер-китайка от свободного опыления
Ленинградская Зеленка	9224	сеянец сорта Бельфлер-китайка от свободного опыления
Ленинградский Синап	891	сеянец сорта Бельфлер-китайка от свободного опыления
Ленинградское Желтое	9223	сеянец сорта Бельфлер-китайка от свободного опыления
Любимица Тарасенко	914	сеянец сорта Бельфлер-китайка от свободного опыления
Новогоднее	1045	сеянец сорта Бельфлер-китайка от свободного опыления
Пашкевича Красное	1143	сеянец сорта Бельфлер-китайка от свободного опыления

Таблица 1. Окончание

Table 1. The end

Название сорта (синоним) / Cultivar (synonym)	Номер по каталогу ВИР / VIR catalogue number	Происхождение / Origin
Родительские формы		
Бельфлер-китайка	204	Бельфлер Желтый × Китайка Крупноплодная
Жигулевское	15369	Боровинка × Wagener
Ренет Симиренко	65	происхождение неизвестно
Wealthy	631	сеянец вишнеплодной сибирской яблони

* – опытная станция ВИР до 1991 г. (Ташкент, Узбекская ССР).

** – с 2015 г. научно-производственная база «Пушкинские и Павловские лаборатории ВИР»

* – an experiment station (branch) of VIR until 1991 (Tashkent, Uzbekistan)

** – since 2015, Pushkin and Pavlovsk Laboratories of VIR

ДНК выделяли из свежих молодых листьев с использованием набора ZR Plant/Seed DNA Mini Prep (Zymo Research) согласно инструкции производителя.

Для проведения работы были отобраны 10 SSR-маркеров: *CH02c02b*, *CH03d01*, *CH01f03b*, *CH02d08*, *CH02c02a*, *CH05e03*, *CH02c09*, *CHVf1*, *CH01h01* и *COL* (Gianfranceschi et al., 1998; Liebhard et al., 2002; Vinatzer et al., 2004). Амплификацию отобранных для анализа SSR-локусов проводили в термоциклере T100 Thermal Cycler (BioRad) с использованием реактивов производства «Диалат Лтд.» и праймеров производства ЗАО «Евроген» согласно условиям, описанным L. Gianfranceschi с соавторами (1998). Прямые праймеры содержали флуоресцентную метку (R6G, 6-FAM или TAMRA).

Фрагментный анализ проводили на автоматическом генетическом анализаторе ABI Prism 3130xl в ООО «Синтол». Полученные результаты анализировали с использованием программ Peak Scanner v1.0 и GeneMapper v4.1 (Thermo Fisher Scientific).

Расчет частот аллелей, числа уникальных (частота встречаемости не более 1%) и редких (частота встречаемости не более 5%) аллелей, а также значений показателей наблюдаемой (H_o) и ожидаемой (H_e) гетерозиготности проводили с использованием макроса для MS Excel GenAlEx6.41 (Peakall, Smouse, 2012). Значение информативности микросателлитного локуса – PIC (Polymorphism Information Content) определяли с помощью программы PICcalculator (Nagy et al., 2012).

Расчет коэффициента генетического сходства Дайса между образцами проводили с использованием программы PAST 3.16 (Hammer et al., 2001). На основе коэффициента Дайса был проведен кластерный анализ методом Neighbor-Joining (NJ) в программе MEGA X (Kumar et al., 2018).

Результаты и обсуждение

У 35 проанализированных сортов яблони селекции ВИР было выявлено 97 аллельных вариантов по десяти изученным локусам. Количество аллелей на локус варьировало от 5 (*CH02c02b*) до 17 (*CH02c02a*) и в среднем составило 9,7 (табл. 2).

В каждом из изученных локусов были идентифицированы уникальные аллели, а для локусов *COL* и *CH02c02a*

удалось выявить шесть и четыре уникальных аллельных варианта соответственно (см. табл. 2). Частота уникальных аллелей составила 26,8%, редких аллелей – 12,4%. Уникальные аллели выявлены у 13 (37,1%) изученных сортов, а больше всего таких аллелей отмечено для сортов 'Белое солнце' (5), 'Зимнее МОС ВИР' (3) и 'Ренет Шунтукский' (3). Каждый из исследованных сортов яблони характеризовался уникальным для данной выборки набором аллелей по всем десяти изученным локусам, которые могут быть использованы для их идентификации.

Уровень информативности использованных для анализа микросателлитных маркеров был довольно высоким: среднее значение показателя PIC составило 0,76 и варьировало от 0,49 (для локуса *CH02c02b*) до 0,91 (для локуса *CH02c02a*). Показатели ожидаемой и наблюдаемой гетерозиготности для изученной выборки в среднем составили 0,79 и 0,56 соответственно (см. табл. 2).

Сравнение полученных данных с результатами других исследований отечественного и зарубежного генофонда яблони подтверждает, что полиморфизм микросателлитных локусов сортов яблони селекции ВИР достаточно высок. Так, при исследовании полиморфизма 12 SSR-локусов 31 современного отечественного сорта яблони селекции Северо-Кавказского зонального научно-исследовательского института садоводства и виноградарства (СКЗНИИСиВ) и Всероссийского научно-исследовательского института селекции плодовых культур (ВНИИСПК) было выявлено 93 аллеля (7,75 аллелей на локус), показатель PIC в среднем составил 0,72, наблюдаемая и ожидаемая гетерозиготность – 0,78 и 0,75 соответственно (Suprun et al., 2015). Анализ 16 сортов яблони селекции Всероссийского селекционно-технологического института садоводства и питомниководства (ВСТИСП) по 10 SSR-локусам выявил 75 аллелей при среднем показателе информативности 0,72 и средних значениях $H_o = 0,838$ и $H_e = 0,752$ (Kulikov et al., 2018). В рамках масштабного исследования французской коллекции яблони для 1084 диплоидных генотипов с использованием 21 SSR-маркера найдены 410 аллелей, из них 228 редкие (55,6%), при средней информативности локуса 0,80 (Lassois et al., 2016). Анализ 737 генотипов яблони из испанской коллекции по 13 SSR-локусам позволил идентифицировать 242 аллеля (161 редкие), среднее значение

Таблица 2. Данные о полиморфизме SSR-локусов 35 сортов яблони селекции ВИР
Table 2. SSR loci polymorphism data for 35 apple cultivars developed at VIR

Лocus / Locus	Число аллелей* / Number of alleles	Диапазон размера фрагментов, пн / Fragment size range, bp	Число редких аллелей / Number of rare alleles	Число уникальных аллелей / Number of unique alleles	PIС	H _o	H _e
<i>CH02c02a</i>	17 (18)	132–233	3 (4)	4 (4)	0,91 (0,91)	0,66 (0,69)	0,92 (0,91)
<i>CH03d01</i>	9 (9)	87–112	0 (0)	2 (2)	0,76 (0,75)	0,17 (0,21)	0,78 (0,78)
<i>CH01f03b</i>	8 (8)	138–182	0 (0)	2 (2)	0,77 (0,77)	0,74 (0,77)	0,79 (0,79)
<i>CH02d08</i>	12 (12)	218–261	3 (2)	3 (3)	0,84 (0,83)	0,80 (0,79)	0,85 (0,85)
<i>CH02c02b</i>	5 (5)	76–125	0 (1)	2 (2)	0,49 (0,48)	0,34 (0,33)	0,58 (0,57)
<i>CH05e03</i>	10 (11)	158–202	3 (5)	3 (2)	0,74 (0,75)	0,43 (0,46)	0,77 (0,78)
<i>CH02c09</i>	9 (9)	236–260	1 (0)	1 (1)	0,84 (0,84)	0,60 (0,62)	0,86 (0,86)
<i>CHVf1</i>	7 (7)	135–174	1 (1)	1 (1)	0,72 (0,72)	0,69 (0,67)	0,75 (0,76)
<i>CH01h01</i>	8 (8)	113–131	0 (0)	2 (2)	0,77 (0,75)	0,69 (0,67)	0,79 (0,77)
<i>COL</i>	12 (12)	208–246	1 (1)	6 (6)	0,75 (0,71)	0,51 (0,49)	0,73 (0,73)
Всего	97 (99)	–	12 (14)	26 (25)	–	–	–
Среднее значение	9,7 (9,9)	–	1,2 (1,4)	2,6 (2,5)	0,76 (0,75)	0,56 (0,57)	0,79 (0,78)

* в скобках указаны показатели для всей изученной выборки (39 образцов)

PIС – информативность локуса; H_o – наблюдаемая гетерозиготность; H_e – ожидаемая гетерозиготность

* values for the entire analyzed set are parenthesized (39 accessions)

PIС – polymorphism information content; H_o – observed heterozygosity; H_e – expected heterozygosity

показателя ожидаемой гетерозиготности составило 0,81 (Pereira-Lorenzo et al., 2017). SSR-генотипирование 600 образцов яблони, включая диплоидные и триплоидные старые и современные сорта и подвои, по 14 микросателлитным локусам позволило выявить в среднем 19,4 аллеля на локус, при этом значение показателя информативности варьировало от 0,750 до 0,897, а среднее значение наблюдаемой гетерозиготности составило 0,84 (без локуса *COL*) (Baric et al., 2020).

Достаточно высокий уровень полиморфизма среди 35 сортов яблони селекции ВИР может быть связан с широким разнообразием исходного материала, использованного при их создании. Коллекция яблони ВИР крупнейшая в РФ, одна из крупнейших в мире и предоставляет большое разнообразие ценных сортов и форм для селекции. Для создания сортов изученной выборки был использован материал различного происхождения, включая как современные, так и стародавние отечественные и зарубежные сорта. Например, сорта Крымской опытно-селекционной станции являются почковыми мутантами сортов, созданных в 1990-е гг. в США и Канаде,

а для получения других сортов изученной выборки были использованы старые отечественные и зарубежные сорта ('Бельфлер-китайка', 'Бессемянка Мичуринская', 'Ренет Симиренко', 'McIntosh', 'Melba', 'Wealthy' и др.) (см. табл. 1). Кроме того, для яблони в целом отмечается высокий уровень гетерозиготности и полиморфизма генома, связанный со сложным гибридным происхождением данной культуры (Pease et al., 2019).

Для 39 изученных образцов, включавших сорта селекции ВИР и четыре родительские формы, были рассчитаны показатели коэффициента попарного генетического сходства Дайса, среднее значение которого составило 0,30. Максимальное сходство (0,88) было отмечено для сортов 'Ленинградская Зеленка' и 'Кордоновка' (ПОС ВИР). Также высокий уровень сходства отмечен между сортами 'Кордоновка' и 'Ленинградский Синап', 'Ленинградская Зеленка' и 'Ленинградский Синап' (0,77) (ПОС ВИР). Минимальный уровень сходства (0) выявлен для 12 пар сортов, которые полностью отличаются по аллельному составу. При этом 10 пар включают сорт 'Зимнее МОС ВИР'.

На основании полученных данных была построена дендрограмма, на которой исследуемые образцы яблоки образуют три основных кластера (рисунок). Первый кластер объединяет шесть сортов Павловской опытной станции, сорт селекции И. В. Мичурина 'Бельфлер-китайка', а отдельный подкластер формируют два сорта Майкопской опытной станции – 'Зимнее МОС ВИР', имевшие наи-

меньшие уровни сходства с другими и сорт 'Подарок Шунтука'. Второй кластер формируют девять сортов Майкопской и четыре сорта Крымской опытно-селекционной станции, а также сорт 'Краснощекое' Павловской опытной станции. Третий кластер включает 16 образцов, в том числе сорта Волгоградской, Среднеазиатской опытных станций, пять сортов Майкопской опытной станции и по

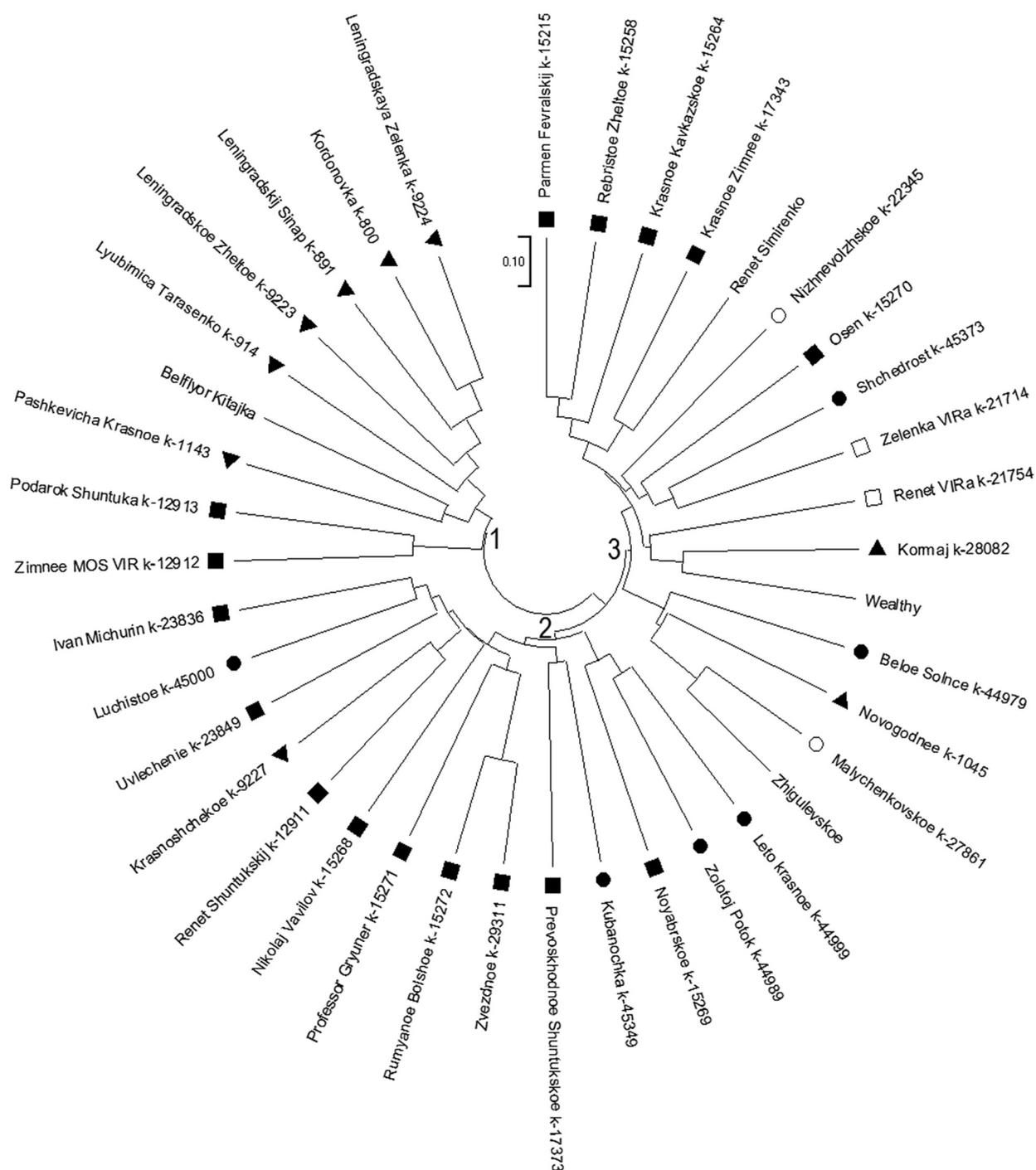


Рисунок. Дендрограмма, построенная по данным анализа полиморфизма микросателлитных локусов сортов яблоки методом Neighbor-Joining:

- – сорта Крымской опытной станции; ○ – сорта Волгоградской опытной станции; ■ – сорта Майкопской опытной станции; □ – сорта Среднеазиатской опытной станции; ▲ – сорта Павловской опытной станции

Figure. Dendrogram based on microsatellite loci polymorphism data of apple cultivars, constructed using the Neighbor-Joining method:

- – cultivars of Krymsk Experiment Breeding Station; ○ – cultivars of Volgograd Experiment Station; ■ – cultivars of Maikop Experiment Station; □ – cultivars of the former Central Asian Branch of VIR; ▲ – cultivars of Pavlovsk Experiment Station

два сорта Павловской и Крымской опытных станций. Кроме того, в данный кластер попадают сорта 'Жигулевское', 'Ренет Симиренко' и 'Wealthy' (см. рисунок).

Таким образом, кластеризации по месту происхождения сортов не наблюдалось, что может быть связано с разнообразием материала, использованного для их получения на опытных станциях ВИР.

В то же время наблюдалась кластеризация сортов по родословным, для подтверждения которых в анализ были взяты некоторые родительские формы (см. табл. 1). Так, сорт 'Жигулевское' кластеризуется вместе с сортом 'Мальченковское', сорт 'Ренет Симиренко' – с сортом 'Красное Зимнее', 'Wealthy' – с сортом 'Кормай' (см. рисунок).

Кроме того, совместно кластеризуются шесть сортов Павловской опытной станции: 'Кордоновка', 'Ленинградская Зеленка', 'Ленинградский Синап', 'Ленинградское Желтое', 'Любимица Тарасенко' и 'Пашкевича Красное' и сорт 'Бельфлер-китайка', от свободного опыления которого произошли вышеперечисленные сорта. Однако сорта 'Краснощекое' и 'Новогоднее', также полученные от свободного опыления сорта 'Бельфлер-китайка', на дендрогamme попадают в другие кластеры.

Для двенадцати изученных сортов селекции ВИР неизвестны родительские формы (см. табл. 1), поскольку коллективы авторов, создавших эти сорта, изначально не предоставили такой информации. Полученные данные по аллельному разнообразию SSR-локусов позволяют предположить общность происхождения некоторых сортов с неизвестной родословной, например 'Звездное' и 'Румяное Большое' селекции Майкопской опытной станции. Дальнейшее изучение образцов яблони из коллекции ВИР с использованием SSR-маркеров сможет позволить определить родословные этих сортов.

Заключение

Таким образом, впервые проведенное исследование генетического разнообразия сортов яблони селекции ВИР с использованием десяти микросателлитных маркеров позволило выявить достаточно высокий уровень их полиморфизма. Полученные данные об аллельном составе изученных сортов могут быть использованы для их идентификации, в том числе при работе с коллекцией (размножение, перезакладка, передача образцов). Дальнейшее изучение и SSR-генотипирование коллекции яблони ВИР и сравнение с полученными в представленной работе данными может позволить установить происхождение сортов, родительские формы которых неизвестны.

Работа выполнена в рамках государственного задания согласно бюджетным проектам ВИР по теме № 0662-2020-0004 «Коллекции ВИР вегетативно размножаемых культур (картофель, плодовые, ягодные, декоративные, виноград) и их диких родичей – изучение и рациональное использование» и при поддержке гранта РФФИ 17-29-08020.

The work was done within the framework of the State Task according to the theme plan of VIR, Project No. 0662-2019-0004 "Collections of vegetatively propagated crops (potato, fruit, berry and ornamental crops, grapes) and their relatives at VIR: studying and sustainable utilization", and supported by the grant from the Russian Foundation for Basic Research, No. 17-29-08020.

References / Литература

- Baric S., Storti A., Hofer M., Guerra W., Dalla Via J. Molecular genetic identification of apple cultivars based on microsatellite DNA analysis. I. The database of 600 validated profiles. *Erwerbsobstbau*. 2020;62(2):117-154. DOI: 10.1007/s10341-020-00483-0
- Eremin G.V. (ed.). Atlas of the best varieties of fruit and berry crops in Krasnodar Territory. Vol. 1. Apple tree (Atlas luchshikh sortov plodovykh i yagodnykh kultur Krasnodarskogo kraia. T. 1. Yablonya). Krasnodar; 2008. [in Russian] (Атлас лучших сортов плодовых и ягодных культур Краснодарского края. Т. 1. Яблоня / под ред. Г. В. Еремина. Краснодар; 2008).
- Gianfranceschi L., Seglias N., Tarchini R., Komjanc M., Gessler C. Simple sequence repeats for the genetic analysis of apple. *Theoretical and Applied Genetics*. 1998;96(8):1069-1076. DOI: 10.1007/s001220050841
- Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis. *Paleontologia Electronica*. 2001;4(1):9.
- Kulikov I.M., Kudryavtsev A.M., Marchenko L.A., Morozova N.G., Boris K.V., Trifonova A.A. et al. Polymorphism of microsatellite loci of apple varieties (*Malus domestica* Borkh.) of ARHIBAN contemporary breeding. *Horticulture and Viticulture*. 2018;(1):6-10. [in Russian] (Куликов И.М., Кудрявцев А.М., Марченко Л.А., Морозова Н.Г., Борис К.В., Трифонова А.А. и др. Полиморфизм микросателлитных локусов сортов яблони (*Malus domestica* Borkh.) современной селекции ФГБНУ ВСТИСП. *Садоводство и виноградарство*. 2018;(1):6-10). DOI: 10.25556/VSTISP.2018.1.10495
- Kumar S., Stecher G., Li M., Knyaz C., Tamura K. MEGA X: Molecular evolutionary genetics analysis across computing platforms. *Molecular Biology and Evolution*. 2018;35(6):1547-1549. DOI: 10.1093/molbev/msy096
- Lassois L., Denancé C., Ravon E., Guyader A., Guisnel R., Hibrand-Saint-Oyant L. et al. Genetic diversity, population structure, parentage analysis, and construction of core collections in the French apple germplasm based on SSR markers. *Plant Molecular Biology Reporter*. 2016;34(4):827-844. DOI: 10.1007/s11105-015-0966-7
- Liebhart R., Gianfranceschi L., Koller B., Ryde C.D., Tarchini R., Van De Weg E. et al. Development and characterization of 140 new microsatellites in apple (*Malus × domestica* Borkh.). *Molecular Breeding*. 2002;10(4):217-241. DOI: 10.1023/A:1020525906332
- Nagy S., Poczai P., Cernák I., Gorji A.M., Hegedüs G., Taller J. PICcalc: an online program to calculate polymorphic information content for molecular genetic studies. *Biochemical Genetics*. 2012;50(9-10):670-672. DOI: 10.1007/s10528-012-9509-1
- Peace C.P., Bianco L., Troglio M., Van De Weg E., Hovard N.P., Cornill A. et al. Apple whole genome sequences: recent advances and new prospects. *Horticulture Research*. 2019;6:59. DOI: 10.1038/s41438-019-0141-7
- Peakall R., Smouse P.E. GenALEx 6.5: Genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research – an update. *Bioinformatics*. 2012;28(19):2537-2539. DOI: 10.1093/bioinformatics/bts460
- Pereira-Lorenzo S., Urrestarazu J., Ramos-Cabrer A.M., Miranda C., Pina A., Dapena E. et al. Analysis of the genetic diversity and structure of the Spanish apple genetic resources suggests the existence of an Iberian gene pool. *Annals of Applied Biology*. 2017;171(3):424-440. DOI: 10.1111/aab.12385

Pikunova A.V., Sedov E.N., Gorbachova N.G., Dolzhikova M.A., Yanchuk T.V., Serova Z.M. et al. Microsatellite loci polymorphism of apple (*Malus domestica* Borkh.) genotypes with different ploidy level. *Russian Journal of Genetics*. 2018;54(4):442-450. DOI: 10.1134/S1022795418040129

Silfverberg-Dilworth E., Matasci C.L., Van de Weg W.E., Van Kaauwen M.P.W., Walser M., Kodde L.P. et al. Microsatellite markers spanning the apple (*Malus × domestica* Borkh.) genome. *Tree Genetics and Genomes*. 2006;2:202-224. DOI: 10.1007/s11295-006-0045-1

Suprun I.I., Ushakova Ya.V., Tokmakov S.V., Durel Ch.E., Denance C., Ul'yanovskaya E.V. Genetic diversity study of modern Russian apple (*Malus × domestica* Borkh.) cultivars by the SSR loci analysis. *Agricultural Bio-*

logy. 2015;50(1):37-45. [in Russian] (Супрун И.И., Ушакова Я.В., Токмаков С.В., Дюрель Ч.Э., Денанс К., Ульяновская Е.В. Изучение генетического разнообразия современных сортов яблони (*Malus × domestica* Borkh.) отечественной селекции с использованием микросателлитных локусов. *Сельскохозяйственная биология*. 2015;50(1):37-45). DOI: 10.15389/agrobiology.2015.1.37rus

Vinatzer B.A., Patocchi A., Tartarini S., Gianfranceschi L., Sansavini S., Gessler C. Isolation of two microsatellite markers from BAC clones of the *Vf* scab resistance region and molecular characterization of scab-resistant accessions in *Malus* germplasm. *Plant Breeding*. 2004;123(4):321-326. DOI: 10.1111/j.1439-0523.2004.00973.x

Прозрачность финансовой деятельности / The transparency of financial activities

Авторы не имеют финансовой заинтересованности в представленных материалах или методах.

