

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

**ТРУДЫ
ПО ПРИКЛАДНОЙ БОТАНИКЕ,
ГЕНЕТИКЕ И СЕЛЕКЦИИ, том 184
выпуск 2**

(основаны Р. Э. Регелем в 1908 г.)

**САНКТ-ПЕТЕРБУРГ
2023**

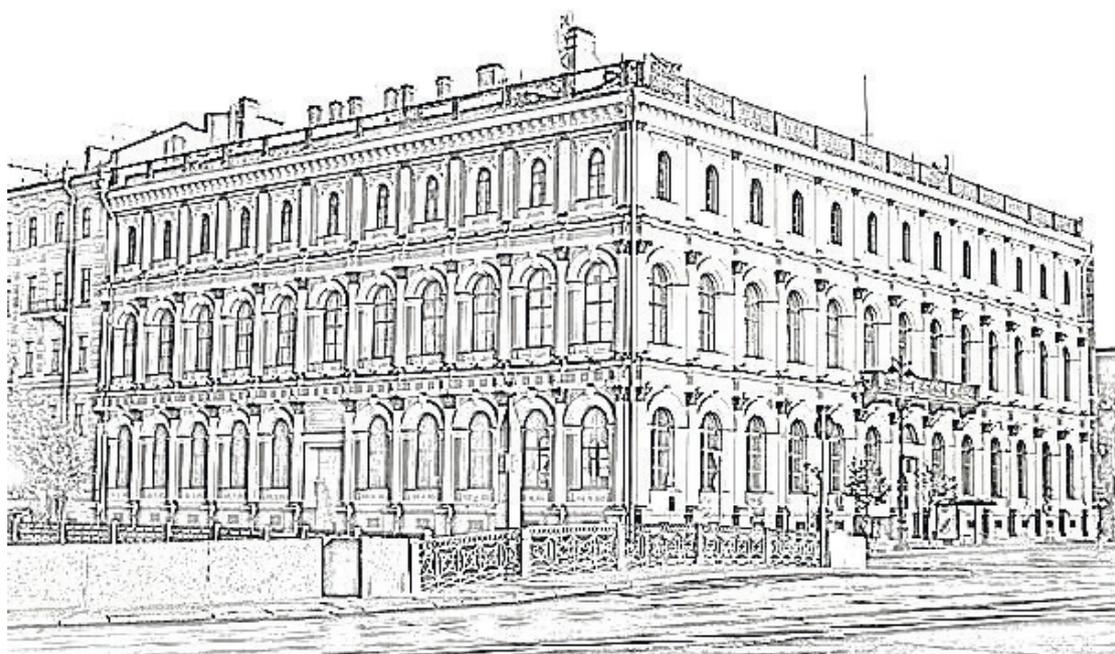
**PROCEEDINGS
ON APPLIED BOTANY, GENETICS
AND BREEDING, vol. 184
issue 2**

(founded by Robert Regel in 1908)

**ST. PETERSBURG
2023**

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

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)



Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции

2023 Том 184 выпуск 2

DOI: 10.30901/2227-8834-2023-2
<https://elpub.vir.nw.ru>

Научный рецензируемый журнал
Издаётся с 1908 г.



Издание зарегистрировано Федеральной службой по надзору в сфере связи, информационных технологий и массовых коммуникаций (Роскомнадзор)
Свидетельство о регистрации ПИ № ФС 77 - 57455 от 27.03.2014
Учредитель: Федеральное государственное бюджетное научное учреждение
«Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова»

Главный редактор

Хлесткина Елена Константиновна, д-р биол. наук, профессор РАН (Россия)

Заместители главного редактора

Вишнякова Маргарита Афанасьевна, д-р биол. наук (Россия)
Лоскутов Игорь Градиславович, д-р биол. наук (Россия)
Митрофанова Ольга Павловна, д-р биол. наук (Россия)

Ответственный секретарь

Шипилина Лилия Юрьевна, канд. биол. наук (Россия)

Редакционная коллегия

Анисимова Ирина Николаевна, д-р биол. наук (Россия)
Брач Нина Борисовна, д-р биол. наук (Россия)
Бурляева Марина Олеговна, канд. биол. наук (Россия)
Гавриленко Татьяна Андреевна, д-р биол. наук (Россия)
Голохваст Кирилл Сергеевич, д-р биол. наук, профессор РАН, чл.-кор. РАО (Россия)
Горина Валентина Милентьевна, д-р с.-х. наук (Россия)
Добровольская Оксана Борисовна, д-р биол. наук (Россия)
Дорофеев Владимир Иванович, д-р биол. наук (Россия)
Зотеева Надежда Мубаровна, д-р биол. наук (Россия)
Корзун Виктор Николаевич, д-р биол. наук (Германия)
Лоскутов Игорь Градиславович, д-р биол. наук (Россия)
Матвеева Татьяна Валерьевна, д-р биол. наук (Россия)
Медведев Сергей Семенович, д-р биол. наук (Россия)
Мироненко Нина Васильевна, д-р биол. наук (Россия)
Митрофанова Ирина Вячеславовна, д-р биол. наук, чл.-кор. РАН (Россия)
Пороховинова Елизавета Александровна, д-р биол. наук (Россия)
Радченко Евгений Евгеньевич, д-р биол. наук (Россия)
Рашаль Исаак, д-р биол. наук, профессор (Латвия)
Родионов Александр Викентьевич, д-р биол. наук (Россия)
Силантьева Марина Михайловна, д-р биол. наук (Россия)
Соколова Диана Викторовна, канд. биол. наук (Россия)
Солодухина Ольга Владимировна, д-р биол. наук (Россия)
Тихонова Надежда Геннадьевна, канд. биол. наук (Россия)
Турусбеков Ерлан Кенесбекович, канд. биол. наук, профессор (Казахстан)
Ухатова Юлия Васильевна, канд. биол. наук (Россия)
Филипенко Галина Ивановна, канд. с.-х. наук (Россия)
Хатефов Эдуард Балилович, д-р биол. наук (Россия)
Чухина Ирена Георгиевна, канд. биол. наук (Россия)

Редакционный совет

Афанасенко Ольга Сильвестровна, д-р биол. наук, академик РАН (Россия)
Баталова Галина Аркадьевна, д-р с.-х. наук, академик РАН (Россия)
Бервилле Андре, д-р (Франция)
Бёрнер Андреас, д-р (Германия)
Беспалова Людмила Андреевна, д-р с.-х. наук, академик РАН (Россия)
Вишнякова Маргарита Афанасьевна, д-р биол. наук (Россия)
Голубец Войтех, д-р (Чехия)
Гончаров Николай Петрович, д-р биол. наук, академик РАН (Россия)
Дидерихсен Аксель, д-р (Канада)
Дука Мария Васильевна, д-р биол. наук, профессор, академик АН Молдовы (Молдова)
Еремин Геннадий Викторович, д-р с.-х. наук, академик РАН (Россия)
Кильчевский Александр Владимирович, д-р биол. наук, профессор, академик НАН Беларуси (Беларусь)
Левитин Марк Михайлович – д-р биол. наук, профессор, академик РАН (Россия)
Моргунов Алексей Иванович, д-р (Турция)
Муминджанов Хафиз Абдувахобович, д-р биол. наук, профессор (Турция, Таджикистан)
Тихонович Игорь Анатольевич, д-р биол. наук, академик РАН (Россия)
Фризен Николай Вальтерович, д-р биол. наук, профессор (Германия)
Хаммер Карл, д-р, профессор (Германия)

Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding

2023 Volume 184 issue 2

DOI: 10.30901/2227-8834-2023-2
<https://elpub.vir.nw.ru>

Scientific Peer-Reviewed Journal
Founded in 1908



Founder: Federal Research Center
the N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources

Editor-in-chief

Elena K. Khlestkina, Dr. Sci. (Biology), Professor of the RAS, Russia

Deputy editor-in-chief

Margarita A. Vishnyakova, Dr. Sci. (Biology), Russia

Igor G. Loskutov, Dr. Sci. (Biology), Russia

Olga P. Mitrofanova, Dr. Sci. (Biology), Russia

Executive secretary

Lilia Yu. Shipilina, Cand. Sci. (Biology), Russia

Editorial board

Irina N. Anisimova, Dr. Sci. (Biology), Russia

Nina B. Brutch, Dr. Sci. (Biology), Russia

Marina O. Burlyaeva, Cand. Sci. (Biology), Russia

Irena G. Chukhina, Cand. Sci. (Biology), Russia

Oxana B. Dobrovolskaya, Dr. Sci. (Biology), Russia

Vladimir I. Dorofeev, Dr. Sci. (Biology), Russia

Galina I. Filipenko, Cand. Sci. (Agriculture), Russia

Tatjana A. Gavrilenko, Dr. Sci. (Biology), Russia

Kirill S. Golokhvast, Dr. Sci. (Biology), Professor of the RAS, Corr. Member of the RAE, Russia