The authors declare the absence of any financial interest in the materials or methods presented.

Для цитирования / How to cite this article

Шлявас А.В., Трифонова А.А., Чепинога И.С., Сиднин А.С., Борис К.В. Анализ вариабельности микросателлитных локусов сортов яблони селекции ВИР. Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 2021;182(3):151-158. DOI: 10.30901/2227-8834-2021-3-151-158

Shlyavas A.V., Trifonova A.A., Chepinoga I.S., Sidnin A.S., Boris K.V. Microsatellite loci variability in apple cultivars developed at VIR. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2021; 182(3):151-158. DOI: 10.30901/2227-8834-2021-3-151-158

Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы / The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work

Дополнительная информация / Additional information

Полные данные этой статьи доступны / Extended data is available for this paper at <https://doi.org/10.30901/2227-8834-2021-3-151-158>

Мнение журнала нейтрально к изложенным материалам, авторам и их месту работы / The journal's opinion is neutral to the presented materials, the authors, and their employer

Авторы одобрили рукопись / The authors approved the manuscript

Конфликт интересов отсутствует / No conflict of interest

ORCID

Shlyavas A.V. <https://orcid.org/0000-0002-8009-6780>

Trifonova A.A. <https://orcid.org/0000-0001-9618-5932>

Chepinoga I.S. <https://orcid.org/0000-0001-7215-9908>

Sidnin A.S. <https://orcid.org/0000-0001-6505-7372>

Boris K.V. <https://orcid.org/0000-0002-8479-4949>

Особенности антэкологии *Lonicera japonica* Thunb. в условиях юга Узбекистана

DOI: 10.30901/2227-8834-2021-3-159-166

УДК 581.41: 582.971.1: 581.145

Поступление/Received: 29.12.2020

Принято/Accepted: 02.09.2021

Х. К. ДЖУМАЕВ¹, К. Г. ТКАЧЕНКО^{2*}

¹ Термезский государственный университет,
190111 Узбекистан, г. Термез, ул. Баркамол Авлод, 43
✉ xudoyberdi-djumayev@mail.ru

² Ботанический институт им. В.Л. Комарова
Российской академии наук,
197376 Россия, г. Санкт-Петербург,
ул. Профессора Попова, 2

* ✉ kigatka@rambler.ru

Anthecological features of *Lonicera japonica* Thunb. in the environments of Southern Uzbekistan

KH. K. DJUMAYEV¹, K. G. TKACHENKO^{2*}

¹ Termez State University,
43 Barkamol Avlod St.,
Termez 190111, Uzbekistan
✉ xudoyberdi-djumayev@mail.ru

² Komarov Botanical Institute of the RAS,
2 Professora Popova Street,
St. Petersburg 197376, Russia

* ✉ kigatka@rambler.ru

Актуальность. Выявление эффектных многолетних декоративных лиан для городского озеленения городов имеет большое значение для современной урбанофлористики. Цель работы – изучить особенности цветения жимолости японской *Lonicera japonica* Thunb. **Материалы и методы.** Материалом явились растения *L. japonica*, растущей в условиях Южного Узбекистана. Наблюдения проводили в 2019, 2020 г. согласно общепринятым методикам.

Результаты и заключение. Соцветие *L. japonica* является полителическим, неограниченным диботрием, цветки расположены на боковых осях первого порядка. Цветки обоеполые, зигоморфные. Распускание цветков в соцветиях происходит акропетально. Период цветения в условиях Южного Узбекистана составляет почти 150–170 дней (с апреля и до конца августа). В цветках жимолости наблюдается диогогамия в виде протерандрии. Первой наступает мужская фаза цветения, которая начинается через 1,5–2,0 часа после раскрытия венчика. Заканчивается эта фаза усыханием тычинок. Спустя 36 часов после распускания цветка венчик становится желтым, и тычинки начинают усыхать. Это женская фаза. В течение следующих 84 часов столбик пестика начинает медленно усыхать, однако венчик цветка держится до 96 часов. Продолжительность женской фазы цветения составляет 60 часов. *L. japonica* представляет значительный интерес для вертикального озеленения населенных пунктов. Растения декоративны длительное время. Перспективно изучение этого вида как эфирномасличного растения, так как в нем содержится значительное количество гермакрена D.

Ключевые слова: жимолость, цветение, половые фазы цветения, декоративные, вертикальное озеленение.

Background. Identification of spectacular ornamental perennial lianas for urban landscaping in southern cities is important for modern urban greening programs. The aim of this work was to study flowering peculiarities of Japanese honeysuckle (*Lonicera japonica* Thunb.).

Materials and methods. The target material was honeysuckle plants growing in the environments of Southern Uzbekistan. Observations were conducted in 2019–2020 using conventional approaches.

Results and conclusion. The inflorescence of *L. japonica* is an open dibotryoid, with flowers arranged along the lateral axes of the first order. Flowers are bisexual, zygomorphic. Blossoming of flowers in inflorescences occurs acropetally. The flowering period is almost 150–170 days (starts in April and lasts until the end of August). Dichogamy in the form of proterandry is observed in honeysuckle flowers. The male flowering phase comes the first. It starts 1.5–2.0 hours after the opening of the corolla and ends with the drying of the stamens. The corolla turns yellow 36 hours after the blooming of the flower and the stamens begin to dry out. This is the female phase. Over the next 84 hours, the pistil begins to dry out slowly, but the corolla of the flower lasts up to 96 hours. The duration of the female flowering phase is 60 hours. *L. japonica* is of considerable interest for vertical landscaping of urban communities. Plants remain ornamental for a long time. Studying this species as an essential oil plant is promising, since it contains a significant amount of germacrene D.

Key words: honeysuckle, flowering, sexual phases of flowering, ornamental, vertical gardening.

Введение

Род *Lonicera* L. (сем. Caprifoliaceae Juss.) – жимолость – включает 103 вида (имеющие 287 синонимических названий) (The Plant List, 2013). Виды этого рода распространены во всех областях Северного полушария (умеренная зона Евразии и Северной Америки), единичные

виды отмечены для северной Африки. Основная же масса видов жимолости происходит родом из Гималаев и Восточной Азии. В России отмечено наличие 14 (15) видов, во флоре Узбекистана – 20 видов. Это преимущественно однодомные кустарники и/или лианы – от 15 см (карликовые виды) и достигающие 6 м высоты (Коропачинский, Vstovskaya, 2012).

Значительное число видов рода *Lonicera* выращивают достаточно широко как декоративные растения (из-за привлекательности в период цветения и плодоношения, изящества кроны и листьев как в период вегетации, так и осенней окраски) (Jefferson-Brown, 1999; Evtukhova, 2000; Abbs, 2003; Habarov et al., 2010; Zeng et al., 2017). На территории России несколько видов жимолости образуют съедобные плоды: *L. kamschatica* Pojark., *L. edulis* Turcz. [syn. *L. venulosa* subsp. *edulis* (Turcz. ex Freyn) Vorosch.], *L. turczaninovi* Pojark., *L. pallasii* Ledeb., *L. baltica* Pojark. [syn. *L. caerulea* subsp. *pallasii* (Ledeb.) Browicz]; *L. altaica* Pall. [syn. *L. caerulea* subsp. *altaica* (Pall.) Gladkova]. В мировой флоре видов со съедобными плодами больше, однако многие из них редкие как в природе, так и в культуре: *L. iliensis* Pojark.; *L. praeflorens* Batalin; *L. fragrantissima* Lindl. & J. Paxton; *L. gracilipes* Miq.; *L. standishii* Jacques; *L. utahensis* S. Watson; *L. griffithii* Hook. f. & Thomson (Svyazeva et al., 2011; Koropachinsky, Vstovskaya 2012; Sorokopudov, Kuklina, 2016). Многие виды рода *Lonicera* морозостойки, засухо- и солеустойчивы (Savushkina, Leonov, 2009). Это открывает большие перспективы для введения видов этого рода в качестве декоративных растений для озеленения городов и населенных пунктов, а также селекции новых сортов, дающих вкусные и полезные плоды. Некоторые виды жимолости в культуре достигают значительного возраста – до 150 лет (Firsov, Byalt, 2017; Firsov et al., 2017, 2018a, 2018b).

В традиционной китайской и народной медицине нашей страны используют цветки, свежесобранные ягоды *L. caprifolium* L., *L. japonica* Thunb. и *L. edulis*, готовят отвар из стеблей и настои листьев. Их применяют при гипертонии, гастритах и малокровии, при ранах, ожогах и язвах, при вирусных и бактериальных инфекциях. Показано, что экстракт листьев жимолости способствует детоксикации – очищает кожу, а также лимфу и кровь от вредных продуктов метаболизма, остатков тяжелых металлов и других токсинов. Препараты жимолости оказывают мочегонное, ранозаживляющее, обезболивающее и антисептическое действие; экстракты плодов и листьев применяют при приготовлении косметических средств (Kyosev, 2000; Gabibova, Asadulaev, 2008). В стеблях *L. japonica* содержатся сапонины, в листьях – танины, в цветках найден инозитол (циклогексан-1,2,3,4,5,6-гексол) (Schlotzhauer et al., 2002).

Некоторые особенности строения цветков и цветения синеплодных (съедобных) жимолостей отражены в работах М. Н. Плехановой (Mochalova, Plekhanova, 1986; Plekhanova, 1986; Plekhanova, Vishnyakova, 1986). Но для древесных лиан (жимолости каприфоль, японская) эти вопросы не освещены.

Цветки жимолости японской (*L. japonica*) являются привлекательными для множества экономически важных чешуекрылых – ночных бабочек (бражников). На разных фазах развития цветков (в течение первой ночи цветения и последующих 24 часов) в эфирном масле из них были идентифицированы летучие компоненты. Гермакрен D был основным компонентом во всех фазах цветения; линалоол и α -фарнезен появлялись в высоких концентрациях в только что открытых цветках и цветущих первые сутки, но их содержание было значительно снижено в ночные часы. Ночью цветки содержали значительное количество эфирного масла (до 0,7%), в составе которого идентифицированы фенилпропаноидные соединения, а также обнаружены сесквитерпеновый углеводород (гермакрен D) и сесквитерпеновые спирты: фарнезол, неролидол, α -кадиол

и линалоол (Schlotzhauer et al., 2002; Iliş et al., 2014; Boyarskikh, 2017). Эфирные масла с высоким содержанием гермакрена D показывают выраженную антиоксидантную активность (Sarikurkcu et al., 2016). Эфирное масло этого вида, придающее цветкам душистый запах, можно использовать в ароматерапии (Iliş et al., 2014). Установлено противораковое и антиангиогенное действие экстрактов из *L. caprifolium* (Turgut et al., 2016). Последние публикации показывают перспективы использования эфирного масла этого вида, содержащего в составе еще и пачулевый спирт, в качестве инсектицида и/или репеллента против разных видов москитов, преимущественно против комаров (Muturi et al., 2019). Плоды съедобного вида *L. caerulea* L. содержат витамины С, К и Р-активные вещества (Boyarskikh, 2017).

Публикаций о подробностях цветения и смены половых фаз у цветков *L. japonica* нет.

Цель работы – изучить особенности антокологии (длительности половых фаз цветка и суточную динамику цветения) *L. japonica*.

Материал и методы

При определении пола цветков принята терминология А. М. Негруль (Negrul, 1935), З. Т. Артюшенко и Ал. А. Фёдорова (Artyushenko, Fedorov, 1979).

L. japonica – вьющийся кустарниковый вид, в условиях Узбекистана – зимнезеленый, достигающий 4–6 м в высоту (рис. 1).

Результаты и их обсуждение

Листья у *L. japonica* простые, без прилистников. Листовые пластинки продолговато-яйцевидные, на верхушке остроконечные, по краю цельные, в основании округлые, сверху темно-зеленые, снизу светло-зеленые, жилкование перисто-сетчатое, листорасположение супротивное. Нижние листья (4,5–6,5 см дл. и 2,5–4,0 см шир.) короткочерешковые (0,9–1,3 см), верхние (1,8–2,5 см дл. и 1,5–2,0 см шир.) сидячие, самые верхние – 1,2–1,5 см дл. и 1,0–1,5 см шир.; в пазухах последних расположены цветки.

Соцветие *L. japonica* – сложная кисть. Из пазух листьев отходят боковые оси первого порядка. Каждая ось заканчивается двумя цветками. Соцветия этого вида жимолости являются сложными ботрионидными, типа «сложная кисть» (рис. 1, 2) (Artyushenko, Fedorov, 1979). При этом соцветие *L. japonica* является полителическим, неограниченным диботрием, цветки расположены на боковых осях первого порядка. Цветки (вместе с длиной пестика достигают 5,5–6,0 см дл.) имеют короткие цветоножки (2,5–3,0 мм дл.), которые являются боковыми осями второго порядка (см. рис. 2, Б). На месте прикрепления цветков к осям первого порядка имеются прицветники длиной 1,5–1,7 см и шириной 0,8–0,9 см (с короткими черешками длиной 0,3–0,4 см).

Цветки обоопольные, зигоморфные (рис. 3). Чашечек – 5, они мелкие, 0,2–0,3 см дл. Из слабо развитой чашечки выходит венчик, на конце разделенный на пять долей, лепестков в верхней губе четыре, в нижней – один. Венчики (3,5–3,8 см дл.) с начала цветения белые, позже желтеющие, с трубкой (2,8–3,0 см дл.), душистые (особенно аромат цветов усиливается в вечернее и ночное время). Тычинок – 5 (2,5–3,0 см дл.), они прикреплены к зеву венчика и равны отгибу, голые. Длина столбика – 5,3–5,5 см. Рыльце трехраздельное и располагается над пыльника-

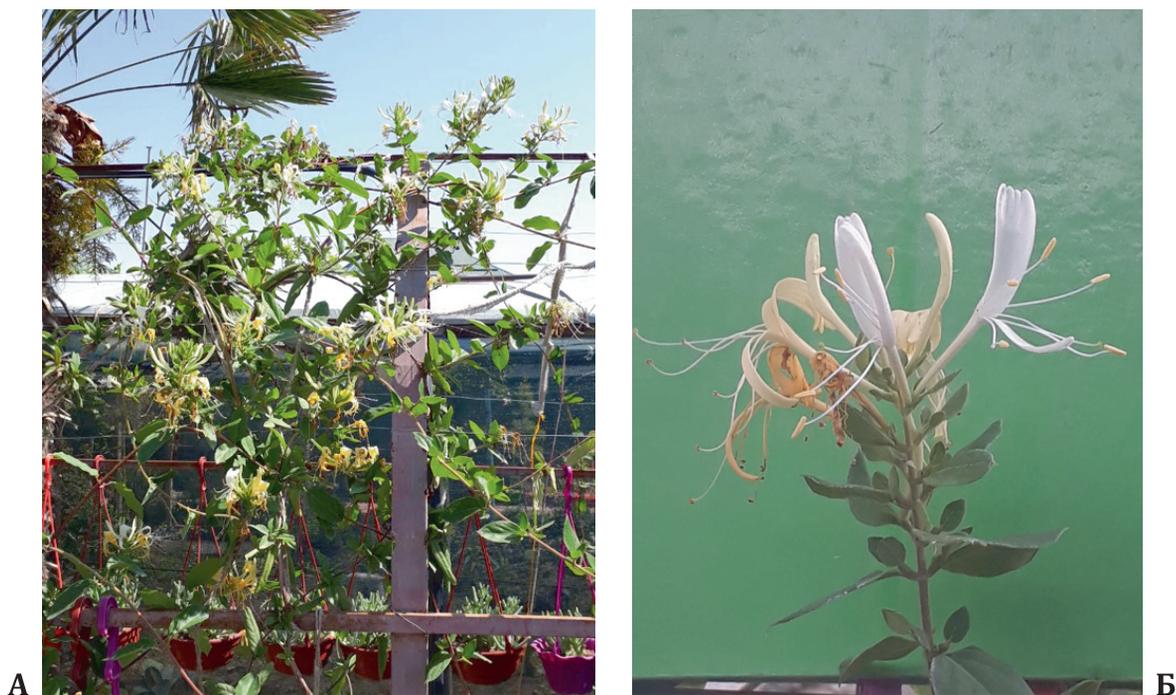


Рис. 1. Цветение *Lonicera japonica* Thunb.:
 А – общий вид растения, Б – соцветие
 (фото Х. К. Джумаева; Термез, Узбекистан, 2020 г.)
Fig. 1. Flowering of *Lonicera japonica* Thunb.:
 А – general view of the plant, Б – inflorescence
 (photo by Kh. K. Dzhumaev; Termez, Uzbekistan, 2020)

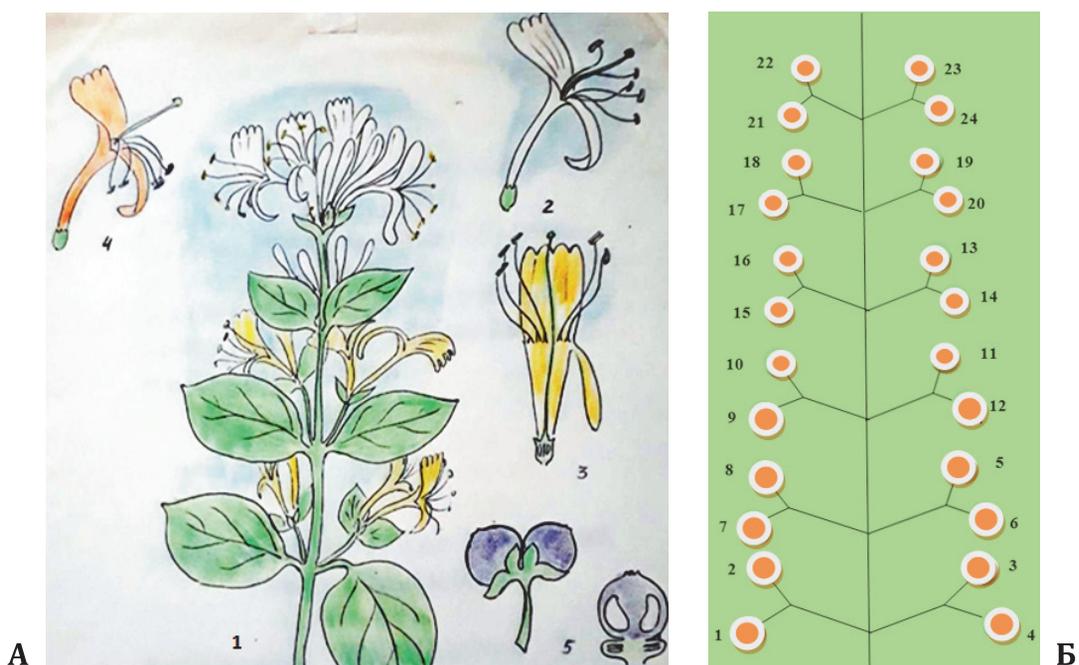


Рис. 2. Схема генеративного побега *Lonicera japonica* Thunb.
 А: 1 – цветущий побег; 2 – начало мужской фазы цветения; 3 – поперечный срез цветка;
 4 – женская фаза цветения; 5 – плоды
 Б: схема распускания цветков в соцветии (схема авторов)
Fig. 2. Scheme of the generative shoot of *Lonicera japonica* Thunb.
 А: 1 – flowering shoot; 2 – beginning of the male flowering phase; 3 – the transverse cut of the flower;
 4 – female flowering phase; 5 – fruits
 Б: scheme of blooming flowers in an inflorescence (the authors' scheme)

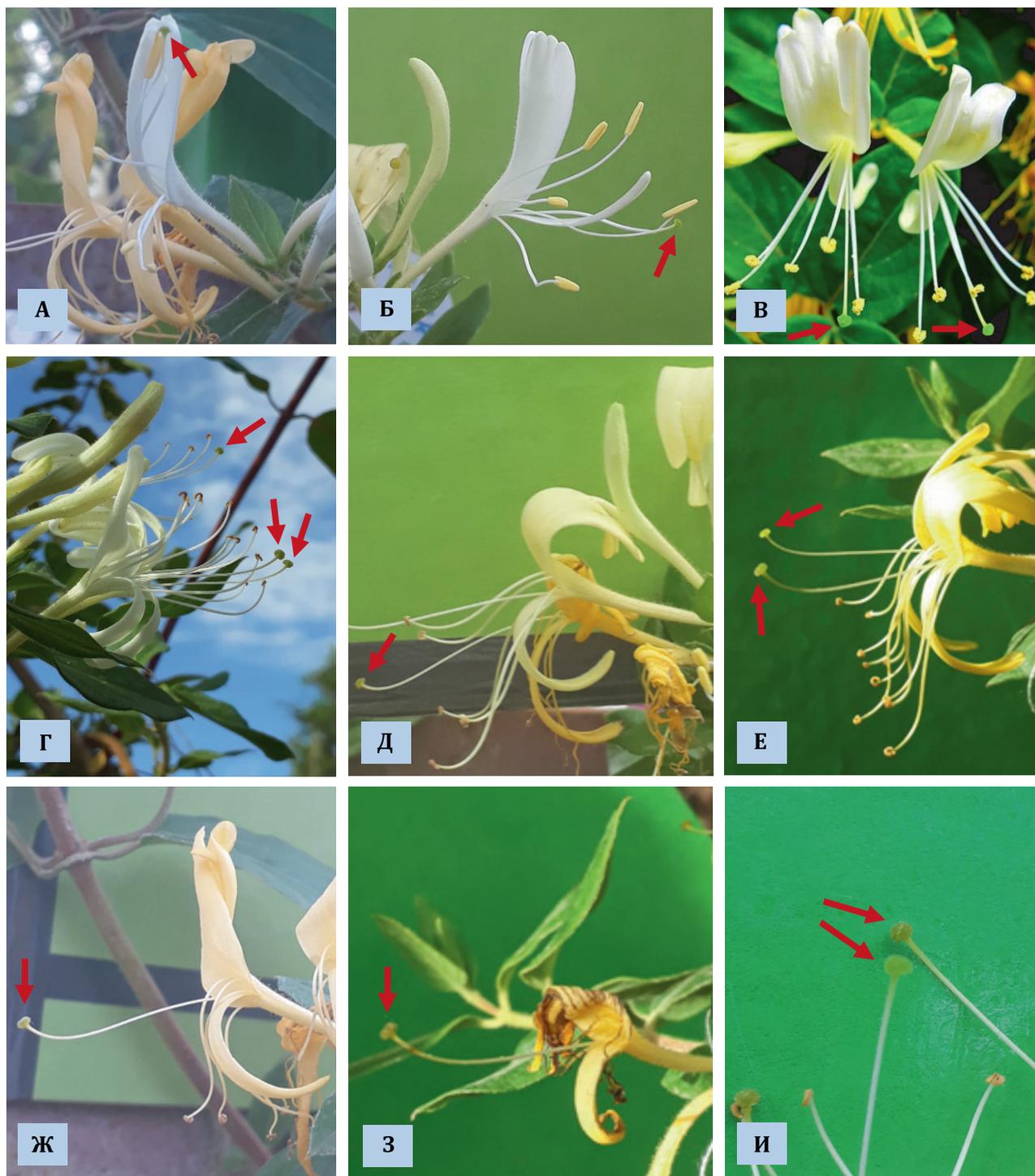


Рис. 3. Фазы цветения *Lonicera japonica* Thunb. (Термез, Узбекистан, 2020):

А – раскрывающийся цветок (14.05.2020 г., 18:00);
 мужская фаза цветения: Б – через 2 ч (14.05.20, 20:00), В – через 10 ч (15.05.20, 04:00),
 Г – через 12 ч (15.05.20, 06:00), Д – через 24 ч (15.05.20, 18:00);
 Е – женская фаза: через 36 ч (16.05.20, 06:00), Ж – через 48 ч (16.05.20, 18:00), З – через 84 ч (18.05.20, 06:00);
 И – изменения цвета рыльца (мужская фаза и женская фаза; стрелкой отмечено рыльце)
 (фото Х. К. Джумаева)

Fig. 3. Flowering phases of *Lonicera japonica* Thunb. (Termez, Uzbekistan, 2020):

А – an opening flower (05/14/2020, 18:00);
 male flowering phase: Б – after 2 hours (05/14/20, 20:00), В – after 10 hours (05/15/20, 04:00),
 Г – after 12 hours (05/15/20, 06:00), Д – after 24 hours (05/15/20, 18:00);
 Е – female phase: after 36 hours (05/16/20, 06:00),
 Ж – after 48 hours (05/16/20, 18:00), З – after 84 hours (05/18/20, 06:00);
 И – changes in the color of the stigma (male phase and female phase; the arrow marks the stigma)
 (photo by Kh. K. Dzhusmaev)

ми. Плоды темно-синего цвета, 6–8 мм длиной, внутри мякоти находятся мелкие коричневые семена.