Valentina M. Gorina, Dr. Sci. (Agriculture), Russia

Eduard B. Khatefov, Dr. Sci. (Biology), Russia

Viktor N. Korzun, Dr. Sci. (Biology), Germany

Igor G. Loskutov, Dr. Sci. (Biology), Russia

Tatyana V. Matveeva, Dr. Sci. (Biology), Russia

Sergey S. Medvedev, Dr. Sci. (Biology), Russia

Nina V. Mironenko, Dr. Sci. (Biology), Russia

Irina V. Mitrofanova, Dr. Sci. (Biology), Corr. Member of the RAS, Russia

Elizaveta A. Porokhovinova, Dr. Sci. (Biology), Russia

Evgeny E. Radchenko, Dr. Sci. (Biology), Russia

Īzaks Rašals, Dr. Sci. (Biology), Professor, Latvia

Aleksandr V. Rodionov, Dr. Sci. (Biology), Russia

Marina M. Silantjeva, Dr. Sci. (Biology), Russia

Diana V. Sokolova, Cand. Sci. (Biology), Russia

Ol'ga V. Soloduhina, Dr. Sci. (Biology), Russia

Nadezhda G. Tikhonova, Cand. Sci. (Biology), Russia

Erlan K. Turuspekov, Cand. Sci. (Biology), Professor, Kazakhstan

Yulia V. Ukhatova, Cand. Sci. (Biology), Russia

Nadezhda M. Zoteeva, Cand. Sci. (Biology), Russia

Editorial council

Olga S. Afanasenko, Dr. Sci. (Biology), Full Member (Academician) of the RAS, Russia

Galina A. Batalova, Dr. Sci. (Agriculture), Full Member (Academician) of the RAS, Russia

Andre Jean Berville, Dr., France

Lyudmila A. Bepalova, Dr. Sci. (Agriculture), Full Member (Academician) of the RAS, Russia

Andreas Börner, Dr., Germany

Axel Diederichsen, Dr., Canada

Maria V. Duca, Dr. Sci. (Biology), Professor, Full Member (Academician) of the Academy of Sciences of Moldova, Republic of Moldova

Gennady V. Eremin, Dr. Sci. (Agriculture), Full Member (Academician) of the RAS, Russia

Nikolai Friesen, Dr. habil., Professor, Germany

Nikolay P. Goncharov, Dr. Sci. (Biology), Full Member (Academician) of the RAS, Russia

Karl Hammer, Dr., Professor, Germany

Vojtech Holubec (Vojtěch Holubec), Dr., Czech Republic

Alexander V. Kilchevsky, Dr. Sci. (Biology), Professor, Full Member (Academician) of the National Academy of Sciences of Belarus, Republic of Belarus

Mark M. Levitin, Dr. Sci. (Biology), Full Member (Academician) of the RAS, Russia

Alexey I. Morgounov, Dr., Turkey

Hafiz Muminjanov, Dr. Sci. (Biology), Professor, Turkey, Tajikistan

Igor A. Tikhonovich, Dr. Sci. (Biology), Full Member (Academician) of the RAS, Russia

Margarita A. Vishnyakova, Dr. Sci. (Biology), Russia

Ответственные редакторы выпуска

Хлесткина Елена Константиновна, д-р биол. наук, профессор РАН (Россия)

Соколова Елена Александровна, д-р биол. наук (Россия)

Редактор-переводчик

Крылов Антон Георгиевич (Россия)

Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции / Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова. Санкт-Петербург : ВИР, 2023. Т. 184, вып. 2. 257 с.