По нашим наблюдениям, в условиях южного Узбекистана вегетативный период растения начинается в последней декаде февраля – в первой декаде марта и продолжается до ноября месяца (период активной вегетации составляет 275 ± 5 дней) (рис. 4). Жимолость японская является зимнезеленым растением и зимой не сбрасывает листья. В фазу бутонизации жимолость вступает в конце апреля, начало цветения отмечается в первой декаде мая, конец цветения – во второй половине августа. Массовое цветение приходится на май-июнь. Плоды начинают созревать в сентябре-октябре, полное созревание плодов продолжается до конца ноября. В условиях Санкт-Петербурга в открытом грунте не зимостойка. Неоднократно были попытки введения этого вида в культуру, но через несколько лет растения выпадали.

Схема распускания цветков в соцветиях одного побега показана на рисунке 2, Б. Распускание цветков в соце-

втиях происходит акропетально – цветение идет снизу вверх: первыми распускаются все цветки (четыре цветка) нижнего яруса поочередно, расположенные супротивно, а затем последовательно распускаются цветки следующих верхних ярусов.

Распускание цветков *L. japonica* начинается в 18 часов и продолжается до 24 часов ночи. В это время усиливается аромат цветков: он сильнее, чем днем. Этот аромат привлекает насекомых-опылителей, как дневных – *Hemaris fuciformis* (Linnaeus, 1758), но в большей степени ночных бабочек-бражников из родов *Macroglossa* и *Sphinx* (семейство Бражники, Sphingidae) с очень длинными хоботками. Этому виду жимолости свойственна фаленофилия, или сфингофилия. Основная масса (42%) цветков распускается к 22 часам, при температуре ночного воздуха (для условий южного Узбекистана) $+34^{\circ}\text{C}$ и относительной влажности воздуха 42%. Таким образом, цветки жимолости японской характеризуются вечерним типом распускания, которое продолжается 6 часов (рис. 5).

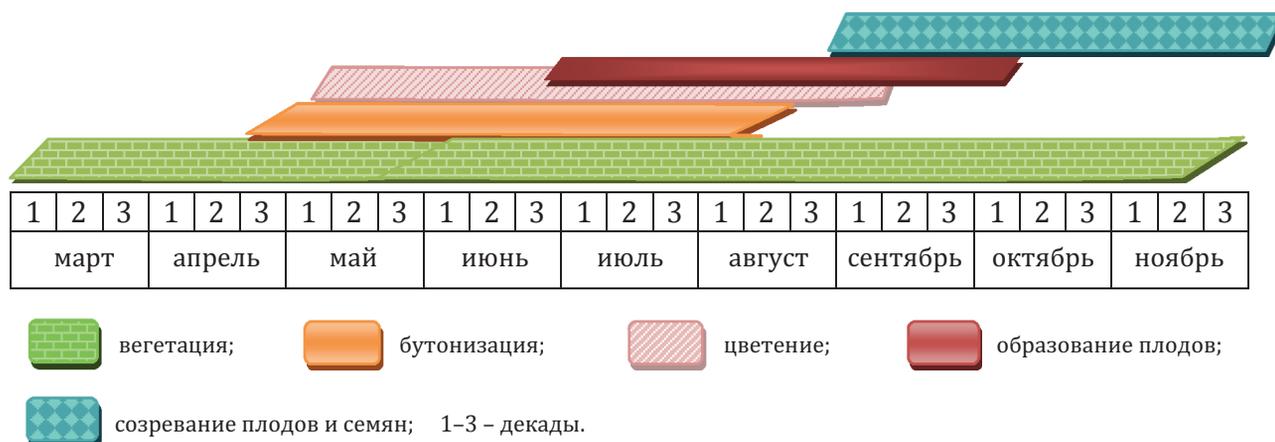


Рис. 4. Феноспектры *Lonicera japonica* Thunb., выращенного в условиях Термеза (Узбекистан, 2020)

Fig. 4. Phenological spectra of *Lonicera japonica* Thunb. grown under the conditions of Termez, Uzbekistan (2020)

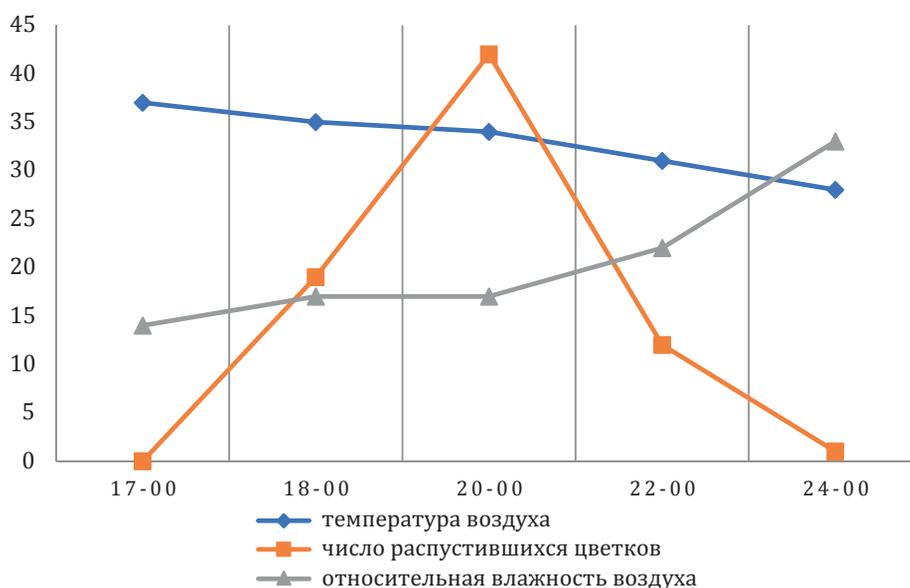


Рис. 5. Динамика распускание цветков *Lonicera japonica* Thunb. (Термез, Узбекистан, 2020) (по оси ординат – число распустившихся цветков, по оси абсцисс – время суток)

Fig. 5. Blooming dynamics of *Lonicera japonica* Thunb. (Termez, Uzbekistan, 2020) (the Y axis shows the number of blossoming flowers, and the X axis shows the time of the day)

Длительность цветения каждого цветка составляет 1,5–2,0 дня (42–48 ч). Длительность цветения одного цветоносного побега – 35–40 дней, продолжительность цветения одной особи в условиях юга Узбекистана составляет обычно 5, а в редкие годы – до 6 месяцев. В период цветения цветков самых верхних ярусов в нижних частях соцветия происходит образование и созревание плодов.

В цветках жимолости наблюдается диогогамия в виде протерандрии. Первой наступает мужская фаза цветения, которая начинается через 1,5–2,0 часа после раскрытия венчика (пыльники начинают растрескиваться и активно распространять пыльцу); заканчивается эта фаза усыханием тычинок. Мужская фаза цветения продолжается до 10–12 часов. Видимо, за ночь ночные бабочки уносят всю пыльцу, и пыльники становятся меньше по размеру. Но все же некоторое количество пыльцы в пыльниках остается, и тычинки продолжают функционировать до 24 часов после распускания цветка, затем медленно изгибаются вниз и засыхают.

Венчики цветков от момента начала цветения и в течение первых суток имеют беловатый оттенок, затем становятся желтыми (с момента начала женской фазы цветения). Причем желтые цветки источают более сильный аромат, чем белые.

В период распускания венчиков тычинки и пестики находятся под верхней губой, после вскрытия венчика они начинают распрямляться, выдаваясь из зева венчика почти на одинаковом расстоянии (см. рис. 3, А); при этом пестики (рыльца) и тычинки (пыльники) обращены вверх. В момент распускания цветка столбик пестика находится чуть ниже тычинок (см. рис. 3, Б). Но через 10–12 часов после цветения столбик пестика начинает возвышаться над тычинками сначала на 9 мм, а во 2-й день цветения до 18 мм (см. рис. 3, Г, Д, Е, Ж, З). Рыльца становится не только выше, но и длиннее тычинок, в то же время длина рыльца достигает до 5,5 см и становится длиннее тычинок на 5–7 мм (в мужской фазе цветения их длина составляла 4,6–4,7 мм). Это свидетельствует о наличии явления геркогамии в цветке, которое способствует перекрестному опылению. Но в промежутке времени цветения с 12 до 24 часов обнаруживается совмещение двух фаз: в этот период в цветке может произойти самоопыление. Видимо, для цветков *L. japonica* характерно и самоопыление – в виде автогамии или даже гейтоногамии.

В момент распускания цветка лопасти рыльца зеленые, через 24 часа, когда тычинки начинают изгибаться вниз и удаляться от столбика, цвет рыльца меняется от зеленого до светло-зеленого (или даже до светло-желтого), а цвет венчика меняется от белого до светло-желтого и переходит в желтый. Лопасты рыльца становятся липкими и ярко-блестящими из-за выделения жидкости, что свидетельствует о готовности их к опылению. С этого момента в цветке начинается женская фаза цветения.

Спустя 36 часов после распускания цветка венчик становится желтым и тычинки начинают усыхать, а женская фаза цветения продолжается. В течение следующих 84 часов столбик пестика начинает медленно усыхать, однако венчик цветка держится до 96 часов. Таким образом, продолжительность женской фазы цветения составляет 60 часов, а продолжительность цветения одного цветка – 96 часов.

Плодоношение растений *L. japonica* происходит в той же последовательности, что и цветение – акропетально.

Для сравнения: в условиях горного Дагестана основные фазы цветения *L. caprifolium* совпадают с таковыми у *L. japonica* для условий Узбекистана. Однако период вегетации жимолости каприфоль в Дагестане несколько короче и составляет 218–220 дней. Цветение начинается во второй декаде мая и продолжается до конца июня, плоды созревают в конце июля. Всхожесть семян собственной репродукции достигает 54%, всходы появляются на 25–30-й день после посева (Gabibova, Asadulaev, 2008).

Выводы

– *Lonicera japonica* Thunb. представляет значительный интерес для вертикального озеленения населенных пунктов южного Узбекистана как новое перспективное декоративное растение. Растения декоративны до 9 месяцев. Период цветения длится около 5 месяцев.

– Перспективно изучение этого вида как эфирномасличного растения, так как в эфирном масле цветков содержится значительное количество гермакрена D.

– Данные по изучению цветения, опыления и смены генеративных фаз цветения жимолости японской, полученные в условиях юга Узбекистана, можно использовать в исследованиях других видов этого рода.

References / Литература

- Abbs B. Choosing and using climbing plants: Enhance your garden with climbers. London: New Holland Publishers Ltd.; 2003.
- Artyushenko Z.T., Fedorov A.I.A. Atlas of descriptive morphology of higher plants: Inflorescence (Atlas po opisatel'noy morfologii vysshikh rasteniy. Sotsvetiye). Leningrad: Nauka; 1979. [in Russian] (Артюшенко З.Т., Фёдоров Ал.А. Атлас по описательной морфологии высших растений: Соцветие. Ленинград: Наука; 1979).
- Boyarskikh I.G. Features of *Lonicera caerulea* L. reproductive biology. *Agricultural Biology*. 2017;52(1):200-210. [in Russian] (Боярских И.Г. Особенности репродуктивной биологии жимолости синей *Lonicera caerulea* L. *Сельскохозяйственная биология*. 2017;52(1):200-210). DOI: 10.15389/agrobiology.2017.1.200rus
- Evtukhova O.M., Teplyuk N.Yu., Leontiev V.M., Ivanova G.V. The content of bioactive compounds in the fruits of viburnum and honeysuckle growing in Krasnoyarsk Territory (Soderzhaniye biologicheskii aktivnykh soyedineniy v plodakh kaliny i zhinolosti, proizrastayushchikh v Krasnoyarskom krae). *Chemistry of Plant Raw Materials*. 2000;(1):77-79. [in Russian] (Евтухова О.М., Теплюк Н.Ю., Леонтьев В.М., Иванова Г.В. Содержание биологически активных соединений в плодах калины и жимолости, произрастающих в Красноярском крае. *Химия растительного сырья*. 2000;(1):77-79).
- Firsov G.A., Byalt A.V. *Lonicera* L. genus at the Peter the Great Botanical Garden. *Hortus botanicus*. 2017;12:313-331. [in Russian] (Фирсов Г.А., Бялт А.В. Род *Lonicera* L. в Ботаническом саду Петра Великого. *Hortus botanicus*. 2017;12:313-331).
- Firsov G.A., Byalt A.V., Tkachenko K.G. *Lonicera maackii* (Rupr.) Maxim. (Caprifoliaceae) at Peter the Great Botanical Garden (Saint-Petersburg, Russia). *Izvestiya Sankt-Peterburgskoy lesotekhnicheskoy akademii = Bulletin of St. Petersburg Forestry Academy*. 2018a;(224):91-102. [in Russian] (Фирсов Г.А., Бялт А.В., Ткаченко К.Г. *Lonicera maackii* (Rupr.) Maxim. (Caprifoliaceae) в Бота-

- ническом саду Петра Великого в Санкт-Петербурге. *Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии*. 2018a;(224):91-102). DOI: 10.21266/2079-4304.2018.224.91-102
- Firsov G.A., Vyalt A.V., Tkachenko K.G. Winter hardiness and prospects of cultivation of *Lonicera chamissoi* Bunge ex P. Kirillow (Caprifoliaceae) at the Saint-Petersburg in conditions of the climate change. *Izvestiya Sankt-Petersburgskoy lesotekhnicheskoy akademii = Bulletin of St. Petersburg Forestry Academy*. 2018b;(224):103-118. [in Russian] (Фирсов Г.А., Бялт А.В., Ткаченко К.Г. Зимостойкость и перспективы размножения жимолости Шамиссо (*Lonicera chamissoi* Bunge ex P. Kirillow, Caprifoliaceae) в Санкт-Петербурге в условиях потепления климата. *Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии*. 2018b;(224):103-118). DOI: 10.21266/2079-4304.2018.224.103-118
- Firsov G.A., Volchanskaya A.V., Tkachenko K.G. Tolmachev's honeysuckle (*Lonicera tolmachevii* Pojark., Caprifoliaceae) in Saint Petersburg. *Hortus botanicus*. 2017;12:332-338. [in Russian] (Фирсов Г.А., Волчанская А.В., Ткаченко К.Г. Жимолость Толмачёва (*Lonicera tolmachevii* Pojark., Caprifoliaceae) в Санкт-Петербурге. *Hortus botanicus*. 2017;12:332-338. DOI: 10.15393/j4.art.2017.4663
- Gabibova A.R., Asadulaev Z.M. Main results of the introduction of *Lonicera* L. spp. in the mountain botanical garden (Osnovnye itogi introduktsii vidov roda *Lonicera* L. v gornom botanicheskom sadu). In: *Proceedings of the Dagestan Branch of the Russian Botanical Society. Issue 1 (Trudy Dagestanskogo otdeleniya Russkogo botanicheskogo obshchestva. Vypusk 1)*. Makhachkala; 2008. p.63-67. [in Russian] (Габибова А.Р., Асадулаев З.М. Основные итоги интродукции видов рода *Lonicera* L. в горном ботаническом саду. В кн.: *Труды Дагестанского отделения Русского ботанического общества. Выпуск 1*. Махачкала; 2008. С.63-67).
- Habarov S.N., Hohryakova L.A., Kanarskiy A.A., Savinkova N.V. Honeysuckle – a promising commercial crop in Siberia. *Achievements of Science and Technology of AIC*. 2010;(5):35-37. [in Russian] (Хабаров С.Н., Хохрякова Л.А., Канарский А.А., Савинкова Н.В. Жимолость – перспективная промышленная культура Сибири. *Достижения науки и техники АПК*. 2010;(5):35-37).
- Ilieş D.C., Rădulescu V., Duţu L. Volatile constituents from the flowers of two species of honeysuckle (*Lonicera japonica* and *Lonicera caprifolium*). *Farmacia*. 2014;62(1):194-201.
- Jefferson-Brown M.J. *Ramblers, scramblers and twiners: High-performance climbing plants and wall shrubs*. Exeter: David & Charles Ltd.; 1999.
- Koropachinsky I.Yu., Vstovskaya T.N. Woody plants of Asian Russia (Drevesnye rasteniya Aziatskoy Rossii). Novosibirsk: Geo; 2012. [in Russian] (Коропачинский И.Ю., Встовская Т.Н. Древесные растения Азиатской России. Новосибирск: Гео; 2012).
- Kyosev P.A. Complete reference book of medicinal plants (Polny spravochnik lekarstvennykh raseny). Moscow: Eksmo; 2000. [in Russian] (Кьюсев П.А. Полный справочник лекарственных растений. Москва: Эксмо; 2000).
- Mochalova O.V., Plekhanova M.N. On the ploidy of honeysuckle species of the subsection Caeruleae Rehd. *Bulletin of Applied Botany, Genetics and Plant Breeding*. 1986;106:76-79. [in Russian] (Мочалова О.В., Плеханова М.Н. К вопросу о плоидности видов жимолости подсекции Caeruleae Rehd. *Сборник научных трудов по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 1986;106:76-79).
- Muturi E.J., Doll K., Berhow M., Flor-Weiler L.B., Rooney A.P. Honeysuckle essential oil as a potential source of eco-friendly larvicides for mosquito control. *Pest Management Science*. 2019;75(7):2043-2048. DOI: 10.1002/ps.5327
- Negrul A.M. Theoretical foundations of the breeding of vegetatively propagated plants (Teoreticheskiye osnovy selektsii vegetativno razmnozhayemykh rasteniy). In: *Theoretical Principles of Plant Breeding. Vol. 1 (Teoreticheskiye osnovy selektsii. T. 1)*. Moscow; Leningrad: Selkhozgiz; 1935. p.647-688. [in Russian] (Негруль А.М. Теоретические основы селекции вегетативно размножаемых растений. В кн.: *Теоретические основы селекции растений. Т. 1*. Москва; Ленинград: Сельхозгиз; 1935. С.647-688).
- Plekhanova M.N. Characteristic properties of biology in various geographical groups of *Lonicera altaica* Pall. *Bulletin of Applied Botany, Genetics and Plant Breeding*. 1986;106:79-84. [in Russian] (Плеханова М.Н. Особенности биологии различных географических групп жимолости алтайской. *Сборник научных трудов по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 1986;106:79-84).
- Plekhanova M.N., Vishnyakova M.A. Characteristic features of pollination and fertilization in honeysuckle of the subsection Caeruleae Rehd. *Bulletin of Applied Botany, Genetics and Plant Breeding*. 1986;106:111-115. [in Russian] (Плеханова М.Н., Вишнякова М.А. Особенности опыления и оплодотворения жимолости подсекции Caeruleae Rehd. *Сборник научных трудов по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 1986;106:111-115).
- Sarikurkcü C., Uren M.C., Kocak M.S., Cengiz M., Tepe B. Chemical composition, antioxidant, and enzyme inhibitory activities of the essential oils of three *Phlomis* species as well as their fatty acid compositions. *Food Science and Biotechnology*. 2016;25(3):687-693. DOI: 10.1007/s10068-016-0120-9
- Savushkina I.G., Leonov V.V. Prospective members of the family Caprifoliaceae A.L. Jussien for planting in the Foothill Crimea. *Scientific Notes of V.I. Vernadsky Crimean Federal University. Series: Biology. Chemistry*. 2009;22(61-3):130-139. [in Russian] (Савушкина И.Г., Леонов В.В. Перспективные представители семейства Caprifoliaceae A.L. Jussien для озеленения в условиях предгорного Крыма. *Ученые записки Крымского федерального университета имени В.И. Вернадского. Серия: Биология. Химия*. 2009;22(61-3):130-139).
- Schlottzhauer W.S., Pair S.D., Horvat R.J. Volatile constituents from the flowers of Japanese honeysuckle (*Lonicera japonica*). *Journal of Agricultural and Food Chemistry*. 2002;44(1):206-209. DOI: 10.1021/jf950275b
- Sorokopudov V.N., Kuklina A.G. Economic-biological feature varieties and ornamental cultivar of Honeysuckle (*Lonicera* L.) in Russia. *Ekosystemy = Ecosystems*. 2016;6(36):100-106. [in Russian] (Сорокопудов В.Н., Куклина А.Г. Хозяйственно-биологическая характеристика декоративных сортов и форм жимолости (*Lonicera* L.) в России. *Экосистемы*. 2016;6(36):100-106).
- Svyazeva O.S., Luks Yu.A., Latmanizova T.M. Introduction nursery of the Botanical Garden of the Komarov Botanical Institute in the northeast of the Karelian Isthmus (Leningrad Region) (Introduktsionny pitomnik Botanicheskogo sada Botanicheskogo instituta

im. V.L. Komarova na severo-vostoke Karelskogo peresheyka [Leningradskaya oblast]). St. Petersburg: Rostok; 2011. [in Russian] (Связева О.С., Лукс Ю.А., Латманнзова Т.М. Интродукционный питомник Ботанического сада Ботанического института им. В.Л. Комарова на северо-востоке Карельского перешейка (Ленинградская область). Санкт-Петербург: Росток; 2011).

The Plant List. A working list of all plant species. *Lonicera*. 2013. Available from: <http://www.theplantlist.org/1.1/>

browse/A/Caprifoliaceae/Lonicera/ [accessed Aug. 12, 2021].

Turgut N., Altun A., Kara H., Tepe B., Ergül M.E., Ergül M. et al. Anticancer and antiangiogenic effects of methanol extracts of *Lonicera caprifolium* L. on C6 rat glioma cells. *Cumhuriyet Medical Journal*. 2016;38(1):6-19. DOI: 10.7197/cmj.v38i1.5000165142

Zeng H., Li Y., Chen J., Wang X., Qiao Z., Li Y. et al. *Lonicera japonica* "Fenglei". *HortScience*. 2017;52(5):789-791. DOI: 10.21273/hortsci11888-17

Прозрачность финансовой деятельности / The transparency of financial activities

Авторы не имеют финансовой заинтересованности в представленных материалах или методах.

The authors declare the absence of any financial interest in the materials or methods presented.

Для цитирования / How to cite this article

Джумаев Х.К., Ткаченко К.Г. Особенности антекологии *Lonicera japonica* Thunb. в условиях юга Узбекистана. Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 2021;182(3):159-166. DOI: 10.30901/2227-8834-2021-3-159-166

Djumayev Kh.K., Tkachenko K.G. Anthecological features of *Lonicera japonica* Thunb. in the environments of Southern Uzbekistan. Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding. 2021;182(3):159-166. DOI: 10.30901/2227-8834-2021-3-159-166

Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы / The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work

Дополнительная информация / Additional information

Полные данные этой статьи доступны / Extended data is available for this paper at <https://doi.org/10.30901/2227-8834-2021-3-159-166>

Мнение журнала нейтрально к изложенным материалам, авторам и их месту работы / The journal's opinion is neutral to the presented materials, the authors, and their employer

Авторы одобрили рукопись / The authors approved the manuscript

Конфликт интересов отсутствует / No conflict of interest

ORCID

Djumayev Kh.K. <https://orcid.org/0000-0003-1735-4430>

Tkachenko K.G. <https://orcid.org/0000-0001-6841-6561>

Фитосанитарный мониторинг коллекции люпина узколистного ВИР на северо-западе Российской Федерации

DOI: 10.30901/2227-8834-2021-3-167-173

УДК 633.367.2:632

Поступление/Received: 15.04.2021

Принято/Accepted: 02.09.2021



Р. А. АБДУЛЛАЕВ*, М. А. ВИШНЯКОВА,
Г. П. ЕГОРОВА, Е. Е. РАДЧЕНКО

Федеральный исследовательский центр
Всероссийский институт генетических ресурсов
растений имени Н.И. Вавилова,
190000 Россия, г. Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44
*✉ abdullaev.1988@list.ru

Phytosanitary monitoring
of the narrow-leaved lupine collection
of VIR in the northwest of Russia

R. A. ABDULLAEV*, M. A. VISHNYAKOVA,
G. P. EGOROVA, E. E. RADCHENKO

N.I. Vavilov All-Russian Institute
of Plant Genetic Resources,
42, 44 Bolshaya Morskaya Street,
St. Petersburg 190000, Russia
*✉ abdullaev.1988@list.ru

Актуальность. Люпин узколистный (*Lupinus angustifolius* L.) – важная высокобелковая кормовая и сидерационная культура, перспективная также для продовольственного использования. Это пластичный вид, производимый в различных эколого-географических условиях, и единственный из возделываемых видов люпина, адаптированный к высоким северным широтам – до 60° с. ш. Постепенное расширение производственных площадей привело к накоплению патогенов, поражению посевов люпина вредными организмами и значительным потерям урожая. Селекция и возделывание устойчивых сортов – наиболее выгодный и экологически целесообразный способ борьбы с болезнями и вредителями. Изучение видового состава патогенов и поиск исходного материала – необходимые этапы селекции растений на иммунитет.

Материал и методика. На северо-западе РФ (Санкт-Петербург, Пушкин) в 2019 г. изучили 101 образец *L. angustifolius* из коллекции ВИР, в 2020 г. – 62 образца из этой же выборки. В лаборатории проводили микологическую экспертизу с использованием агаризованной картофельно-сахарозной среды. Степень поражения растений болезнями и заселения вредителями оценивали в период цветения, плодообразования и созревания с помощью балловых шкал.

Результаты и выводы. Выявили широкий круг вредных организмов, оказывающих негативное воздействие на рост и развитие растений люпина узколистного. Доминирующий вредитель – люпиновая тля (*Macrosiphum albifrons* Essig), которая впервые обнаружена на территории Российской Федерации. Выявлен комплекс грибных патогенов, среди которых наиболее распространены и вредоносны возбудители фузариоза, бурой пятнистости листьев, мучнистой росы, серой и белой гнилей. Выделены образцы люпина узколистного, характеризующиеся слабой степенью поражения патогенами.

Ключевые слова: *Lupinus angustifolius* L., болезни, вредители, устойчивость, поражение, степень заселенности.

Background. Narrow-leaved lupine (*Lupinus angustifolius* L.) is an important high-protein forage and green manure crop, also promising for food use. This is a plastic species produced under various ecogeographic conditions and the only cultivated species of lupine adapted to high northern latitudes – up to 60° NL. Gradual expansion of lupine production areas led to the accumulation of pathogens, damage to lupine crops by harmful organisms, and significant harvest losses. Breeding and cultivating resistant varieties is the most profitable and environmentally sound way to control diseases and pests. Studying the species composition of pathogens and searching for source material are the necessary stages of plant breeding for immunity.

Materials and methods. A set of 101 accessions of *L. angustifolius* from the VIR collection were studied in the northwest of the Russian Federation (Pushkin, St. Petersburg) in 2019, and 62 accessions from the same set in 2020. Mycological examination of the affected leaves was carried out on potato sucrose agar medium under laboratory conditions. The degree of damage to plants by diseases and infestation by pests was assessed during the period of flowering, fruit formation and ripening using point scales.

Results and conclusions. A wide range of harmful organisms were identified for their negative impact on the growth and development of narrow-leaved lupine plants. The dominant pest was the lupine aphid (*Macrosiphum albifrons* Essig), discovered in Russia for the first time. A whole set of fungal pathogens was identified, among which the most common and harmful were the causative agents of *Fusarium*, brown leaf spot, powdery mildew, gray mold, and *Sclerotinia* stem rot. Narrow-leaved lupine accessions with weak degrees of pathogenic damage were selected.

Key words: *Lupinus angustifolius* L., diseases, pests, resistance, damage, degree of colonization.

Введение

Люпин узколистный (*Lupinus angustifolius* L., Fabaceae Lindl.) – важная кормовая и сидерационная культура, перспективная также для продовольственного использования (Vishnyakova et al., 2020). Это пластичный вид, производимый в различных эколого-географических условиях, и единственный из возделываемых видов люпина, адаптированный к высоким северным широтам – до 60° с. ш. В Европе его рассматривают как альтернативу сое – главному источнику растительного белка для кормопроизводства и продовольственных целей (Gresta et al., 2017), тем более что вследствие широкого распространения генетически модифицированного импортного соевого сырья многие потребители относятся к сое с предубеждением. Известно, что семена люпина содержат в среднем около 35% белков, а некоторые высокобелковые сорта – более 40% (Tomczak et al., 2018). Люпин узколистный менее требователен к условиям возделывания по сравнению с другими зернобобовыми культурами, хорошо приспособлен к различным типам почв, отличается высокой продуктивностью в неблагоприятных для сои почвенно-климатических условиях России (Artyukhov, Podobedov, 2012). По Северо-Западному региону районировано 25 из 27 зарегистрированных в РФ сортов (State Register..., 2020).

Основной фактор, ограничивающий применение люпина в качестве корма и в пищевой промышленности, – горький вкус и токсичность вследствие высокого содержания в семенах и зеленой массе алкалоидов хинолизидинового ряда. Тем не менее посевные площади люпина в России ежегодно увеличиваются, что стало возможным в результате создания низкоалкалоидных сортов, адаптированных к различным условиям произрастания (Artyukhov, 2015).

Снижение содержания алкалоидов в растениях и расширение посевных площадей *L. angustifolius* привело к сильным эпифитотиям. Люпин может поражаться многими видами грибов и насекомых (Shapkina et al., 2011). Среди фитопатогенных грибов наиболее вредоносны в России возбудители антракноза (*Colletotrichum gloeosporioides* (Penz.) Penz. & Sacc.), фузариоза (*Fusarium oxysporum* Schl.) и серой гнили (*Botrytis cinerea* Per.) (Pimokhova et al., 2020b). Так, распространение фузариоза и антракноза привело к существенному сокращению посевов желтого и белого люпина, однако сорта узколистного люпина поражаются этими болезнями в меньшей степени (Yakusheva, Solovyanova, 2001; Debelyj, 2012).

Высокая влажность и относительно невысокие температуры в период вегетации являются оптимальными условиями для развития серой и белой (возбудитель – *Sclerotinia sclerotiorum* (Lib.) de Bary) гнилей. Эти заболевания представляют угрозу для многих сельскохозяйственных культур, в том числе и для нескольких видов люпина (Boland, Hall, 1994; Amselem et al., 2011; Elad et al., 2016). Основные симптомы болезней – водянистые загнивающие пятна, на которых отмечаются серый (*Botrytis cinerea*) или белый (*Sclerotinia sclerotiorum*) мицелий. Источником инфекции могут быть растительные остатки, почва и семена. Патогены поражают практически все надземные части растений, а накапливаясь в семенах, снижают их всхожесть и обуславливают гибель проростков. Высокая скорость развития и распространения грибов наблюдается в загущенных посевах с влажным микроклиматом в надпочвенном пространстве и между растениями, что приводит к значительным потерям уро-

жая, вплоть до гибели растений (Davidson et al., 2007; Pimokhova et al., 2020b).

Значительный ущерб посевам люпина может нанести возбудитель бурой пятнистости листьев – гриб *Pleiochaeta setosa* (Kirchn.) S. Hughes. Накапливаясь в верхних слоях почвы в виде спор, патоген наиболее вредоносен в первые недели роста растений, когда он приводит к корневой гнили и гибели побегов. Поражение взрослых растений проявляется в виде бурых или коричневых пятен, а также опадения нижних листьев, что обуславливает незначительные потери урожая (Sweetingham, 1990). Основными методами борьбы с патогеном являются севооборот и создание устойчивых сортов люпина (Lockett et al., 2009). *P. setosa* не поражает злаки, поэтому их используют как промежуточные культуры в севообороте (Sweetingham, 1990).

Одной из наиболее распространенных болезней, поражающих растения люпина, считается мучнистая роса (возбудитель – *Erysiphe communis* Grev. f. *lupine* Roum). Патоген проявляется в виде белого мучнистого налета на листьях и стеблях, а при сильном поражении приводит к засыханию и опадению листьев. Основным источником инфекции обычно служат пораженные растительные остатки и дикорастущий люпин многолетний (Rutskaya, 2018).

Люпин может быть заселен несколькими видами тлей (Holman, 2009). Одним из основных вредителей считается люпиновая тля *Macrosiphum albifrons* Essig (семейство Aphididae Latreille, или настоящие тли), питание которой приводит к увяданию растений и снижению урожайности, а при массовом размножении – и к гибели растений (Carter et al., 1984; Hinz, 1992; Ferguson, 1994; Kordan et al., 2008). Известно, что тли являются главными переносчиками вирусных болезней. Наиболее вредоносными для люпина во всем мире являются вирус желтой мозаики фасоли *Phaseolus virus 2* Smith (BYMV – *bean yellow mosaic virus*) и вирус мозаики огурца *Cucumis virus 1* Smith (CMV – *cucumber mosaic virus*) (Kurlovich, Golovchenko, 1989; Jones, McLean, 1989; Jones et al., 2008).

Распространение фитопатогенов в посевах люпина ежегодно приводит к значительным потерям урожая. В настоящее время в системе защиты растений доминирует применение химических методов (Pimokhova et al., 2020a), что экономически затратно и оказывает негативное влияние на окружающую среду. Селекция и возделывание сортов люпина, обладающих устойчивостью к болезням и вредителям – наиболее выгодный и экологически целесообразный способ борьбы с вредными организмами. Однако уровень фитопатологических исследований как производственных посевов культуры в РФ, так и коллекции ВИР далек от необходимого. С целью расширения производственного ареала люпина узколистного на северо-западе РФ необходимо изучение лимитирующих этот процесс факторов, в том числе распространения вредных организмов.

Цель настоящей работы – фитосанитарный мониторинг и оценка степени поражения вредными организмами образцов люпина узколистного из коллекции ВИР на северо-западе России.

Материалы и методы

В полевых условиях научно-производственной базы «Пушкинские и Павловские лаборатории ВИР» (ППЛ ВИР, Санкт-Петербург, г. Пушкин) в 2019 и 2020 г. изучали видовой состав насекомых и возбудителей болезней,

поражающих образцы люпина узколистного различного происхождения из коллекции ВИР. Материалом для изучения в 2019 г. служил 101 образец *L. angustifolius*: 90 – сорта и селекционные линии, 10 – местные образцы (к-96, к-140, к-331, к-511, к-372, к-1526, к-1534, к-1546, к-3412, к-3715) и одна дикая форма из Палестины (к-288). В 2020 г. исследовали 62 образца из этого же набора: 57 – сорта и селекционные линии, 5 – местные образцы (к-96, к-140, к-511, к-1526, к-1546), наиболее приспособленные к условиям северо-запада России и вызревшие в 2019 г.

Условия проведения опытов в течение двух лет различались главным образом по сумме осадков. Так, в июне и августе 2020 г. выпало в 2-3 раза больше осадков, чем в 2019 г. (таблица).

5 – очень сильное (> 76%).

Для возбудителей мучнистой росы, бурой пятнистости листьев, серой и белой гнилей определяли площадь поражения растений грибом в процентах. Уровень устойчивости сорта к фузариозу и вирусам определяли по процентному соотношению числа пораженных растений к общему числу на делянке.

Заселенность сортов люпина *Macrosiphum albifrons* оценивали путем осмотра 20–25 растений каждого образца в период цветения, плодообразования и созревания, руководствуясь оригинальной шкалой:

1 – растение не заселено, либо единичные особи на растении;

2 – не более 5 небольших колоний (< 20 особей) на растении;

Таблица. Погодные условия (Санкт-Петербург, Пушкин; 2019, 2020)

Table. Weather conditions (Pushkin, St. Petersburg; 2019, 2020)

Годы изучения	Параметры	Метеорологические условия			
		Май	Июнь	Июль	Август
2019	Температура, °С	12,1	18,7	16,6	17,0
	Сумма осадков, мм	73,0	23,0	93,0	49,0
2020	Температура, °С	10,0	19,1	17,6	17,2
	Сумма осадков, мм	25,0	66,0	91,0	102,0
Средние многолетние	Температура, °С	11,3	15,7	18,8	16,9
	Сумма осадков, мм	46,0	71,0	79,0	83,0

Идентификацию грибов проводили в лаборатории. Для микологической экспертизы пораженные листья собирали в бумажные пакеты, подсушивали и хранили в холодильнике. Фрагменты пораженных тканей растений с различными симптомами поражения фитопатогенами помещали в марлевые мешочки, промывали 2 ч под струей водопроводной воды и поверхностно дезинфицировали в течение 1 мин 0,1-процентным раствором нитрата серебра, затем промывали несколько раз стерильной водой со стрептомицином и раскладывали в чашки Петри на поверхность агаризованной картофельно-сахарозной среды. Чашки инкубировали в термостате при 24°C в течение 7 суток, а затем при эритемном освещении (Radchenko et al., 2019). Выделение и размножение грибов проводили на картофельно-сахарозном агаре: 1000 мл картофельного экстракта (1800 г картофеля на 4500 мл воды), сахароза (40 г), агар-агар (40 г).

Определение таксономической принадлежности патогенов в поле и лаборатории проводили по М. К. Хохрякову с соавторами (Khokhryakov et al., 2003). Насекомых идентифицировали с помощью онлайн-определителя (Favret, 2021) и информационного сайта для определения насекомых *InfluentialPoints.com* (https://influentialpoints.com/Gallery/Macrosiphum_aphids.htm).

При оценке устойчивости сортов люпина к патогенам руководствовались балловой шкалой (Vishnyakova et al., 2018):

- 1 – очень слабое поражение (< 10%);
- 2 – слабое (11% – 25%);
- 3 – среднее (26% – 50%);
- 4 – сильное (51% – 75%);

3 – не более 10 колоний средних размеров (20–50 особей) на растении;

4 – большие колонии тлей (> 50 особей) на растении;

5 – все растение заселено тлями, побеги увядают.

Результаты и обсуждение

Начиная со второй половины августа 2019 г. (от цветения до созревания бобов), наблюдали массовое размножение люпиновой тли *Macrosiphum albifrons* (рисунок): численность насекомых на отдельных растениях превышала 1,5 тыс. особей на побег. Сильно (4–5 баллов) заселялись тлей 9 образцов: к-96, к-140, к-331, к-1344, к-1351, к-1405, к-1406, к-1481, к-1685, у которых наблюдали скручивание верхушек стеблей, скручивание и осыпание листьев, а также опадение цветков. В средней степени (3 балла) повреждались 6 образцов: к-1342, к-1613, к-2448, к-2265, к-2439, к-2868. Гетерогенными по устойчивости оказались 13 сортов *L. angustifolius*: поврежденность отдельных растений этих образцов варьировала от 1 до 4 баллов. На растениях 73 образцов фитофага не наблюдали. Следует отметить, что *M. albifrons* считается инвазивным фитофагом североамериканского происхождения. В Европе вид впервые был отмечен на посевах люпина в 1981 г. в Англии, затем произошло его стремительное расселение. В первом десятилетии 2000-х годов насекомое впервые отмечено в Беларуси (Zhorov et al., 2017). Данных о встречаемости вида на территории РФ мы не нашли. На северо-западе РФ люпиновая тля выявлена нами впервые.

На отдельных растениях наблюдали небольшие колонии гороховой тли (*Acyrtosiphon pisum* Harris).



Рисунок. Вредные организмы люпина узколистного (Санкт-Петербург, Пушкин; 2019, 2020 гг.):
а – люпиновая тля (*Macrosiphum albifrons* Essig); **б** – мучнистая роса (*Erysiphe communis* Grev. f. *lupine* Roum);
в – бурая пятнистость листьев (*Pleiochaeta setosa* (Kirchn.) S. Hughes)

Figure. Harmful organisms on *Lupinus angustifolius* L. (Pushkin, St. Petersburg; 2019, 2020):
а – lupine aphid (*Macrosiphum albifrons* Essig); **б** – powdery mildew (*Erysiphe communis* Grev. f. *lupine* Roum);
в – brown leaf spot (*Pleiochaeta setosa* (Kirchn.) S. Hughes)

Вслед за массовым размножением *Macrosiphum albifrons* наблюдали сильное поражение растений вирусными заболеваниями. У больных растений листочки мельчали и сворачивались внутрь к центральной жилке, а бобы темнели. Поражение вирусами в период плодообразования проявлялось в виде почернения бобов, темных пятен и полос на стебле, а также желтеющих листьев. Частичное или полное поражение бобов у растений восприимчивых сортов составляло более 70% от общего количества.

Лабораторное исследование растительного материала с различными симптомами поражения в 2019 г. показало доминирование патогенных грибов из родов *Fusarium* Link, *Botrytis* P. Micheli ex Pers., *Sclerotinia* Fuckel и *Stemphylium* Wallr.; выявлены также сапротрофные грибы из родов *Alternaria* Nees, *Cladosporium* Link и *Epicoccum* Link. Микологический анализ случайно отобранных, тщательно промытых и пророщенных семян *L. angustifolius* показал наличие внутрисеменной инфекции *Sclerotinia sclerotiorum*.

Фитосанитарный мониторинг посевов люпина узколистного в 2020 г. показал, что растения были поражены преимущественно возбудителями мучнистой росы (*Erysiphe communis*), бурой пятнистости листьев (*Pleiochaeta setosa*) и фузариоза (*Fusarium oxysporum*). Незначительное развитие (отдельные симптомы на растениях) было характерно для антракноза (возбудитель – *Colletotrichum gloeosporioides*), серой и белой гнилей (*Botrytis cinerea* и *Sclerotinia sclerotiorum* соответственно). Выявлены также люпиновая тля (*Macrosiphum albifrons*), бактерии и вирусные заболевания.

Оценили степень поражения 62 образцов люпина узколистного мучнистой росой (см. рисунок). Устойчивостью (1 балл) к *Erysiphe communis* характеризовались 5 образцов: к-2570, к-3816, к-3926, к-3947, к-3457; 13 изученных форм были поражены в средней степени (3 балла): к-3062, к-3457, к-3503, к-3607, к-3623, к-3805, к-3814, к-3832, к-3842, к-3920, к-3923, к-3932, к-3939. Гетерогенными по устойчивости оказались 3 образца *L. angustifolius* (к-2446, к-2831, к-3172), 41 сорт восприимчив (4–5 баллов) к патогену.

Возбудителем *Pleiochaeta setosa* не поражались или поражались очень слабо (1 балл) растения 11 сортов (к-2089, к-2570, к-3814, к-3426, к-3503, к-3457, к-3327, к-3805, к-3929, к-3932, к-3949); умеренной (3 балла) устойчивостью характеризовались 26 изученных форм; восприимчивы (4–5 баллов) к бурой пятнистости 25 образцов люпина узколистного (см. рисунок).

Оценили степень поражения возбудителем фузариоза (*Fusarium oxysporum*) всех растений образцов *L. angustifolius*. Выделили 36 устойчивых (1 балл) сортов, симптомы болезни не выявлены у 19 из них, слабо (2 балла, 11–25% растений) поражались 18 образцов. Средним уровнем устойчивости (3 балла, 26–50%) характеризовались 5 изученных образцов. Сорта люпина 'Олигарх' (к-3814, Россия), 'L-155' (к-3502, Польша), 'GRC-5060A' (к-3556, Греция) наиболее восприимчивы к патогену (52,9%, 71,4% и 86,6% пораженных растений соответственно). В результате сильного развития фузариозного увядания наблюдали гибель отдельных растений.

В 2020 г. на полях ППЛ ВИР отмечали умеренное распространение серой гнили (*Botrytis cinerea*). Незначительные симптомы (1 балл, < 10% поражения побегов) наблюдались на 42 изучаемых образцах *L. angustifolius*. Наиболее устойчивыми оказались образцы к-96 и к-3816, на которых симптомы поражения не выявлены. Более низкий уровень устойчивости (2 балла) характерен для 18 изученных образцов. На растениях многих образцов наблюдали редкие симптомы поражения белой гнилью (*Sclerotinia sclerotiorum*).

Распространение люпиновой тли (*Macrosiphum albifrons*) в 2020 г. было незначительным. Во второй половине августа наблюдали отдельные небольшие колонии *M. albifrons* на девяти образцах люпина узколистного (к-96, к-140, к-2089, к-2183, к-2248, к-2446, к-2570, к-2662, к-3565). В конце августа из-за резкого понижения температуры на растениях отмечали лишь отдельных насекомых.

Учет вирусных заболеваний проводили дважды, в период цветения и созревания. Наиболее сильное проявление симптомов отмечали в начале сентября. Наблюдали частичное или полное поражение отдельных растений 32 сортов люпина. Симптомы поражения не выявлены на

30 образцах, очень слабое (< 10% растений) проявление болезни отмечено на растениях 9 образцов. Несколько большей (11–25% растений) степенью поражения патогенами характеризовались 17 изученных образцов. Самыми восприимчивыми (26,3–35,3% растений) оказались сорта 'Синий алкалоидный N1' (к-1481), 'ST238' (к-1586), 'Borre' (к-1593), 'Blaue susslupinen' (к-1613), 'Graf schwerin rote' (к-1685), 'Немчиновский 846' (к-1981). Судя по симптомам заболеваний, мы полагаем, что основной вред растениям в условиях ППЛ ВИР наносят вирус желтой мозаики фасоли (BYMV – *bean yellow mosaic virus*) и вирус мозаики огурца (CMV – *cucumber mosaic virus*).

Незначительное развитие в виде отдельных симптомов поражения растений имели антракноз и бактериоз люпина. Большее распространение многих грибных болезней в 2020 г. по сравнению с 2019 г. может быть связано с большим количеством осадков в период вегетации растений.

Таким образом, в результате массового скрининга фрагмента коллекции люпина узколистного в условиях северо-запада РФ выявлен широкий спектр грибных, вирусных и бактериальных инфекций, а также два вида насекомых-вредителей. Следует подчеркнуть, что с такой степенью детализации фитосанитарный мониторинг в данном регионе проведен впервые.

Считаем нужным отметить, что в ретроспективе восприимчивость к болезням коллекции люпина узколистного ВИР оценивалась очень фрагментарно. Можно упомянуть самый масштабный скрининг по устойчивости части коллекции к фузариозу. Он был проведен на трех инфекционных фонах в Брянской, Киевской и Ленинградской областях. Установлено, что большинство образцов проявляли устойчивость только на одном из инфекционных фонов. Более того, устойчивые в одном регионе образцы были восприимчивы к болезни в других (Kurlovich et al., 1990).

Актуальной проблемой является создание сортов, обладающих групповой и комплексной устойчивостью к вредным организмам, что придаст им пластичность и позволит занимать обширные производственные ареалы. Первым этапом создания таких сортов должно быть выявление видового состава болезней и вредителей в каждом конкретном регионе.

Заключение

Впервые проведены фитосанитарный мониторинг и оценка степени поражения вредными организмами коллекционных образцов люпина узколистного на северо-западе РФ. Выявлен довольно широкий круг патогенов, оказывающих негативное воздействие на рост и развитие растений. Доминирующим насекомым-вредителем является люпиновая тля (*Macrosiphum albifrons*), массовое размножение которой наблюдали в 2019 г. В незначительном количестве встречается гороховая тля (*Acyrtosiphon pisum*). Выявлен комплекс грибных патогенов, среди которых наиболее распространены и вредоносны *Fusarium oxysporum*, *Erysiphe communis*, *Pleiochaeta setosa*, *Botrytis cinerea*, *Sclerotinia sclerotiorum*. Отмечено поражение растений вирусами, а также отдельные симптомы бактериоза. Выявлены образцы люпина узколистного, характеризующиеся слабой степенью поражения мучнистой росой, бурой пятнистостью листьев, фузариозом, серой и белой гнилью. В перспективе предстоит выявить динамику изменчивости инфекционного фона и степени поражаемости растений по годам.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 20-016-00072) и в рамках государственного задания согласно тематическому плану ВИР по проекту № 0662-2019-0002 «Научное обеспечение эффективного использования мирового генофонда зернобобовых культур и их диких родичей коллекции ВИР».

The research was supported by the Russian Foundation for Basic Research (Project No. 20-016-00072) and within the framework of the State Task in accordance with the theme plan of VIR for Project No. 0662-2019-0002 "Scientific support for effective utilization of the global genetic diversity of grain legume crops and their wild relatives from the VIR collection".

References / Литература

- Amselem J., Cuomo C.A., van Kan J.A.L., Viaud M., Benito E.P., Couloux A. et al. Genomic analysis of the necrotrophic fungal pathogens *Sclerotinia sclerotiorum* and *Botrytis cinerea*. *PLoS Genetics*. 2011;7(8):e1002230. DOI: 10.1371/journal.pgen.1002230
- Artyukhov A.I. Lupin species adaptation to agrolandscape of Russia. *Legumes and Groat Crops*. 2015;1(13):60-67. [in Russian] (Артюхов А.И. Адаптация видов люпина в агроландшафты России. *Зернобобовые и крупяные культуры*. 2015;1(13):60-67).
- Artyukhov A.I., Podobedov A.V. Lupine is the important part of strategy for Russia's self-provision with complementary protein. *Fodder Production*. 2012;(5):3-4. [in Russian] (Артюхов А.И., Подобедов А.В. Люпин – важная составляющая часть стратегии самообеспечения России комплементарным белком. *Кормопроизводство*. 2012;(5):3-4).
- Boland G.J., Hall R. Index of plant hosts of *Sclerotinia sclerotiorum*. *Canadian Journal of Plant Pathology*. 1994;16(2):93-108. DOI: 10.1080/07060669409500766
- Carter C.I., Fourn D.F., Bartlett P.W. The lupin aphid's arrival and consequences. *Antenna*. 1984;(8):129-132.
- Davidson J.A., Pande S., Bretag T.W., Lindbeck K.D., Krishna-Kishore G. Biology and management of *Botrytis* spp. in legume crops. In: Y. Elad, B. Williamson, P. Tudzynski, N. Delen (eds). *Botrytis: Biology, Pathology and Control*. Dordrecht: Springer; 2007. p.295-318. DOI: 10.1007/978-1-4020-2626-3_16
- Debelyj G.A. Leguminous crops in the world and in the Russian Federation. *Legumes and Groat Crops*. 2012;2(2):31-35. [in Russian] (Дебелый Г.А. Зернобобовые культуры в мире и Российской Федерации. *Зернобобовые и крупяные культуры*. 2012;2(2):31-35).
- Elad Y., Pertot I., Cotes Prado A.M., Stewart A. Plant hosts of *Botrytis* spp. In: S. Fillinger, Y. Elad (eds). *Botrytis – the Fungus, the Pathogen and its Management in Agricultural Systems*. Cham: Springer; 2016. p.413-486. DOI: 10.1007/978-3-319-23371-0_20
- Favret C. Aphid Species File. Version 5.0/5.0. 2021. Available from: <http://Aphid.SpeciesFile.org> [accessed Feb. 27, 2021].
- Ferguson A.W. Pests and plant injury on lupins in the south of England. *Crop Protection*. 1994;13(3):201-210. DOI: 10.1016/0261-2194(94)90079-5
- Gresta F., Wink M., Prins U., Abberton M., Capraro J., Scarafoni A. et al. Lupins in European cropping systems. In: D. Murphy-Bokern, F. Stoddard, C. Watson (eds). *Legumes*

- in *Cropping Systems*. Wallingford: CABI Publishing; 2017. p.88-108. DOI: 10.1079/9781780644981.0088
- Hinz B. Versuche zur Schadensbewertung der Lupinenblattlaus (*Macrosiphum albifrons* Essig) an Kulturlupinen. *Journal of Applied Entomology*. 1992;113(1-5):214-216. [in German] DOI: 10.1111/j.1439-0418.1992.tb00656.x
- Holman J. Host Plant Catalog of Aphids: Palearctic Region. Dordrecht: Springer; 2009. DOI: 10.1007/978-1-4020-8286-3
- Jones R.A.C., McLean G.D. Virus diseases of lupins. *Annals of Applied Biology*. 1989;114(3):609-637. DOI: 10.1111/j.1744-7348.1989.tb03376.x
- Jones R.A.C., Pearce R.M., Prince R.T., Coutts B.A. Natural resistance to *Alfalfa mosaic virus* in different lupin species. *Australasian Plant Pathology*. 2008;37(2):112-116. DOI: 10.1071/AP07092
- Khokhryakov M.K., Dobrozrakova T.L., Stepanov K.M., Letova M.F. Key to plant diseases (Opredelitel bolezney rasteniy). 3rd ed. St. Petersburg: Lan; 2003. [in Russian] (Хохряков М.К., Доброзракова Т.Л., Степанов К.М., Летова М.Ф. Определитель болезней растений. 3-е изд. Санкт-Петербург: Лань; 2003).
- Kordan B., Gabryś B., Danciewicz K., Lahuta L.B., Piotrowicz-Cieślak A., Rowińska E. European yellow lupine, *Lupinus luteus*, and narrow-leaf lupine, *Lupinus angustifolius*, as hosts for the pea aphid, *Acyrtosiphon pisum*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*. 2008;128(1):139-146. DOI: 10.1111/j.1570-7458.2008.00702.x
- Kurlovich B.S., Golovchenko V.I. Source material for breeding of intensive-type selection lupine cultivars. (Iskhodny material dlya selektsii sortov lyupina intensivnogo tipa). *Scientific and Technical Bulletin of the N.I. Vavilov All-Union Research Institute of Plant Industry*. 1989;(193):25-28. [in Russian] (Курлович Б.С., Головченко В.И. Исходный материал для селекции сортов люпина интенсивного типа. *Научно-технический бюллетень Всесоюзного НИИ растениеводства им. Н.И. Вавилова*. 1989;(193):25-28).
- Kurlovich B.S., Kartuzova L.T., Korneychuk N.S., Kiselev I.I., Nazarova N.S., Pilipenko S.I. Catalogue of the VIR global collection. Issue 537. Lupine (Evaluation of accessions for resistance to *Fusarium* on infectious backgrounds). Leningrad: VIR; 1990. [in Russian] (Курлович Б.С., Картузова Л.Т., Корнейчук Н.С., Киселев И.И., Назарова Н.С., Пилипенко С.И. Каталог мировой коллекции ВИР. Выпуск 537. Люпин (Оценка образцов на устойчивость к фузариозу на инфекционных фонах). Ленинград: ВИР; 1990).
- Lockett D.J., Cowley R.B., Richards M.F., Roberts D.M. Breeding *Lupinus albus* for resistance to the root pathogen *Pleiochaeta setosa*. *European Journal of Plant Pathology*. 2009;125(1):131-141. DOI: 10.1007/s10658-009-9465-8
- Pimokhova L.I., Yagovenko G.L., Tsarapneva Zh.V., Kharaborkina N.I. A new fungicide for narrow-leaved lupin crops protection. *Legumes and Groat Crops*. 2020a;3(35):134-139. [in Russian] (Пимохова Л.И., Яговенко Г.Л., Царапнева Ж.В., Хараборкина Н.И. Фунгицид нового поколения для защиты посева люпина узколистного. *Зернобобовые и крупяные культуры*. 2020a;3(35):134-139). DOI: 10.24411/2309-348X-2020-11196
- Pimokhova L.I., Yagovenko G.L., Tsarapneva Zh.V., Misonikova N.V. Development of *Sclerotinia* in narrowleaf (*Lupinus angustifolius* L.) and white (*Lupinus albus* L.) lupin single and mixed crops under different weather conditions in Bryansk Region. *Agricultural Biology*. 2020b;55(6):1257-1267. [in Russian] (Пимохова Л.И., Яговенко Г.Л., Царапнева Ж.В., Мисникова Н.В. Развитие белой гнили на люпине узколистном (*Lupinus angustifolius* L.) и белом (*Lupinus albus* L.) в одновидовом и смешанном посевах в условиях Брянской области. *Сельскохозяйственная биология*. 2020b;55(6):1257-1267. DOI: 10.15389/agrobiology.2020.6.1257rus
- Radchenko E.E., Abdullaev R.A., Alpatieva N.V., Putina O.V., Gasich E.L. *Alternaria* leaf blight of clusterbean. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2019;23(6):11-19. [in Russian] (Радченко Е.Е., Абдуллаев Р.А., Алпатьева Н.В., Путина О.В., Гасич Е.Л. Альтернариозные пятнистости гуара. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2019;23(6):11-19). DOI: 10.18699/VJ19.536
- Rutskaya V.I. Cultivated lupine species and their main pests and diseases. *Adaptive Fodder Production*. 2018;(4):73-82. [in Russian] (Руцкая В.И. Возделываемые виды люпина и их основные вредители и болезни. *Адаптивное кормопроизводство*. 2018;(4):73-82).
- Shapkina Yu.S., Strojkov Yu.M., Tsygutkin A.S., Medvedeva N.V., Veselovskaya K.N., Tyutyunov S.I. et al. Phytosanitary status of white lupine crops in the north east and south west of the Central Black Earth Belt. *Achievements of Science and Technology of AIC*. 2011;(9):29-31. [in Russian] (Шапкина Ю.С., Стройков Ю.М., Цыгуткин А.С., Медведева Н.В., Веселовская К.Н., Тютюнов С.И. и др. Фитосанитарное состояние посевов белого люпина на северо-востоке и юго-западе Центрального Черноземья. *Достижения науки и техники АПК*. 2011;(9):29-31).
- State Register for Selection Achievements Admitted for Usage (National List). Vol. 1 "Plant varieties" (official publication). Moscow; Rosinformagrotekh; 2020. [in Russian] (Государственный реестр селекционных достижений, допущенных к использованию. Т. 1. «Сорта растений» (официальное издание). Москва: Росинформгротех; 2020). URL: https://gossortrf.ru/wp-content/uploads/2020/03/FIN_reestr_dop_12_03_2020.pdf [дата обращения: 11.03.2021].
- Sweetingham M. Coping with brown spot and root rots of lupins. *Journal of the Department of Agriculture, Western Australia. Series 4*. 1990;31(1):5-13.
- Tomczak A., Zielińska-Dawidziak M., Piasecka-Kwiatkowska D., Lart-Szczapa E. Blue lupine seeds protein content and amino acids composition. *Plant, Soil and Environment*. 2018;64(4):147-155. DOI: 10.17221/690/2017-PSE
- Vishnyakova M.A., Kushnareva A.V., Shelenga T.V., Egorova G.P. Alkaloids of narrow-leaved lupine as a factor determining alternative ways of the crop's utilization and breeding. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2020;24(6):625-635. DOI: 10.18699/VJ20.656
- Vishnyakova M.A., Seferova I.V., Buravtseva T.V., Burlayeva M.O., Semenova E.V., Filipenko G.I., Aleksandrova T.G., Egorova G.P., Yankov I.I., Bulyntsev S.V., Gerasimova T.V., Drugova E.V. VIR global collection of grain legume crop genetic resources: replenishment, conservation and studying: (methodological guidelines). 2nd ed. M.A. Vishnyakova (ed.). St. Petersburg: VIR; 2018. [in Russian] (Вишнякова М.А., Сеферова И.В., Буравцева Т.В., Бурляева М.О., Семенова Е.В., Филипенко Г.И., Александрова Т.Г., Егорова Г.П., Яньков И.И., Булынецов С.В., Герасимова Т.В., Другова Е.В. Коллекция мировых генетических ресурсов зерновых бобовых ВИР: пополнение, сохранение и изучение: (методические указания). 2-е изд. / под ред. М.А. Вишняковой.

Санкт-Петербург: ВИР; 2018). DOI: 10.30901/978-5-905954-79-5

Yakusheva A.S., Solovyanova N.N.. Evaluation of lupine for resistance to anthracnose. Guidelines (Otsenka lyupina na ustoychivost k antraknozu. Metodicheskiye rekomendatsii). Bryansk: All-Russian Lupine Research Institute; 2001. [in Russian] (Якушева А.С., Соловьянова Н.Н. Оценка люпина на устойчивость к антракнозу. Методические рекомендации. Брянск: Всероссийский научно-исследовательский институт люпина; 2001).

Zhorov D.G., Sinchuk O.V., Buga S.V. Lupine aphid (*Macrosiphum albifrons*) is a dangerous pest new for Belarus and the carrier of viral diseases (Lyupinovaya tlya (*Macrosiphum albifrons*) – novyy dlya Belarusi opasny vreditel i perenoschik virusnykh zabolevaniy). *Agriculture and Plant Protection*. 2017;2(111):26-28. [in Russian] (Жоров Д.Г., Синчук О.В., Буга С.В. Люпиновая тля (*Macrosiphum albifrons*) – новый для Беларуси опасный вредитель и переносчик вирусных заболеваний. *Земледелие и защита растений*. 2017;2(111):26-28).

Прозрачность финансовой деятельности / The transparency of financial activities

Авторы не имеют финансовой заинтересованности в представленных материалах или методах.

The authors declare the absence of any financial interest in the materials or methods presented.

Для цитирования / How to cite this article

Абдуллаев Р.А., Вишнякова М.А., Егорова Г.П., Радченко Е.Е. Фитосанитарный мониторинг коллекции люпина узколистного ВИР на северо-западе Российской Федерации. Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 2021;182(3):167-173. DOI: 10.30901/2227-8834-2021-3-167-173

Abdullaev R.A., Vishnyakova M.A., Egorova G.P., Radchenko E.E. Phytosanitary monitoring of the narrow-leaved lupine collection of VIR in the northwest of Russia. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2021;182(3):167-173. DOI:10.30901/2227-8834-2021-3-167-173

Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы / The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work

Дополнительная информация / Additional information

Полные данные этой статьи доступны / Extended data is available for this paper at <https://doi.org/10.30901/2227-8834-2021-3-167-173>

Мнение журнала нейтрально к изложенным материалам, авторам и их месту работы / The journal's opinion is neutral to the presented materials, the authors, and their employer

Авторы одобрили рукопись / The authors approved the manuscript

Конфликт интересов отсутствует / No conflict of interest

ORCID

Abdullaev R.A. <https://orcid.org/0000-0003-1021-7951>

Vishnyakova M.A. <https://orcid.org/0000-0003-2808-7745>

Egorova G.P. <https://orcid.org/0000-0002-8645-3072>

Radchenko E.E. <https://orcid.org/0000-0002-3019-0306>

Популяционно-генетические исследования *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* в Дагестане и на Северо-Западе России

DOI: 10.30901/2227-8834-2021-3-174-181

УДК 577.21:633.11:632.937

Поступление/Received: 30.03.2021

Принято/Accepted: 02.09.2021



Е. Л. ШАЙДАЮК¹, Д. Р. ЯКОВЛЕВА¹, К. М. АБДУЛЛАЕВ²,
В. П. ПЮККЕНЕН³, Е. И. ГУЛЬТЯЕВА^{1*}

E. L. SHAYDAYUK¹, D. R. YAKOVLEVA¹, K. M. ABDULLAEV²,
V. P. PYUKKENEN³, E. I. GULTYAEVA^{1*}

¹Всероссийский научно-исследовательский институт
защиты растений,

196608 Россия, г. Санкт-Петербург, Пушкин,
ш. Подбельского, 3

*✉ eigulyaeva@gmail.com

²Федеральный исследовательский центр
Всероссийский институт генетических ресурсов
растений имени Н.И. Вавилова,

Дагестанская опытная станция – филиал ВИР,
368612 Россия, Дагестан, Дербентский р-н, с. Вавилово

³Федеральный исследовательский центр
Всероссийский институт генетических ресурсов
растений имени Н.И. Вавилова,

190000 Россия, г. Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44;

Population genetics studies of *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* in Dagestan and Northwestern Russia

¹All-Russian Research Institute
of Plant Protection,

3 Podbelskogo Hwy., Pushkin,
St. Petersburg 196608, Russia

*✉ eigulyaeva@gmail.com

²N.I. Vavilov All-Russian Institute
of Plant Genetic Resources,
Dagestan Experiment Station of VIR,
Vavilovo Village, Derbentsky District,
Republic of Dagestan 368612, Russia

³N.I. Vavilov All-Russian Institute
of Plant Genetic Resources,
42, 44 Bolshaya Morskaya Street,
St. Petersburg 190000, Russia

Актуальность. Желтая ржавчина (*Puccinia striiformis* West.) – вредоносное заболевание зерновых культур. На экспериментальных полях ВИР в Дербенте (Дагестан) и Пушкине (Северо-Западный регион) систематически отмечается значимое поражение желтой ржавчиной посевов коллекционных образцов. Для оценки устойчивости и последующего отбора исходного для селекции материала необходим мониторинг вирулентности локальных популяций патогена и контроль особо опасных инвазивных групп изолятов PstS1 и PstS2.

Материалы и методы. В Дербенте листья с урединиопустулами были собраны с образцов мягкой и твердой пшеницы, в Пушкине – с мягкой пшеницы и тритикале. Анализ вирулентности патогена в лаборатории проводили с использованием международного и европейского набора сортов-дифференциаторов и изогенных Yr-линий Avocet. В 2020 г. в полевых условиях в Дербенте изучили устойчивость тестерного набора на высоком естественном инфекционном фоне. Для выявления инвазивных изолятов (PstS1, PstS2) использовали SCAR-маркеры.

Результаты и обсуждение. Всего определено 18 фенотипов вирулентности (рас) *P. striiformis* (4 в Дербенте, 14 в Пушкине). Высокой эффективностью в фазе проростков в обеих точках характеризовались гены Yr5, Yr10, Yr15, Yr17, Yr24 и Yr26. В полевых условиях иммунную реакцию показали линии Avocet с генами Yr5, Yr7, Yr8, Yr10, Yr15, Yr24, YrAR и сорта-дифференциаторы 'Vilmorin 23', 'Moro', 'Reichersberg 42', 'Heines Peko', 'Nord Desprez', 'Compare', 'Carstens V', 'Spaldings Prolific', 'Heines VII'. Умеренно устойчивы линия Jupateco 73R (пораженность до 5%) и сорта 'Heines Kolben', 'Strubes Dickkopf' (5–10%). С использованием молекулярных маркеров в пушкинской коллекции *P. striiformis* выявлено 2 изолята инвазивной группы PstS2.

Ключевые слова: желтая ржавчина, вирулентность, устойчивость, Yr-гены, *Triticum aestivum*, *Triticum durum*, тритикале, SCAR-маркеры.

Background. Yellow rust (*Puccinia striiformis* West.) is a harmful disease of cereal crops. Significant yellow rust incidence has systematically been registered on VIR's experimental fields in Derbent (Dagestan) and Pushkin (Northwestern Russia). Resistance assessment and subsequent selection of resistance sources for breeding require proper monitoring of the virulence in the pathogen's local populations. The purpose of this work was to characterize the virulence of *P. striiformis* on VIR's experimental fields in Derbent and Pushkin, and use molecular markers to find out whether the studied *P. striiformis* isolates belong to any of the most dangerous invasive groups PstS1 and PstS2.

Materials and methods. In Derbent, leaves with urediniopustules were collected from bread and durum wheat accessions; in Pushkin, from bread wheat and triticale plants. The pathogen's virulence was analyzed in the laboratory using the world and European sets of differential cultivars, and isogenic Avocet Yr lines. In 2020, the resistance of differential sets was tested in the field in Derbent under a high natural infection pressure. SCAR markers were used to identify the invasive PstS1 and PstS2 isolates.

Results and conclusion. A total of 18 phenotypes (races) of *P. striiformis* were identified (4 in Derbent, and 14 in Pushkin). The Yr5, Yr10, Yr15, Yr17, Yr24 and Yr26 genes manifested high effectiveness in both locations. In the field, immune responses were observed in the Avocet lines with the Yr5, Yr7, Yr8, Yr10, Yr15, Yr24 and YrAR genes, and in the differential cvs. 'Vilmorin 23', 'Moro', 'Reichersberg 42', 'Heines Peko', 'Nord Desprez', 'Compare', 'Carstens V', 'Spaldings Prolific' and 'Heines VII'. Moderate resistance was recorded for the line Jupateco 73R (damage up to 5%), and cvs. 'Heines Kolben' and 'Strubes Dickkopf' (5–10%). Using molecular markers, 2 isolates from the invasive group PstS2 were identified in the Pushkin collection of *P. striiformis*.

Key words: yellow rust, virulence, resistance, Yr genes, *Triticum aestivum*, *Triticum durum*, triticale, SCAR markers.

Введение

Возбудитель желтой ржавчины – гриб *Puccinia striiformis* West. – поражает более 20 видов культурных и диких злаков, в том числе пшеницу, рожь, тритикале, ячмень и эгилопс. Заболевание отмечается на листьях, листовых влагалищах, колосковых чешуях и, реже, на стеблях в виде лимонно-желтых урединиопустул, располагающихся продольными рядами. В отличие от других возбудителей ржавчины пшеницы, *P. striiformis* развивается в условиях пониженных температур (2–15°C) при повышенной влажности воздуха (Chen, 2005), что лимитирует широкое распространение гриба, в отличие от более пластичных видов *P. triticina* Erikss. и *P. graminis* Pers.

До недавнего времени заболевание во всем мире имело региональное значение. В 2000-х годах ареал возбудителя расширился и усилилась его вредоносность. Эпифитотийное развитие болезни регулярно отмечается в Западной Европе, Центральной и Восточной Азии, Африке, Северной Америке и Австралии (Koysibaev, 2002; Novmøller et al., 2002; Chen, 2005; Wellings, 2011; Chen et al., 2014; Brar, Kutcher, 2016). Обусловлено это появлением и стремительным распространением новых агрессивных изолятов, адаптированных к высоким температурам. Первая высокоинвазивная группа изолятов (PstS1) образовалась в Восточной Африке в начале 1980-х годов. Спустя некоторое время из нее выделилась сестринская линия PstS2, и обе группы получили широкое распространение по всему миру (Walter et al., 2016). Изоляты обеих групп до настоящего времени широко представлены в Восточной Африке (Ali et al., 2017).

Изоляты Pst1 впервые зафиксированы в 2000 г. в Северной Америке, а в 2002 г. – в Австралии. В настоящее время в годы эпифитотий они доминируют в этих регионах. Изоляты PstS2 преобладают в Северной Африке и Западной Азии. В Европе они впервые зарегистрированы в начале 2000-х годов, но не получили широкого распространения и чаще всего отмечаются спорадически (Novmøller et al., 2020). В 2016 г. изоляты группы PstS2 обнаружены в соседних с Россией странах Азербайджане и Украине (Novmøller et al., 2015; 2019). Изоляты PstS1 и PstS2 характеризуются высокой вариабельностью по

вирулентности и микросателлитным маркерам, что указывает на их высокий эволюционный потенциал и необходимость постоянного мониторинга популяций. Экономическая значимость заболевания предопределяет проведение опережающей селекции на устойчивость к желтой ржавчине во многих странах мира (Ali et al., 2017).

На экспериментальных посевах ВИР в Дербенте (Россия, Дагестан) и Пушкине (Россия, Северо-Западный регион) систематически отмечается значительное поражение желтой ржавчиной образцов зерновых культур. Для корректной интерпретации результатов фитопатологической оценки и отбора перспективных для селекции источников устойчивости необходим мониторинг вирулентности локальных популяций патогена и характеристика эффективности известных генов устойчивости к желтой ржавчине (Yr-генов). До настоящего времени такие исследования в Дербенте и Пушкине не проводились.

Цели данной работы: 1) охарактеризовать вирулентность возбудителя желтой ржавчины на экспериментальных посевах ВИР в Дербенте и Пушкине; 2) с использованием молекулярных маркеров определить принадлежность изученных изолятов *P. striiformis* к инвазивным группам PstS1 и PstS2.

Материал и методы

Сбор желтой ржавчины (листьев с урединиопустулами) проводили на полях Дагестанской опытной станции – филиала ВИР (ДОС ВИР) и Научно-производственной базы «Павловские и Пушкинские лаборатории ВИР» в 2020 г. В Дагестане листья с урединиопустулами собирали с образцов мягкой и твердой пшеницы, в Пушкине – с мягкой пшеницы и тритикале. В обоих регионах наблюдали высокую степень развития болезни на естественном инфекционном фоне (рис. 1).

Анализировали вирулентность 89 монопустульных изолятов патогена, в том числе 64 пушкинских (по 32 с мягкой пшеницы и тритикале) и 25 дербентских (15 с мягкой, 10 с твердой пшеницы). Ограниченная жизнеспособность урединиоспор *P. striiformis* в сухом гербарном материале, присланном в качестве инфекционного



Рис. 1. Пораженность тритикале возбудителем желтой ржавчины на опытном поле ВИР в Пушкине (2020 г.)

Fig. 1. Triticale affected by the yellow rust pathogen on the experimental field of VIR in Pushkin (2020)

материала из Дербента, лимитировала получение более репрезентативной выборки изолятов. Данная проблема затрудняет работу с этим патогеном во всех лабораториях мира (El Amil et al., 2020; Novmøller et al., 2020). Для работы с пушкинской популяцией патогена использовали свежесобранные листья.

Размножение инфекционного материала, клонирование и изучение вирулентности популяций гриба проводили по оригинальной методике (Gulyaeva, Shaydayuk, 2020). Вначале 10–12-дневные растения образцов-дифференциаторов опрыскивали суспензией спор в малотоксичной для растений жидкости NOVEC 7100 (концентрация 10^6 спор/мл). Растения накрывали каркасом с полиэтиленом (для создания влажной камеры) и выдерживали в темноте при температуре 10°C . Спустя сутки полиэтилен снимали и растения переносили в климатическую камеру Versatile Environmental Test Chamber MLR-352H (SANYO Electric Co., Ltd.). Для инкубации растений использовали следующие параметры: 16 часов на свету (15000–20000 люкс) при температуре 16°C ; 8 часов без освещения при температуре 10°C . Проявление симптомов наблюдали спустя 12–18 дней после заражения.

Для характеристики вирулентности патогена использовали изогенные линии сорта 'Avocet' (AvS NIL) с генами *Yr1*, *Yr5*, *Yr6*, *Yr7*, *Yr8*, *Yr9*, *Yr10*, *Yr15*, *Yr17*, *Yr18*, *Yr24*, *Yr26*, *Yr27*, *YrAR*, *YrSp* и сорта-дифференциаторы ('Chinese 166' (*Yr1*), 'Lee' (*Yr7*, *Yr+*), 'Heines Kolben' (*Yr6*, *Yr+*), 'Vilmorin 23' (*Yr3*), 'Moro' (*Yr10*, *YrMor*), 'Strubes Dickkopf' (*YrSD*, *Yr+*), 'Suwon 92/Omar' (*YrSu*, *Yr+*); европейский 'Hybrid 46' (*Yr4*, *Yr+*), 'Reichersberg 42' (*Yr7*, *Yr+*), 'Heines Peko' (*Yr6*, *Yr2*), 'Nord Desprez' (*Yr3*, *YrND*, *Yr+*), 'Compare' (*Yr8*, *Yr19*), 'Carstens V' (*Yr32*, *Yr+*), 'Spaldings Prolific' (*YrSP*, *Yr+*), 'Heines VII' (*Yr2*, *Yr+*)). Семена данных наборов были любезно предоставлены А. С. Рсалиевым (Казахстан, Научно-исследовательский институт проблем биологической безопасности).

Тип реакции определяли по шкале G. Gassner и W. Straib (1926). Растения с баллами 0–2 относили к устойчивым, а 3, 4 и X – к восприимчивым. Для каждого изолята гриба исследования проводили в двукратной повторности. В случае несовпадения типа реакции эксперимент повторяли до получения стабильных результатов.

Оценку генетических дистанций между урединиообразцами патогена на разных видах-хозяевах в географически отдаленных регионах проводили по индексу Fst с использованием пакета программ GenAlEx (опция AMOVA).

В полевых условиях ДОС ВИР изучили устойчивость сортов-дифференциаторов и *Yr*-линий Avocet к желтой ржавчине на высоком естественном инфекционном фоне (поражение восприимчивого контроля 60–80%). Интенсивность поражения оценивали по модифицированной шкале Кобба (McIntosh et al., 1995).

С использованием молекулярных маркеров оценили принадлежность дербентских и пушкинских изолятов к высокоагрессивным инвазивным группам PstS1 и PstS2 (Walter et al., 2016). Для анализа использовали SCAR-маркеры SCP19M24 (SCP19M24a1 и SCP19M24a2) и SCP12M26 (SCP19M26a1 и SCP19M26a2). Изоляты, относящиеся к группе PstS1, имеют продукты амплификации всех четырех маркеров (SCP19M24a1 – 485 пн, SCP19M24a2 – 385 пн, SCP19M26a1 – 491 пн, SCP19M26a2 – 262 пн); изоляты группы PstS2 – маркеров SCP19M24a1, SCP19M24a2 и SCP19M26a2. У изолятов, не относящихся к этим двум группам, синтезируются продукты амплифи-

кации маркеров SCP19M24a2, SCP19M26a1 и SCP19M26a2. Выделение ДНК из монопустьельных изолятов проводили по методике A. F. Justesen et al. (2002). Для постановки ПЦР применяли параметры, предложенные S. Walter et al. (2016). Электрофорез проводили с использованием 1,5-процентного агарозного геля в ТВЕ-буфере.

Результаты и обсуждение

Изученная коллекция изолятов представлена 18 фенотипами вирулентности (расами). Состав региональных популяций гриба на разных видах растений-хозяев существенно варьировал; общие фенотипы среди них не обнаружены. Пушкинские изоляты с тритикале и мягкой пшеницы были представлены 14 фенотипами вирулентности (по 7 фенотипов на каждом виде-хозяине). Среди дербентских изолятов выявлено четыре фенотипа (3 на мягкой, 1 на твердой пшенице).

Вирулентность *P. striiformis* на образцах пшеницы и тритикале в Дербенте и Пушкине представлена в таблице 1. Среднее число аллелей вирулентности у изолятов патогена варьировало от 14 (дербентские с твердой пшеницы) до 7,7 (пушкинские с тритикале). Для дербентских и пушкинских изолятов с мягкой пшеницы этот показатель был сходен (13,3 и 13,6 соответственно).

Высокой эффективностью в двух пунктах изучения характеризовались гены *Yr5*, *Yr10*, *Yr15*, *Yr17*, *Yr24* и *Yr26*. Абсолютно неэффективны гены *Yr2*, *Yr6*, *YrSu* (вирулентность изолятов 100%). На других линиях наблюдали разнообразие изолятов по вирулентности (см. табл. 1). Значения частот вирулентности к большинству *Yr*-линий у дербентских и пушкинских коллекций *P. striiformis* с мягкой пшеницы были близки. Отмечены некоторые различия по вирулентности к сортам 'Carstens V' (*Yr32*, *Yr+*) и 'Nord Desprez' (*YrND*, *Yr3*, *Yr+*) (33 и 87%; 66 и 12% соответственно).

Гены *Yr5*, *Yr10* и *Yr15* относятся к группе высокоэффективных во всем мире (Novmøller et al., 2020). Изоляты, вирулентные к *Yr24*, отмечаются ограниченно на мягкой пшенице в странах Восточной Африки и Западной Азии. На европейской территории вирулентность к *Yr24* единично отмечается с 2006 г. на тритикале.

В российских и зарубежных сортах мягкой пшеницы широко распространены гены *Yr9*, *Yr18* и *Yr17*. Ген *Yr9* локализован в пшенично-ржаной транслокации 1BL.1RS, несущей также гены устойчивости к бурой (*Lr26*), стеблевой (*Sr31*) ржавчине и мучнистой росе (*Pm8*). Длительное возделывание сортов с этой транслокацией в России предопределило потерю эффективности гена *Lr26* и, вероятно, *Yr9*. Ген *Yr18* находится в кластере с генами устойчивости *Lr34_Sr57_Pm38*. Действие этих генов проявляется по типу количественной устойчивости в фазе взрослых растений. Ген *Yr17* относится к группе генов устойчивости взрослых растений (adult plant resistance gene). Он локализован в транслокации от *Aegilops ventricosa* Tausch. и сцеплен с генами устойчивости к бурой (*Lr37*) и стеблевой (*Sr38*) ржавчинам. Изоляты, вирулентные к линии AvYr17, широко представлены в западноевропейских странах, где повсеместно возделываются сорта с этой транслокацией (Novmøller et al., 2015, 2019, 2020).

Согласно индексу Fst, пушкинская и дербентская коллекции изолятов *P. striiformis* на мягкой пшенице имели умеренные различия. Изоляты с тритикале и твердой пшеницы существенно отличались от них и различались между собой (рис. 2).

Таблица 1. Частоты вирулентности (%) *Puccinia striiformis* West. к линиям и сортам с Yr-генами (2020 г.)
 Table 1. Virulence rates (%) of *Puccinia striiformis* West. on lines and cultivars with Yr genes (2020)

Yr-ген	Линии и сорта - носители Yr-генов	Дербент			Пушкин		
		Мягкая пшеница	Твердая пшеница	Всего	Мягкая пшеница	Тритикале	Всего
Yr1	AvSYr1 NIL, Chinese 166	66	100	80	75	0	37
Yr2	Heines Kolben (Yr6), Heines VII (Yr+*)	100	100	100	100	100	100
Yr3	Wilmorin 23	100	100	100	75	37	56
Yr4	Hybrid 46	66	100	80	87	0	43
Yr5	AvSYr5 NIL	0	0	0	0	0	0
Yr6	AvSYr6 NIL, Heines Kolben (Yr2)	100	100	100	100	100	100
Yr7	AvSYr7 NIL, Lee (Yr+), Reichersberg 42 (Yr+)	66	100	80	100	100	100
Yr8	AvSYr8 NIL, Compare (Yr19)	100	0	60	100	100	100
Yr9	AvSYr9 NIL	100	100	100	100	37	51
Yr10	AvSYr10 NIL, Moro (+YrMor)	0	0	0	0	0	0
Yr15	AvSYr15 NIL	0	0	0	0	0	0
Yr17	AvSYr17 NIL	0	0	0	0	0	0
Yr18	AvSYr18 NIL, Jupateco 73R	77	100	80	100	87	94
Yr24	AvSYr24 NIL	0	0	0	0	0	0
Yr25	Strubes Dickkopf (YrSD)	66	100	80	75	0	37
Yr26	AvSYr26 NIL	0	0	0	0	0	0
Yr27	AvSYr27 NIL	100	100	100	87	50	68
Yr32	Carstens V (Yr+)	33	100	60	87	0	43
YrSu	Suwon 92/Omar (Yr+)	100	100	100	100	100	100
YrSp	AvSYrSp NIL, Spaldings Prolific (Yr+)	100	100	100	75	53	48
YrND	Nord Desprez (Yr3, Yr+)	66	0	40	12	0	6
Yr6, Yr+	Heines Peko	100	100	100	87	0	43
YrAR	Avocet resistant	33	0	20	50	37	44
YrAS	Avocet susceptible	100	100	100	100	100	100
	Jupateco susceptible	100	100	100	100	100	100
	Число изученных монокустульных изолятов	15	10	25	32	32	64

+ означает наличие дополнительных неидентифицированных Yr-генов
 + means the presence of additional unidentified Yr genes

Principal Coordinates (PCoA)



Рис. 2. Многомерная диаграмма генетических расстояний между дербентскими и пушкинскими изолятами *Puccinia striiformis* West. с разных растений-хозяев (2020 г.):

D_Ta – дербентские изоляты с мягкой пшеницы; D_Td – дербентские изоляты с твердой пшеницы;
P_Ta – пушкинские изоляты с мягкой пшеницы; P_Tr – пушкинские изоляты с тритикале

Fig. 2. Principal coordinate analysis plot showing genetic distances between Derbent and Pushkin isolates of *Puccinia striiformis* West. collected on different host plants (2020):

D_Ta – Derbent isolates from bread wheat; D_Td – Derbent isolates from durum wheat;
P_Ta – Pushkin isolates from bread wheat; P_Tr – Pushkin isolates from triticale

В полевых условиях ДОС ВИР на высоком естественном инфекционном фоне иммунной реакцией (отсутствие симптомов поражения) характеризовались линии Avocet с генами Yr5, Yr7, Yr8, Yr10, Yr15, Yr24, YrAR и сорта-дифференциаторы 'Vilmorin 23' (Yr3), 'Moro' (Yr10, YrMor), 'Reichersberg 42' (Yr7, Yr+), 'Heines Peko' (Yr6, Yr+), 'Nord Desprez' (Yr3, YrND, Yr+), 'Compare' (Yr8, Yr19), 'Carstens V' (Yr32, Yr+), 'Spaldings Prolific' (YrSP, Yr+),

'Heines VII' (Yr2, Yr+). Пораженность линии Jupateco 73R с геном Yr18 не превышала 5%. Умеренно устойчивы (пораженность 5–10%) сорта 'Heines Kolben' (Yr6, Yr2), 'Strubes Dickkopf' (YrSD, Yr+, Yr25). Линии Avocet с генами Yr17, Yr18, YrSp, Yr27 и сорт 'Chinese 166' (Yr1) имели умеренно восприимчивую реакцию (25–30%), а остальные сорта и линии – высоковосприимчивую (50–80%) (табл. 2).

Таблица 2. Пораженность линий-дифференциаторов для желтой ржавчины на Дагестанской опытной станции ВИР (2020 г.)

Table 2. Damage of differential lines by yellow rust at Dagestan Experiment Station of VIR (2020)

Ген	Линия / сорт с геном Yr	Пораженность, %	Ген	Линия / сорт с геном Yr	Пораженность, %
Yr1	Yr1/6*Avocet S	60 – 80	Yr1	Chinese 166	25 – 30
Yr5	Yr5/6*Avocet S,	0	Yr6, Yr2	Heines Kolben	5 – 10
Yr6	Yr6/6*Avocet S	60 – 80	Yr3	Vilmorin 23	0
Yr7	Yr7/6*Avocet S,	0	Yr10, YrMor	Moro	0
Yr8	Yr8/6*Avocet S	0	YrSD, Yr+, Yr25	Strubes Dickkopf	0 – 5
Yr9	Yr9/6*Avocet S	60 – 80	YrSu, Yr+	Suwon 92/Omar	50 – 70
Yr10	Yr10/6*Avocet S	0	Yr4, Yr+	Hybrid 46	5 – 10
Yr15	Yr15/6*Avocet S	0	Yr7, Yr+	Reichersberg 42	0
Yr17	Yr17/6*Avocet S	25 – 30	Yr6, Yr+	Heines Peko	0
Yr18	Yr18/6*Avocet S	25 – 30	Yr3, YrND, Yr+	Nord Desprez	0
Yr24	Yr24/6*Avocet S	0	Yr8, Yr19	Compair	0
YrSp	YrSP/6*Avocet S	25 – 30	Yr32, Yr+	Carstens V	0
Yr27	Yr27/6*Avocet S,	25 – 30	YrSP, Yr+	Spaldings Prolific	0
Yr18	Jupateco 73R	1 – 5	Yr2, Yr+	Heines VII	0
YrAR	YrR/6*Avocet S,	0	Восприимчивый контроль	Jupateco Susceptible	60 – 80

С использованием молекулярных маркеров оценили принадлежность дербентских и пушкинских изолятов к высокоагрессивным инвазивным группам PstS1 и PstS2. Представители группы PstS1 не обнаружены, при этом в пушкинской коллекции выявлены два изолята, относящихся к инвазивной группе PstS2 (рис. 3), что указывает на их воздушный занос с соседних территорий. Несмотря на это, по нашему мнению, основным источником инфекции желтой ржавчины для зерновых культур на экспериментальных посевах ВИР в Пушкине и Дербенте являются дикорастущие злаки, которые широко произрастают в естественных ценозах вокруг. Например, в конце октября 2020 г. мы наблюдали поражение злаковых трав желтой ржавчиной на газонах и парках г. Пушкина. На ДОС ВИР в 2021 г. развитие болезни на злаковых травах, произрастающих вокруг станции, и коллекционных образцах диких видов было отмечено уже в середине февраля. Соответственно, при благоприятных погодных условиях патоген с диких злаков может заразить и культурные виды. Такое распространение инфекции в Дербенте ранее было показано для возбудителя бурой ржавчины (Berlyand-Kozhevnikov et al., 1978). Доказано, что основной (материнской) популяцией *P. triticina* в южном Дагестане является совокупность клонов патогена, паразитирующих в течение года на пырее и других многолетних злаках. Ранней весной, а иногда и с осени болезнь появляется на различных однолетних злаках. Распространение популяций возбудителя болезни с многолетних злаков на посевы пшеницы начинается с развития клонов, которые могут паразитировать на соответствующих растениях-хозяевах.

Высокое разнообразие возбудителя желтой ржавчины на дикорастущих злаках было показано в США.

При изучении коллекции изолятов *P. striiformis* с 11 видов дикорастущих злаков идентифицированы изоляты, вирулентные к мягкой пшенице (f. sp. *tritici*), к ячменю (f. sp. *hordei*), к обоим видам, а также ко ржи, тритикале и другим злакам (Cheng et al., 2016). Это согласуется с высказанным нами предположением о сохранении инфекции желтой ржавчины в изучаемых географических регионах.

Заключение

Впервые проведен анализ вирулентности популяций возбудителя желтой ржавчины на образцах пшеницы и тритикале, выращиваемых на коллекционных посевах ВИР в Дербенте и Пушкине в 2020 г. Охарактеризованы расовый состав, эффективность *Yr*-генов и специализация патогена к разным хозяевам (твердая и мягкая пшеница, тритикале). В полевых условиях Дагестанской ОС ВИР на высоком естественном инфекционном фоне изучена устойчивость изогенных *Yr*-линий Avocet и сортов-дифференциаторов.

В фазе проростков высокой эффективностью характеризовались гены *Yr5*, *Yr10*, *Yr15*, *Yr17*, *Yr24* и *Yr26*. Линии с этими генами были устойчивы также на ДОС ВИР, за исключением *AvYr17*. В фазе проростков пушкинские и дербентские изоляты *P. striiformis* с мягкой пшеницы умеренно различались между собой по вирулентности. Существенно отличались от них изоляты с твердой пшеницы и тритикале.

С использованием молекулярных маркеров в пушкинской коллекции *Puccinia striiformis* выявлены изоляты, относящиеся к особо опасным инвазивным группам PstS1 и PstS2, что обусловлено, скорее всего, аэрогенным заносом инфекции.

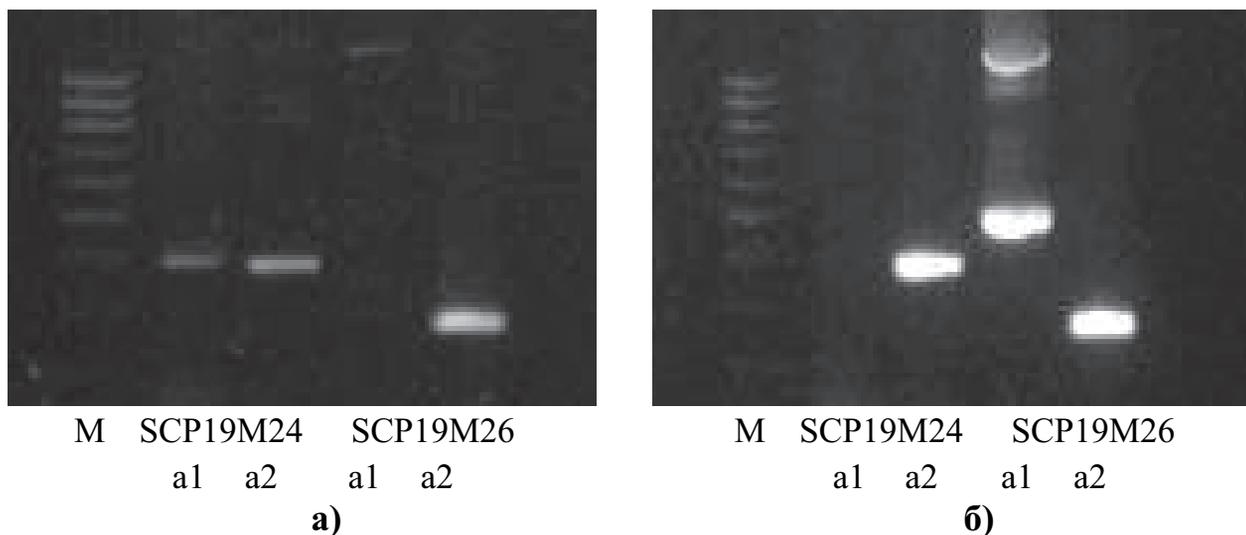


Рис. 3. Электрофореграммы ПЦР изолятов *Puccinia striiformis* West. со SCAR-маркерами SCP19M24 и SCP19M26:

- а) наличие продукта амплификации с маркерами SCP19M24a1, SCP19M24a2, SCP19M26a2 и отсутствие с SCP19M26a1 указывает на принадлежность изолятов к Pst2 группе;
б) наличие продуктов амплификации с маркерами SCP19M24a2, SCP19M26a1, SCP19M26a2 и отсутствие с SCP19M24a1 указывает на отличие изолятов от Pst1 и Pst2 групп

Fig. 3. Gel electrophoresis of *Puccinia striiformis* West. isolates after amplification of the SCAR markers SCP19M24 and SCP12M26:

- a) the presence of an amplification product with the markers SCP19M24a1, SCP19M24a2 and SCP19M26a2, and the absence with SCP19M26a1 indicate that the isolates belong to the Pst2 group;
b) the presence of amplification products with the markers SCP19M24a2, SCP19M26a1, SCP19M26a2, and the absence with SCP19M24a1 indicate the difference of the isolates from the Pst1 and Pst2 groups

Все фитопатологические исследования выполнены при поддержке Российского научного фонда, проект № 19-76-30005. Урединиообразцы *P. striiformis* были собраны с образцов зерновых культур, изучаемых в Пушкине и Дербенте в рамках государственного задания ВИР по проекту № 0662-2019-0006 «Поиск, поддержание жизнеспособности и раскрытие потенциала наследственной изменчивости мировой коллекции зерновых и крупяных культур ВИР для развития, оптимизированного генбанка и рационального использования в селекции и растениеводстве».

All phytopathological research was supported by the Russian Science Foundation, Project No. 19-76-30005. Samples of *P. striiformis* urediniospores were collected from cereal crop accessions studied within the framework of the State Task to VIR, Project No. 0662-2019-0006 "Search for and viability maintenance, and disclosing the potential of hereditary variation in the global collection of cereal and groat crops at VIR for the development of an optimized genebank and its sustainable utilization in plant breeding and crop production".

References / Литература

- Ali S., Rodriguez-Algaba J., Thach T., Sørensen C.K., Hansen J.G., Lassen P. et al. Yellow rust epidemics worldwide were caused by pathogen races from divergent genetic lineages. *Frontiers in Plant Science*. 2017;8:1057. DOI: 10.3389/fpls.2017.01057
- Berlyand-Kozhevnikov V.M., Dmitriyev A.P., Budashkina E.B., Shitova I.T., Reyter V.G. Resistance of wheat against leaf rust (Genetic diversity of the fungus' populations and the host plant) (Ustoychivost pshenitsy k buroy rzhavchine [Geneticheskoye raznoobrazie populyatsiy griba i rasteniya-khozyaina]). Novosibirsk: Nauka; 1978. [in Russian] (Берлянд-Кожевников В.М., Дмитриев А.П., Будашкина Е.Б., Шитова И.П., Рейтер В.Г. Устойчивость пшеницы к бурой ржавчине (Генетическое разнообразие популяций гриба и растения-хозяина). Новосибирск: Наука; 1978).
- Brar G.S., Kutcher H.R. Race characterization of *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici*, the cause of wheat stripe rust, in Saskatchewan and Southern Alberta, Canada and virulence comparison with races from the United States. *Plant Disease*. 2016;100(8):1744-1753. DOI: 10.1094/PDIS-12-15-1410-RE
- Chen W., Wellings C., Chen X., Kang Z., Liu T. Wheat stripe (yellow) rust caused by *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici*. *Molecular Plant Pathology*. 2014;15(5):433-446. DOI: 10.1111/mp.12116
- Chen X.M. Epidemiology and control of stripe rust [*Puccinia striiformis* f. sp. *tritici*] on wheat. *Canadian Journal of Plant Pathology*. 2005;27(3):314-337. DOI: 10.1080/07060660509507230
- Cheng P., Chen X.M., See D.R. Grass hosts harbor more diverse isolates of *Puccinia striiformis* than cereal crops. *Phytopathology*. 2016;106(4):362-371. DOI: 10.1094/PHYTO-07-15-0155-R
- El Amil R., Ali S., Bahri B., Leconte M., Vallavieille-Pope C., Nazari K. Pathotype diversification in the invasive PstS2 clonal lineage of *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* causing yellow rust on durum and bread wheat in Lebanon and Syria in 2010–2011. *Plant Pathology*. 2020;69(4):618-630. DOI: 10.1111/ppa.13164
- Gassner G., Straib W. Untersuchungen über die Infektionsbedingungen von *Puccinia glumarum* und *Puccinia graminis*. *Arbeitsergebnissen der Biologischen Reichsanstalt für Land- und Forstwirtschaft*. 1929;16(4):609-629. [in German]
- Gulyaeva E.I., Shaydayuk E.L. Virulence of Russian populations of the stripe rust causal agent. *Mycology and Phytopathology*. 2020;54(4):299-304. [in Russian] (Гультяева Е.И., Шайдаюк Е.Л. Вирулентность российских популяций возбудителя желтой ржавчины пшеницы. *Микология и фитопатология*. 2020;54(4):299-304). DOI: 10.31857/S0026364820040042
- Hovmøller M.S., Justesen A.F., Brown J.K.M. Clonality and long-distance migration of *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* in north-west Europe. *Plant Pathology*. 2002;51(1):24-32. DOI: 10.1046/j.1365-3059.2002.00652.x
- Hovmøller M.S., Patpour M., Rodriguez-Algaba J., Thach T., Justesen A.F., Hansen J.G. GRRC annual report 2019: Stem- and yellow rust genotyping and race analyses. Report of stem and yellow rust genotyping 2019: GRRC, Aarhus University, Denmark; 2020. Available from: https://agro.au.dk/fileadmin/www.grcc.au.dk/International_Services/Pathotype_YR_results/GRRC_annual_report_2019.pdf [accessed Feb. 20, 2021].
- Hovmøller M.S., Rodriguez-Algaba J., Hansen J.G. Report for *Puccinia striiformis* race analyses 2015. , Global Rust Reference Center (GRRC). Aarhus University, Flakkebjerg, Dk-4200 Slagelse, Denmark. Report of yellow rust races 2015: Global Rust Reference Center, Aarhus University, Denmark; 2016. Available from: https://agro.au.dk/fileadmin/Summary_of_Puccinia_striiformis_race_analysis_2015.pdf [accessed Feb. 20, 2021].
- Hovmøller M.S., Rodriguez-Algaba J., Thach T., Justesen A.F., Hansen J.G. Report for *Puccinia striiformis* race analyses/molecular genotyping, GRRC, Flakkebjerg, DK- 4200 Slagelse, Denmark. Report of yellow rust races 2018: GRRC, Aarhus University, Denmark; 2019. Available from: https://agro.au.dk/fileadmin/www.grcc.au.dk/International_Services/Pathotype_YR_results/Summary_of_Puccinia_striiformis_molecular_genotyping_2018.pdf [accessed Feb. 20, 2021].
- Justesen A.F., Ridout C.J., Hovmøller M.S. The recent history of *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* in Denmark as revealed by disease incidence and AFLP markers. *Plant Pathology*. 2002;51(1):13-23. DOI: 10.1046/j.0032-0862.2001.00651.x
- Koyshibayev M. About the International Yellow Rust Conference (O mezhdunarodnoy konferentsii po zheltoy rzhavchine). *Mycology and Phytopathology*. 2002;36(4):83-85. [in Russian] (Койшибаев М. О международной конференции по желтой ржавчине. *Микология и фитопатология*. 2002;36(4):83-85).
- McIntosh R.A., Wellings C.R., Park R.F. (eds). Wheat rusts. An atlas of resistance genes. Dordrecht: Springer Netherlands; 1995.
- Walter S., Ali S., Kemen E., Nazari K., Bahri B.A., Enjalbert J. et al. Molecular markers for tracking the origin and worldwide distribution of invasive strains of *Puccinia striiformis*. *Ecology and Evolution*. 2016;6(9):2790-2804. DOI: 10.1002/ece3.2069
- Wellings C.R. Global status of stripe rust: a review of historical and current threats. *Euphytica*. 2011;179(1):129-141. DOI: 10.1007/s10681-011-0360-y

Прозрачность финансовой деятельности / The transparency of financial activities

Авторы не имеют финансовой заинтересованности в представленных материалах или методах.

The authors declare the absence of any financial interest in the materials or methods presented.

Для цитирования / How to cite this article

Шайдаюк Е.Л., Яковлева Д.Р., Абдуллаев К.М., Пюккенен В.П., Гультяева Е.И. Популяционно-генетические исследования *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* в Дагестане и на Северо-Западе России. Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 2021;182(3):174-181. DOI: 10.30901/2227-8834-2021-3-174-181

Shaydayuk E.L., Yakovleva D.R., Abdullaev K.M., Pyukkenen V.P., Gulyaeva E.I. Population genetics studies of *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* in Dagestan and Northwestern Russia. Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding. 2021;182(3):174-181. DOI: 10.30901/2227-8834-2021-3-174-181

Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы / The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work

Дополнительная информация / Additional information

Полные данные этой статьи доступны / Extended data is available for this paper at <https://doi.org/10.30901/2227-8834-2021-3-174-181>

Мнение журнала нейтрально к изложенным материалам, авторам и их месту работы / The journal's opinion is neutral to the presented materials, the authors, and their employer

Авторы одобрили рукопись / The authors approved the manuscript

Конфликт интересов отсутствует / No conflict of interest

ORCID

Shaydayuk E.L. <https://orcid.org/0000-0003-3266-6272>

Yakovleva D.R. <https://orcid.org/0000-0003-0464-042X>

Abdullaev K.M. <https://orcid.org/0000-0001-5095-1291>

Pyukkenen V.P. <https://orcid.org/0000-0002-9171-2964>

Gulyaeva E. I. <https://orcid.org/0000-0001-7948-0307>

Greenbug resistance in barley landraces from Uzbekistan

DOI: 10.30901/2227-8834-2021-3-182-185

УДК 633.16:632.732:581.573.4

Поступление/Received: 16.06.2021

Принято/Accepted: 02.09.2021



E. E. RADCHENKO^{1*}, K. D. DYATLOVA²,
D. E. AKIMOVA¹, I. A. ZVEINEK¹

¹ N.I. Vavilov All-Russian Institute
of Plant Genetic Resources,

42, 44 Bolshaya Morskaya Street,
St. Petersburg 190000, Russia

* ✉ eugene_radchenko@rambler.ru

² National Research Lobachevsky State University
of Nizhny Novgorod,
23 Gagarin Avenue, Nizhny Novgorod 603950, Russia

Устойчивость к обыкновенной злаковой тле образцов местного ячменя из Узбекистана

Е. Е. РАДЧЕНКО^{1*}, К. Д. ДЯТЛОВА²,
Д. Е. АКИМОВА¹, И. А. ЗВЕЙНЕК¹

¹ Федеральный исследовательский центр
Всероссийский институт генетических
ресурсов растений имени Н.И. Вавилова,
190000 Россия, г. Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44

* ✉ eugene_radchenko@rambler.ru

² Национальный исследовательский Нижегородский
государственный университет имени Н.И. Лобачевского,
603950 Россия, г. Нижний Новгород, пр. Гагарина, 23

Background. The greenbug (*Schizaphis graminum* Rondani) can significantly reduce the yield of barley and other cereals in the southern regions of Russia. Cultivation of resistant varieties can significantly limit the pathogen's harmfulness. At the same time, specific interaction with the genotypes of the host plant, characteristic of *S. graminum*, requires a continuous search for new resistance donors to broaden the genetic diversity of barley cultivars.

Materials and methods. The resistance of 178 accessions of barley landraces from Uzbekistan to the Krasnodar greenbug population was tested in laboratory experiments. Juvenile plants were infested with aphids of different ages, and when the susceptible control died (cv. 'Belogorsky'), resistance was assessed on a 0 to 10 (plant death) rating scale. Plants with a damage rate of 1–4 points (up to 30% of the leaf surface being damaged) belonged to the resistant class; damage rate of 5–8 points indicated moderate resistance of plants, and that of 9–10 meant susceptibility. In addition, we assessed the aphid damage of the winter barley cultivar 'Post', protected by the previously identified resistance gene *Rsg1*.

Results and conclusions. We identified 52 barley accessions as heterogeneous for the studied trait. In six accessions, plants with high (points 3 to 4) and moderate (5 to 8) resistance were identified; 6 accessions were differentiated into 3 phenotypic classes: resistant, moderately resistant, and susceptible; and in 40 accessions the manifestation of the resistance component varied within 5 to 7 points (from 31 to 60% of the leaf surface being damaged). The distinctly expressed resistance of 12 accessions is controlled by alleles of resistance genes that differ from *Rsg1*. After selection for resistance, the identified accessions can be used in breeding.

Key words: *Hordeum vulgare* L., *Schizaphis graminum* Rondani, genes for resistance, plant breeding.

Актуальность. Обыкновенная злаковая тля *Schizaphis graminum* Rondani способна существенно снизить урожайность ячменя и других злаковых культур в южных регионах России. Вредоносность фитофага может лимитировать возделывание устойчивых сортов. В то же время характерное для *S. graminum* специфическое взаимодействие с генотипами растения-хозяина определяет необходимость постоянного поиска новых доноров устойчивости для расширения генетического разнообразия сортов ячменя.

Материалы и методы. В лабораторных экспериментах изучили устойчивость 178 образцов местного ячменя из Узбекистана к краснодарской популяции насекомого. Ювенильные растения заселяли разновозрастными тлями и при гибели восприимчивого контроля (сорт 'Белогорский') оценивали устойчивость по шкале от 0 до 10 (гибель растений). К классу устойчивых относили растения с баллами 1–4 (повреждено до 30% листовой поверхности), поврежденность 5–8 баллов свидетельствовала об умеренной устойчивости растений, 9–10 – о восприимчивости. Кроме того, оценили поврежденность тлей сорта озимого ячменя 'Post', который защищен идентифицированным ранее геном устойчивости *Rsg1*.

Результаты и выводы. Выделили 52 гетерогенных по изученному признаку образцов ячменя. У шести образцов выявлены растения с высокой (3–4 балла) и умеренной (5–8 баллов) устойчивостью, 6 образцов дифференцированы на 3 фенотипических класса: устойчивый, умеренно устойчивый, восприимчивый, а у 40 образцов проявление устойчивого компонента варьировало в пределах 5–7 баллов (повреждено от 31 до 60% листовой поверхности). Отчетливо выраженная устойчивость 12 образцов контролируется аллелями генов устойчивости, отличающимися от *Rsg1*. После отбора по устойчивости выделенные образцы могут быть использованы в селекции.

Ключевые слова: *Hordeum vulgare* L., *Schizaphis graminum* Rondani, гены устойчивости, селекция растений.

Introduction

Cereal crops in Southern Russia are significantly damaged by greenbug (*Schizaphis graminum* Rondani). Breeding and cultivation of resistant varieties is the radical, cheapest and most environmentally friendly way to reduce the harm. The insect is characterized by differential interaction with host plants, which determines the need for a constant search for new resistance donors for breeding.

There are two known genes controlling the resistance of barley (*Hordeum vulgare* L.) to *S. graminum*, effective against certain greenbug biotypes in the United States. Korean winter barley varieties, Omugi and Dobaku, were used to develop commercial cultivars protected by the dominant *Rsg1* gene, which controls resistance to greenbug biotypes B-G, I-K, CWR, and WWG, but not to H (Atkins, Dahms, 1945; Puterka et al., 1988; Anstead et al., 2003). The second dominant gene, *Rsg2*, which determines resistance to the same greenbug biotypes as *Rsg1* but, unlike *Rsg1*, is effective against the TX1 biotype, was identified in PI 426756 from Pakistan (Merkle et al., 1987; Anstead et al., 2003; Porter et al., 2007).

According to the results of our experiments, barley landraces are a valuable enrichment source for the bank of genes effective against *S. graminum*. For example, a study of 1358 barley accessions from the countries of East and South Asia resulted in finding heterogeneous forms with different expression levels of their resistance to the Krasnodar greenbug population. High resistance in 98 accessions is controlled by alleles nonidentical to the alleles of the previously identified *Rsg1* gene (Radchenko et al., 2014).

Studying 48 barley accessions from Uzbekistan for resistance to the Krasnodar population of *S. graminum* disclosed a rather high (18.4%) frequency of forms differing in the level of resistance expression. High resistance of at least three accessions is controlled by alleles different from *Rsg1* (Radchenko et al., 2017). It should be mentioned that the tested set is only a small part of the accessions that arrived to the VIR collection from Uzbekistan. The purpose of this study was

to complete the research into the hereditary diversity of barleys from Uzbekistan in the context of their resistance to greenbug.

Materials and methods

Laboratory experiments were conducted to assess 178 accessions of local barleys from Uzbekistan for their resistance to the Krasnodar population of *S. graminum* collected at the Kuban Experiment Station of VIR, Gulkevichy District. Besides, the winter barley cv. 'Post' (k-31204, USA) with the earlier identified resistance gene *Rsg1* was also included in the tests.

The tests were carried out in a controlled light room, where the air temperature was maintained at 20–25°C. Aphids were cultivated on wheat seedlings of cv. 'Leningradskaya 98'. Plant tissues necrotize in the places of greenbug feeding, making it possible to assess the damage. To assess resistance, seeds were sown in rows into plastic trays filled with nonsterile potting soil. Each tray contained two rows of the nonresistant control cv. 'Belogorsky' (k-22089), 10 rows of the tested accessions, and cv. 'Post'.

Mixed-age aphids were dropped on juvenile plants (4–5 insects per plant), and when the control died (usually 10–14 days after colonization), resistance was assessed using the scale from 0 (no damage) to 10. Plants with points 1 to 4 (up to 30% of the leaf surface was damaged) were classified as resistant, and 9 to 10 as susceptible (Radchenko, 2008). The accessions identified as resistant were retested.

Results and discussion

The screening resulted in identifying 52 heterogeneous accessions. Six accessions yielded plants with high (points 3 to 4) and moderate (5 to 8) resistance, 6 accessions were differentiated into 3 phenotypic classes: resistant, moderately resistant, and susceptible (Table), and in 40 accessions the manifestation of resistance varied from 5 to 7 (31 to 60% of the leaf surface was damaged).

Table. Greenbug resistance scores in barley accessions

Таблица. Образцы ячменя, выделенные по устойчивости к обыкновенной злаковой тле

VIR catalogue No. / № по каталогу ВИР	Accession / Образец	Variety / Разновидность	Resistance scores / Устойчивость, балл
2995	Local	<i>pallidum</i>	3, 7, 9
5104	«	<i>nigrum, pallidum</i>	3, 4, 7
6104	«	<i>pallidum</i>	3, 5
6105	«	<i>pallidum, pyramidatum</i>	3, 7, 8
6110	«	<i>pallidum, nutans</i>	3, 4, 7
26086	«	<i>pallidum</i>	3, 7, 9
26090	«	<i>pallidum</i>	3, 5, 8
26119	«	<i>pallidum</i>	3, 7, 9
26128	«	<i>pallidum</i>	3, 7, 9
26133	«	<i>pallidum</i>	3, 5, 9
26160	«	<i>pallidum</i>	3, 5, 9
27894	Nutans 54	<i>nutans</i>	3, 4, 8
31204	Post (control)	<i>pyramidatum</i>	7, 8, 9
22089	Belogorsky (control)	<i>pallidum</i>	9, 10

Significant variability of the studied trait may be induced by the expression of genes with low expressivity and/or (more likely) the presence of clones differing in virulence to the tested barleys in the Krasnodar greenbug population.

The earlier (Radchenko et al., 2017) assessment of 48 accessions from Uzbekistan succeeded in identifying one resistant barley form and two heterogeneous ones, with the damage score in their resistance components from 3 to 8, or 6.25% of the total number of accessions tested. In these experiments with 178 barley accessions, 12 heterogeneous forms were identified for distinct manifestations of the trait (points 3 to 4) in plants of the resistance component, or 6.74%.

The damage on cv. 'Post' plants with the *Rsg1* resistance gene varied from 7 to 9 points, i.e., clones virulent to this cultivar prevailed in the Krasnodar greenbug population. Obviously, the accessions whose damage in their resistance components scored 3 points (Table) were protected by alleles of resistance genes that differ from the previously identified *Rsg1* gene.

Conclusions

As a result of testing 178 local barley accessions from Uzbekistan, a fairly significant (6.74%) percentage of plant forms with distinct manifestations of greenbug resistance was observed. Heterogeneous forms were identified, differing in the expression level of resistance to the Krasnodar population of *Schizaphis graminum*. The distinctly expressed resistance in 12 accessions is controlled by alleles of resistance genes that differ from the previously identified *Rsg1*. The identified accessions are of interest for immunity-targeted barley breeding.

Исследование выполнено при поддержке РФФИ (грант № 20-016-00048) и в рамках государственного задания согласно тематическому плану ВИР № 0662-2019-0006 «Поиск, поддержание жизнеспособности и раскрытие потенциала наследственной изменчивости мировой коллекции зерновых и крупяных культур ВИР для развития, оптимизированного генбанка и рационального использования в селекции и растениеводстве».

The research was supported by the Russian Foundation for Basic Research (Grant No. 20-016-00048) and performed within the framework of the State Task according to the theme plan of VIR, Project No. 0662-2019-0006 "Search for and viability maintenance, and disclosing the potential of hereditary variation in the global collection of cereal and groat crops at VIR for the development of an optimized genebank and its sustainable utilization in plant breeding and crop production".

References / Литература

- Anstead J.A., Burd J.D., Shufran K.A. Over-summering and biotypic diversity of *Schizaphis graminum* (Homoptera: Aphididae) populations on noncultivated grass hosts. *Environmental Entomology*. 2003;32(3):662-667. DOI: 10.1603/0046-225X-32.3.662
- Atkins I.M., Dahms R.G. Reaction of small-grain varieties to green bug attack. *USDA Technical Bulletin*. 1945;901:1-30. Available from: <https://naldc.nal.usda.gov/download/CAT86200893/PDF> [accessed Jan. 20, 2021].
- Merkle O.G., Webster J.A., Morgan G.H. Inheritance of a second source of greenbug resistance in barley. *Crop Science*. 1987;27(2):241-243. DOI: 10.2135/cropsci1987.0011183X002700020023x
- Porter D.R., Burd J.D., Mornhinweg D.W. Differentiating greenbug resistance genes in barley. *Euphytica*. 2007;153(1-2):11-14. DOI: 10.1007/s10681-006-9193-5
- Puterka G.J., Peters D.C., Kerns D.L., Slosser J.E., Bush L., Worrall D.W. et al. Designation of two new greenbug (Homoptera: Aphididae) biotypes G and H. *Journal of Economic Entomology*. 1988;81(6):1754-1759. DOI: 10.1093/jee/81.6.1754
- Radchenko E.E. Cereal aphids (Zlakovye tli). In: *The study of the genetic resources of cereal crops for resistance to harmful organisms. Guidelines (Izucheniye geneticheskikh resursov zernovykh kultur po ustoychivosti k vrednym organizmam. Metodicheskoye posobiye)*. Moscow: Russian Academy of Agricultural Sciences; 2008. p.214-257. [in Russian] (Радченко Е.Е. Злаковые тли. В кн.: *Изучение генетических ресурсов зерновых культур по устойчивости к вредным организмам. Методическое пособие*. Москва: Россельхозакадемия; 2008. С.214-257).
- Radchenko E.E., Kuznetsova T.L., Chumakov M.A., Zveinek I.A., Semenova A.G. Greenbug resistance in barley accessions from Uzbekistan (Ustoychivost obraztsov jachmenya iz Uzbekistana k obyknovennoy zlakovoy tle). *Scientific support for the development of the agro-industrial complex in the context of import substitution. Collected scientific papers. Part 1 (Nauchnoye obespecheniye razvitiya APK v usloviyakh importozameshcheniya. Sbornik nauchnykh trudov. Chast 1)*. St. Petersburg: St. Petersburg State Agricultural University; 2017. p.117-120. [in Russian] (Радченко Е.Е., Кузнецова Т.Л., Чумаков М.А., Звейнек И.А., Семенова А.Г. Устойчивость образцов ячменя из Узбекистана к обыкновенной злаковой тле. В кн.: *Научное обеспечение развития АПК в условиях импортозамещения. Сборник научных трудов. Часть 1*. Санкт-Петербург: СПГАУ; 2017. С.117-120).
- Radchenko E.E., Kuznetsova T.L., Zveinek I.A., Kovaleva O.N. Greenbug resistance in barley accessions from East and South Asia. *Russian Agricultural Sciences*. 2014;40(2):117-120. DOI: 10.3103/S1068367414020177

Прозрачность финансовой деятельности / The transparency of financial activities

Авторы не имеют финансовой заинтересованности в представленных материалах или методах.

The authors declare the absence of any financial interest in the materials or methods presented.

Для цитирования / How to cite this article

Радченко Е.Е., Дятлова К.Д., Акимова Д.Е., Звейнек И.А. Устойчивость к обыкновенной злаковой тле образцов местного ячменя из Узбекистана. Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 2021;182(3):182-185. DOI: 10.30901/2227-8834-2021-3-182-185

Radchenko E.E., Dyatlova K.D., Akimova D.E., Zveinek I.A. Greenbug resistance in barley landraces from Uzbekistan. Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding. 2021;182(3):182-185. DOI: 10.30901/2227-8834-2021-3-182-185

Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы / The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work

Дополнительная информация / Additional information

Полные данные этой статьи доступны / Extended data is available for this paper at <https://doi.org/10.30901/2227-8834-2021-3-182-185>

Мнение журнала нейтрально к изложенным материалам, авторам и их месту работы / The journal's opinion is neutral to the presented materials, the authors, and their employer

Авторы одобрили рукопись / The authors approved the manuscript

Конфликт интересов отсутствует / No conflict of interest

ORCID

Radchenko E.E. <https://orcid.org/0000-0002-3019-0306>

Dyatlova K.D. <https://orcid.org/0000-0002-9397-9304>

Akimova D.E. <https://orcid.org/0000-0002-0657-1715>

Zveinek I.A. <https://orcid.org/0000-0003-2266-6408>

Человек, стоящий на глобусе

DOI: 10.30901/2227-8834-2021-3-186-190



УДК 58:910.4(100):82-4

Поступление/Received: 09.08.2021

Принято/Accepted: 02.09.2021

М. А. ВИШНЯКОВА

Федеральный исследовательский центр
Всероссийский институт генетических ресурсов
растений имени Н.И. Вавилова,
190000 Россия, г. Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44
✉ m.vishnyakova.vir@gmail.ru

The man standing on the globe

M. A. VISHNYAKOVA

N.I. Vavilov All-Russian Institute
of Plant Genetic Resources,
42, 44 Bolshaya Morskaya Street,
St. Petersburg 190000, Russia
✉ m.vishnyakova.vir@gmail.ru

В ознаменование очередного, 134-го дня рождения Н. И. Вавилова публикуем эссе М. А. Вишняковой «Человек, стоящий на глобусе». Оно написано в качестве вводной статьи к испаноязычному переводу книги Н. И. Вавилова «Пять континентов» – «Cinco continentes». Это издание вышло в 2015 г. в Испании в небольшом издательстве Libros del Jata города Бильбао. М. А. Вишнякова приняла непосредственное участие в его создании. Будучи знакома с издателем и редактором книги – бывшим преподавателем ботаники университета Страны Басков Густаво Ренобалесом, обратившимся к ней за помощью в самом начале своего издательского пути, она способствовала совершению формальностей, связанных с авторским правом, переводу, снабжению иллюстративным материалом, разрешению некоторых ботанических и лингвистических затруднений (Vishnyakova, 2017). Работа над книгой заняла более двух лет.

Данное эссе было опубликовано только на испанском языке. Приводим его русскоязычный оригинал.

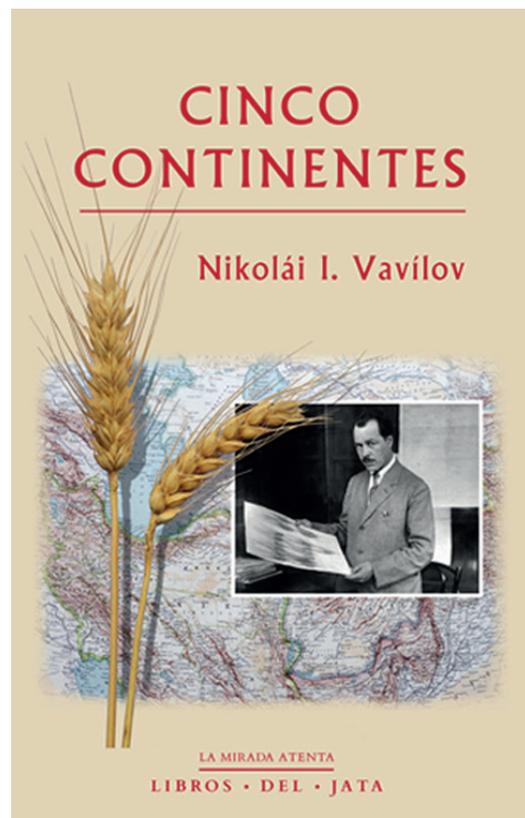
The forthcoming 134th birthday of Nikolai Vavilov has inspired the editors to publish the essay *The Man Standing on the Globe* written by Dr. Margarita Vishnyakova as the introductory article to the Spanish translation of Vavilov's *Five Continents (Cinco continentes)*. This book was published in 2015 by *Libros del Jata S.L.*, a small publishing company in Bilbao, Spain. Margarita Vishnyakova was directly involved in the process of publication. She was acquainted with Dr. Gustavo Renobales, a former professor of botany at the University of the Basque Country, who became the book's editor and publisher. As soon as the publishing process was initiated, Gustavo sought Margarita's aid. She helped to overcome formalities associated with copyright and assisted with translation and selection of illustrations, also contributing to the solution of some botanical and linguistic problems (Vishnyakova, 2017). It took two years to finalize the publication.

This essay was published only in Spanish. The original Russian version is presented here.

Николай Вавилов – личность планетарного масштаба. Крупнейший ученый XX века, он оставил неизгладимый след в науке и в организации сельского хозяйства в своей стране, оказав немалое влияние и на мировое земледелие.

Интерес ученого к мировым растительным ресурсам как источнику благосостояния человечества начался с изучения истории сельскохозяйственных цивилизаций. В одной из своих работ Н. Вавилов (1932) писал: «Изучение мирового земледелия наглядно свидетельствует о неустойчивости земного шара даже с точки зрения элементарного использования природных ресурсов» (Vavilov, 1932, p. 23). Именно обустройству земного шара путем совершенствования земледелия и рационального использования «мирового сортового и видового разнообразия растений», ученый посвятил свою жизнь. Он сыграл ведущую роль в развитии научной селекции в СССР, в полной сортомене культурных растений, возделываемых в стране в 1920–1930 гг., в значительном расширении их видового состава.

Еще в молодости Н. Вавилов сформулировал свою жизненную задачу как постижение «философии бытия», под которой подразумевал осмысление истории, развития и региональных особенностей такого глобального явления, как мировое земледелие. Для этого он путешествовал по миру, изучая мировое разнообразие растительных ресурсов, происхождение и эволюцию культурных растений, места вхождения в культуру разных видов,



национальные и исторические традиции их использования, пути миграции растений вместе с переселениями народов. Он собирал семена и черенки, зачастую в труднодоступных районах, порою рискуя жизнью, для того, чтобы взять лучшее для растениеводства своей страны, чтобы привезти «...«строительный материал» – виды и сорта – с необходимыми определенными отдельными свойствами, которые должны быть использованы советской селекцией...» (Vavilov, 1939, p. 55).

Однако ученый не может ставить перед собой исключительно утилитарные задачи. В основе любых практических достижений лежат фундаментальные исследования. Теоретические разработки Н. И. Вавилова, созданные почти столетие назад, до сих пор не утратили своей актуальности, ибо по масштабности и глубине они надолго предвосхитили свое время. Учение об иммунитете, закон гомологических рядов в наследственной изменчивости, теория центров происхождения культурных растений, учение о виде, учение об исходном материале для селекции, дифференциальная систематика растений. Это далеко не полный перечень крупных фундаментальных трудов ученого. Им написано более 300 статей и монографий, большая часть которых посвящена проблемам развития земледелия в разных уголках и природных зонах земного шара. Большинство этих работ появилось в результате экспедиционных обследований.

Как же случилось, что высокая планетарная миссия выпала выходцу из простой русской семьи, выпускнику Московского сельскохозяйственного института, получившему в нем скромную специальность агронома? Как получилось, что молодой человек, мучительно определяющийся с выбором жизненного пути, о чем свидетельствуют его дневники и письма, со временем овладел познаниями, позволившими ему быть крупным специалистом во многих биологических дисциплинах, занять ключевые позиции в растениеводческой науке и организации сельского хозяйства целой страны, стать всемирно признанным ученым, как никто другой, понимающим проблемы мирового земледелия?

Именно дневники Николая Вавилова, которые он вел в студенчестве, и его личные письма помогут нам в ответе на этот вопрос. Поступив в Московский сельскохозяйственный институт в 1906 г., он с первого курса увлекся естествознанием, дарвинизмом, вопросами изменчивости и наследственности, эволюции растений. Много времени он уделял экспериментальной работе, изучая вопросы питания, иммунитета растений, овладевая основами селекции. В одном из писем он писал: «начался и новый цикл: летние наблюдения. Самое ценное и нужное. На очереди просмотр сотен сосудов и тысяч деленок с описанием, размышлениями...»¹. К окончанию института он определился с выбором специальности – агрономия, культурные растения, их изучение и совершенствование путем селекции, их выращивание и производство в соответствующих природно-климатических зонах.

На студенческие годы пришлось первое путешествие Н. Вавилова – на Кавказ. Это была экскурсия, посвященная знакомству с природой богатого флористического района, заронившая в душу молодого исследователя желание «видеть мир». В дальнейшем последуют поездки в Иран (Персию), на Памир, в Афганистан, страны Средиземноморья, Абиссинию и Эритрею, в Северную и Южную Америки, Японию и Китай, на остров Формоза, в многочисленные уголки Советского Союза. Всего Н. Ва-

вилов посетил 50 государств и две подмандатные территории (Палестину и княжество Трансиорданию) (Goncharov, 2012). Мировое сообщество ученых признавало его как выдающегося путешественника. За экспедицию в Афганистан и за посещение неизвестного миру Кафаристана он был награжден медалью Географического общества СССР, которая называлась «За географический подвиг».

Он не успел написать книгу о своих путешествиях так, как задумывал. Многие впечатления остались лишь в виде небольших фрагментов. Но идеология экспедиций Н. И. Вавилова в сжатой форме хорошо отражена в его письмах к жене, Елене Барулиной, которая была его ученицей, коллегой, единомышленником².

Из самой продолжительной экспедиции по странам Средиземного моря в 1926–1927 гг. Вавилов писал: «Подытоживаю Средиземье <...> в общем поездка была удачная. Собран огромный материал. И кое-что сделано для философии. Все еще мало, так далеко до овладения миром, а овладеть им надо. Это задача жизни. И больше этого сделать некому» (Vishnyakova, 2016, p. 308). И далее из разных стран телеграфным стилем: «...штудирую Аравию...», «...Италию почти постиг...», «...Сирию немного постиг...».

Такие же короткие сводки он писал Елене и из других поездок. «Чувствую, что для философии бытия слишком мало знаю тропики и субтропики» (Vishnyakova, 2016, p. 333), – писал он в 1930 г. по пути из Англии в США. И через три месяца из Мексики: «...для философии бытия, дорогая, надо тут быть и мир надо видеть. Осталось немного. Сегодня понял за день больше, чем из всех книг читанных» (Vishnyakova, 2016, p. 338).

Последовательно он изучал те районы земного шара, где, по его убеждению, можно было собрать ценнейший растительный материал. Обработка привозимых семян и гербариев позволила опубликовать ряд ценных трудов, среди которых уже в 1926 г. были «Центры происхождения культурных растений». Он первым в мире указал на центры формообразования и сосредоточения величайшего разнообразия растительных форм, откуда могут быть почерпнуты источники ценных генов, нужных для селекционной работы или для непосредственного внедрения в сельское хозяйство. Он понимал, что для такой обширной страны, как СССР, занимающей 1/6 часть суши, с чрезвычайно разнообразными климатическими и почвенными зонами, необходимо огромное сортовое разнообразие приспособленных к этим зонам и в то же время высокопродуктивных растений, колоссальный исходный материал для селекции. «Если кому-либо нужен исходный материал для селекции, для введения в культуру того или иного вида, то отойти от концепции географических центров развития родов и видов он не может, так как география видов, сортового и видового разнообразия действительно существует, и она есть основной факт эволюции» (Vavilov, 1939, p. 55).

Н. Вавилов, а позднее сотрудники его института собрали десятки тысяч образцов растений, пополняя коллекцию мировых генетических ресурсов, которую он создал как одно из первых и крупнейших в мире хранилищ мирового генофонда растительных ресурсов в руководимом им институте. В этом институте, расположенном в Санкт-Петербурге (Ленинграде) и известном всему миру как ВИР, или институт Вавилова, поступавший материал изучали, систематизировали, выделяли лучшие образцы для селекционного улучшения или непосредст-

¹ Письмо Н. И. Вавилова к Е. Н. Сахаровой от 28 июня 1911 г. (Vishnyakova, Klychkova, 2012).

² Письма к Е. Барулиной (Vishnyakova, 2007).

венного использования в производстве. Уже к 1940 г. ВИР пополнил сельскохозяйственное производство страны 254 сортами (Vavilov, 1965).

Еще при жизни ученого ценность созданной им коллекции была осознана специалистами. В 1935 г. один из ведущих агрономов страны академик Н. М. Тулайков писал Н. Вавилову: «Вашей поистине неумолимой и неутомимой энергии мы обязаны теми огромными ценностями, которые мы пока еще совсем не научились ценить и даже понимать. Сам я только в последнюю поездку с Вами понял и воспринял то исключительное по ценности богатство, которое доставили Вы нашей стране своими путешествиями и привезенными коллекциями. Для меня это долго было делом коллекционерства, и только за последнее время я почувствовал совершенно ясно, что значит для нас эта Ваша работа»³.

Научными ориентирами в генетическом разнообразии, сосредоточенном в коллекции, стали работы Н. И. Вавилова «Географические закономерности в распределении генов культурных растений» (1927), «Линнеевский вид как система» (1931) и созданный им дифференциальный ботанико-географический метод (1962). Ученый впервые указал на то, что виды растений «...в своей эволюции, в процессе своего расселения из первичных очагов видообразования распались на определенные экологические и географические группы» (Vavilov, 1962, p. 492). Например, культурные растения, возделываемые в странах западного и северного Средиземноморья, в течение многих веков подвергались тщательному отбору, культивировались на плодородных почвах, в условиях мягкого климата и в большинстве своем характеризуются мощными размерами, крупными плодами и семенами. В засушливых условиях стран южной и восточной частей средиземноморского бассейна произрастают скороспелые растения, адаптированные к засухе и жаре. «...В их дифференциации на агро-экологические и географические группы, можно отметить параллелизм не только по морфологическим признакам, но и по физиологическим и биологическим особенностям. Это привело нас к установлению областей локализации определенных типов с определенными физиологическими и морфологическими признаками» (Vavilov, 1962, p. 499). «...Мы знаем, где локализованы продуктивные, крупносемянные формы, где надо искать растения с прочной соломой, сорта устойчивые к определенным грибным заболеваниям» (Vavilov, 1962, p. 500). «...Для практического решения важнейших селекционных задач мы должны прежде всего знать, что имеется по всем, имеющим практический интерес культурам в мире» (Scientific Legacy, 1987, p. 114). Знания всего мирового разнообразия культур Вавилов требовал от всех сотрудников своего института, девизом для которых стал его призыв: «Вировец должен стоять на глобусе».

Такой системный подход обеспечил самому Н. Вавилову и его последователям адресный поиск нужных для селекции форм. Известно, что идея «зеленого поиска», то есть сбора генетических ресурсов растений, принадлежит не ему. Американские ученые – «охотники за растениями» из Бюро растениеводства Департамента земледелия США – начали обследование земного шара с целью сбора ценного материала для интродукции в страну гораздо раньше. Но они особенно тщательно обследовали районы с наиболее высокоразвитым интенсивным земледелием, ботанические сады, а также тропики и тропи-

ческие острова с их богатейшей растительностью (Fairchild, 1939). Н. Вавилов организовал экспедиционную деятельность своего института на иных основополагающих принципах. Теория центров происхождения и учение об эколого-географической дифференциации растений обеспечили поиску ценного для селекции материала более осмысленный и целенаправленный характер. Значение этого учения не утратило актуальности в настоящее время, когда происходит массовое исчезновение природных ландшафтов и систем примитивного земледелия. Сохранение генофондов культурной и дикой флоры невозможно без изучения регионов, где разнообразие культурных растений и их диких родичей наиболее велико.

В 1932–1933 гг. Н. Вавилов писал из Южной Америки: «Философию Кордильер я постиг, думаю, что достаточно, чтобы на сто лет определить, что делать селекционерам» (Vishnyakova, 2016, p. 345). «Но надо писать до черта – большие книги. Чтобы на тысячу лет дать занятий людям» (Vishnyakova, 2016, p. 346). «Если все удастся – то будет еще часть мира в порядок приведена» (Vishnyakova, 2016, p. 342). «Теперь главное Индия и Китай. И вот и все, весь мир» (Vishnyakova, 2016, p. 343).

Интересно, что Н. И. Вавилов никогда не стремился в Австралию, наверняка зная, что этот континент, насыщенный уникальной и разнообразной флорой, не знал земледелия до новейшего времени и культурная флора там появилась только с приходом европейцев. А вот в Гималаях он предполагал узнать и увидеть многое, для того чтобы пополнить и обобщить «философию бытия».

Но Индия и Китай так и остались пробелом в складываемом им мировом пазле. Не успел он и написать многое из задуманного. Его судьбу сломала машина сталинских репрессий. Вавилова арестовали в экспедиции – в Карпатах в августе 1940 г. Ему предъявили обвинение в «шпионско-вредительской и диверсионной работе по подрыву хозяйственной и оборонной мощи СССР» (The executioner's justice, 1999, p. 265) и заточили в тюрьму. В заключении он писал фундаментальный труд «История мирового земледелия». Писал по памяти – без книг, дневников, географических карт. Этот труд не дошел до нас.

26 января в Саратовской тюрьме Н. И. Вавилов скончался от истощения и сопутствующих болезней. Человек, посвятивший свою жизнь прогрессу человечества, стремящийся накормить его качественной пищей, превратить сельскохозяйственные угодья своей страны в плодородные поля, пастбища и сады, умер от голода.

Но остались его научные труды, остался его институт и работающий в нем генбанк мировых генетических ресурсов, а главное – осталась идеология его исследований, рассчитанная на историческую и планетарную перспективы.

References / Литература

- Fairchild D. The world was my garden: Travels of a plant explorer. New York, NY: Charles Scribner's Sons; 1939.
- Goncharov N.P. N.I. Vavilov's expeditions. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2012;16(3):560-577. [in Russian] (Гончаров Н.П. Экспедиции Н.И. Вавилова. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2012;16(3):560-577).
- Savina G.A. Purebreeds (V.I. Vernadsky about N.I. Vavilov) (Chistye linii [V.I. Vernadskiy o N.I. Vavilove]). In: V.A. Kumanev (ed.). *Tragic Destinies: the Repressed Scientists of the USSR Academy of Sciences (Tragicheskiye sudby:*

³ Письмо Н. М. Тулайкова к Н. И. Вавилову от 19 февраля 1935 г. (Savina, 1995).

- repressirovannye uchenye Akademii nauk SSSR*). Moscow: Nauka; 1995. p.7-45. [in Russian] (Савина Г.А. Чистые линии (В.И. Вернадский о Н.И. Вавилове). В кн.: *Трагические судьбы: репрессированные учёные Академии наук СССР* / под ред. В.А. Куманева. Москва: Наука; 1995. С.7-45).
- Scientific Legacy. Vol. 10. Nikolai Ivanovich Vavilov: From the epistolary heritage, 1929–1940 (Nauchnoye nasledstvo. T. 10. Nikolai Ivanovich Vavilov: Iz epistol'yarnogo naslediya). Moscow: Nauka; 1987. [in Russian] (Научное наследство. Т. 10. Николай Иванович Вавилов: Из эпистолярного наследия, 1929–1940 гг. Москва: Наука; 1987).
- The executioner's justice. Nikolai Vavilov in the dungeons of the NKVD: Biographical sketch. Documents (Sud palacha. Nikolai Vavilov v zastenkakh NKVD. Biograficheskiy ocherk. Dokumenty). 2nd ed. Moscow: Academia; 1999. [in Russian] (Суд палача. Николай Вавилов в застенках НКВД. Биографический очерк. Документы. Изд. 2. Москва: Academia; 1999).
- Vavilov N.I. Geographical regularities in the distribution of the genes of cultivated plants. *Priroda = Nature*. 1927;(10):763-774. [in Russian] (Вавилов Н.И. Географические закономерности в распределении генов культурных растений. *Природа*. 1927;(10):763-774).
- Vavilov N.I. Reply to the article by G. N. Shlykov "Formal genetics and consistent Darwinism" (Otvét na statyu G. N. Shlykova "Formalnaya genetika i posledovatelyny Darwinizm"). *Sovetskiye subtropiki = Soviet Subtropics*. 1939;6:54-56. [in Russian] (Вавилов Н.И. Ответ на статью Г. Н. Шлыкова «Формальная генетика и последовательный дарвинизм». *Советские субтропики*. 1939;6:54-56).
- Vavilov N.I. Studies on the origin of cultivated plants. *Bulletin of Applied Botany and Plant-Breeding*. 1926;16(2):1-248. [in Russian] (Вавилов Н.И. Центры происхождения культурных растений. *Труды по прикладной ботанике и селекции*. 1926;16(2):1-248).
- Vavilov N.I. The doctrine of the origin of cultivated plants after Darwin. In: *N.I. Vavilov. Selected Works. Vol. 5*. Moscow; Leningrad: Nauka; 1965. p.157-176. [in Russian] (Вавилов Н.И. Учение о происхождении культурных растений после Дарвина. В кн.: *Вавилов Н.И. Избранные труды. Т. 5*. Москва; Ленинград: Наука; 1965. С.157-176).
- Vavilov N.I. The Linnean species as a system. Moscow; Leningrad: Selkhozgiz; 1931. [in Russian] (Вавилов Н.И. Линнеевский вид как система. Москва; Ленинград: Сельхозгиз; 1931).
- Vavilov N.I. The new systematics of cultivated plants. In: *N.I. Vavilov. Selected Works. Vol. 3*. Moscow; Leningrad: USSR Academy of Sciences; 1962. p.492-503. [in Russian] (Вавилов Н.И. Новая систематика культурных растений. В кн.: *Вавилов Н.И. Избранные труды. Т. 3*. Москва; Ленинград: АН СССР; 1962. С.492-503).
- Vavilov N.I. The present problems of plant industry (The vegetable riches of the earth and their utilization). *Bulletin of Applied Botany and Plant-Breeding*. 1925;14(5):1-17. [in Russian] (Вавилов Н.И. Очередные задачи сельскохозяйственного растениеводства. (Растительные богатства земли и их использование). *Труды по прикладной ботанике и селекции*. 1925;14(5):1-17).
- Vavilov N.I. The problem of new crops: [broadened report made at the session of the Federative Association of Soviet Writers and the Committee for Introduction of New Crops supported by "Krestyanskaya Gazeta" in December 1931] (Problema novykh kultur: [rasshirenny doklad, sdelayny na zasedanii Federativnogo obyedineniya sovetskikh pisateley i Komiteta po vnedreniyu novykh kultur pri "Krestyanskoj gazete" v dekabre 1931 g.]). *Bulletin of Applied Botany, of Genetics and Plant Breeding. Series A. Socialistic Plant Industry*. 1932;1:23-47. [in Russian] (Вавилов Н.И. Проблема новых культур: [расширенный доклад, сделанный на заседании Федеративного объединения советских писателей и Комитета по внедрению новых культур при «Крестьянской газете» в декабре 1931 г.]. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. Серия А. Социалистическое растениеводство*. 1932;1:23-47).
- Vavilov N.I. The problem of northern agriculture (Problema severnogo zemledeliya). In: *Proceedings of the November session of the USSR Academy of Sciences, November 25–30, 1931 (Trudy noyabrskoy sessii AN SSSR, 25–30 noyabrya 1931 g.)*. Leningrad: USSR Academy of Sciences; 1932. p.250-264. [in Russian] (Вавилов Н.И. Проблема северного земледелия. В кн.: *Труды ноябрьской сессии АН СССР, 25–30 ноября 1931 г.* Ленинград: АН СССР; 1932. С.250-264).
- Vishnyakova M.A. "Sweet and delightful Lenochka..." (Elena Barulina, the wife and associate of Nicolay Vavilov) ("Milaya i prekrasnaya Lenochka...") [Yelena Barulina – zhena i soratnitsa Nikolaya Vavilova]. St. Petersburg: Serebryany vek; 2007. [in Russian] (Вишнякова М.А. «Милая и прекрасная Леночка...» (Елена Барулина – жена и соратница Николая Вавилова). Санкт-Петербург: Серебряный век; 2007).
- Vishnyakova M.A. The Spanish edition of the book *Five Continents* by N.I. Vavilov (Ispanoyazychnoye izdaniye knigi N.I. Vavilova "Pyat kontinentov"). *Priroda = Nature*. 2017;11(1227):93-96. [in Russian] (Вишнякова М.А. Испаноязычное издание книги Н.И. Вавилова «Пять континентов». *Природа*. 2017;11(1227):93-96).
- Vishnyakova M.A. "You are my only closest friend...": Elena Barulina, a student, associate and wife of Nikolai Vavilov ("Ty moy yedinstvenny samy blizkiy drug...": Yelena Barulina – uchenitsa, soratnitsa i zhena Nikolaya Vavilova). St. Petersburg: Serebryany vek; 2016. [in Russian] (Вишнякова М.А. «Ты мой единственный самый близкий друг...»: Елена Барулина – ученица, соратница и жена Николая Вавилова. Санкт-Петербург: Серебряный век; 2016).
- Vishnyakova M.A., Klychkova T.M. Ekaterina Sakharova: a life on the orbit of Nikolay Vavilov (Yekaterina Sakharova: zhizn na orbite Nikolaya Vavilova). St. Petersburg: Serebryany vek; 2012. [in Russian] (Вишнякова М.А., Клычкова Т.М. Екатерина Сахарова: жизнь на орбите Николая Вавилова. Санкт-Петербург: Серебряный век; 2012).

Прозрачность финансовой деятельности / The transparency of financial activities

Автор не имеет финансовой заинтересованности в представленных материалах или методах.

The author declares the absence of any financial interest in the materials or methods presented.

Для цитирования / How to cite this article

Вишнякова М.А. Человек, стоящий на глобусе. Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 2021;182(3):186-190. DOI: 10.30901/2227-8834-2021-3-186-190

Vishnyakova M.A. The man standing on the globe. Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding. 2021;182(3):186-190. DOI: 10.30901/2227-8834-2021-3-186-190

Автор благодарит рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы / The author thanks the reviewers for their contribution to the peer review of this work

Дополнительная информация / Additional information

Полные данные этой статьи доступны / Extended data is available for this paper at <https://doi.org/10.30901/2227-8834-2021-3-186-190>

Мнение журнала нейтрально к изложенным материалам, авторам и их месту работы / The journal's opinion is neutral to the presented materials, the authors, and their employer

Автор одобрил рукопись / The author approved the manuscript

Конфликт интересов отсутствует / No conflict of interest

ORCID

Vishnyakova M.A. <https://orcid.org/0000-0003-2808-7745>

Научное издание:

**ТРУДЫ ПО ПРИКЛАДНОЙ БОТАНИКЕ,
ГЕНЕТИКЕ И СЕЛЕКЦИИ, ТОМ 182, ВЫПУСК 3**

Научный редактор: *Е. А. Соколова*
Корректор: *А. Г. Крылов*
Компьютерная верстка: *А. В. Иванов*

Подписано в печать 20.09.2021. Формат бумаги 70×100^{1/8}

Бумага офсетная. Печать офсетная

Печ. л. 24. Тираж 300 экз. Зак. 2109

Сектор редакционно-издательской деятельности ВИР
190000, Санкт-Петербург, Большая Морская ул., 42, 44

ООО «Р – Принт»

Санкт-Петербург, пер. Гривцова, 6Б