Изучено влияние токсического действия цинка и минерального голодания на рост и развитие гречихи посевой в культуре *in vitro*. Исследованы каллусообразование и органогенез мягкой пшеницы с использованием зрелых зародышей в качестве эксплантов. Дана оценка антиоксидантной активности ферментов в листьях груши в летний период. Обсуждается устойчивость к засухе интрогрессивных линий яровой мягкой пшеницы с генетическим материалом пырея удлиненного. Показано, что повышенная стабильность образцов овса, ячменя и пшеницы по массе 1000 зерен не связана с меньшей крупностью зерна. На примере сортов озимой ржи рассмотрена эффективность использования некоторых критериев определения адаптивности. Определены сроки хранения семян многолетних трав для селекционных питомников. В условиях Центральной Якутии дана хозяйственная оценка образцов коллекции рода *Agropyron* Gaertn. (житняк). Охарактеризованы биологические особенности фенологических фаз «начало вегетации» и «начало цветения» у диплоидных видов сливы в условиях Северо-Запада России. Проведен анализ нуклеотидных последовательностей гена гликозилтрансферазы *GT47* у сортов ржи, различающихся по содержанию водорастворимых пентозанов в зерне. Представлен ретроспективный анализ сортов ярового ячменя омской селекции (1936–2021 гг.). Обсуждается роль маркер-ориентированной селекции в создании гибридных линий *Triticum dicoccon* × *T. aethiopicum* с фиолетовоокрашенным зерном. Проанализирован генетический полиморфизм в популяциях *Rhaponticum carthamoides* (Asteraceae) в Республике Алтай. На примере электрофоретических спектров зеина показана эффективность использования запасных белков кукурузы как маркеров хозяйственно ценных признаков. Рассмотрены особенности анатомического строения листьев абрикоса в зависимости от высотного произрастания в Дагестане. Проведено сравнительно-эмбриологическое исследование некоторых образцов топинамбура (*Helianthus tuberosus* L.) из коллекции ВИР, различающихся завязываемостью семян. Обобщены данные по распространению моркови дикой (*Daucus carota* L.) на территории Российской Федерации. Предложен ключ для идентификации встречающихся в агроценозах Российской Федерации сорняков семейства Капустные (Brassicaceae). Описано распространение мозаичных вирусов картофеля на видах секции *Petota* Dumort. рода *Solanum* L. в коллекции ВИР. Установлены эффективные в Новосибирской области гены устойчивости пшеницы к бурой ржавчине в связи с изменчивостью популяции *Puccinia triticina*. Представлен анализ результатов гражданского проекта «Фрукты науки». Опубликовано краткое сообщение к 75-летию юбилею старейшего сотрудника ВИР О. П. Митрофановой.

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

ISSN 2227-8834 (Print)

ISSN 2619-0982 (Online)

© Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, 2023

Editors in charge of this issue

Elena K. Khlestkina, Dr. Sci. (Biology), Professor of the RAS, Russia

Elena A. Sokolova, Dr. Sci. (Biology), Russia

Editor/Translator

Anton G. Krylov, Russia

Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding / N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources. St. Petersburg : VIR, 2023. Vol. 184, iss. 2. 257 p.

The influence of the toxic effect of zinc and mineral starvation on the growth and development of buckwheat plantlets *in vitro* has been examined. Callusogenesis and organogenesis has been studied in bread wheat using mature embryos as explants. Antioxidant capacity has been assessed in leaves of pear cultivars during the summer season. Drought resistance of introgressive spring common wheat lines with genetic material of tall wheatgrass is discussed. It is shown that higher stability of oat, barley and wheat accessions in their 1000 grain weight is not associated with a smaller grain size. Winter rye cultivars have been taken as an example to consider the effectiveness of using some adaptability determining criteria. Storage life has been calculated for seeds of perennial grasses for breeding nurseries. Commercial traits have been evaluated in wheatgrass (*Agropyron* Gaertn.) collection accessions under the conditions of Central Yakutia. Biological features of the vegetative and flowering phenophase onsets are described for diploid plum species under the conditions of Northwestern Russia. Nucleotide sequences of the *GT47* glycosyltransferase gene have been analyzed in rye cultivars differing in the content of water-soluble pentosans in grain. A retrospective analysis of spring barley cultivars developed by Omsk breeders (1936–2021) is presented. Marker-assisted breeding of *Triticum dicoccon* (Schränk) Schuebl. × *Triticum aethiopicum* Jakubz. hybrid lines with purple grain is discussed. Genetic polymorphism has been analyzed in *Rhaponticum carthamoides* (Asteraceae) populations in the Altai Republic. Electrophoretic patterns of zein have been ascertained as effective markers of valuable agronomic traits in maize. Features of the anatomical structure of apricot leaves have been analyzed for their dependence on the growth altitudes in Dagestan. Comparative embryological study has been conducted on some Jerusalem artichoke (*Helianthus tuberosus* L.) accessions with different seed-setting ability from the VIR collection. Distribution of wild carrots (*Daucus carota* L.) over the territory of the Russian Federation is summarized. An identification key is offered for weeds from the cabbage family (Brassicaceae) found in the agroce-noses of the Russian Federation. Distribution of potato mosaic viruses is described for plants of the *Petota* Dumort. section of *Solanum* L. in the VIR collection. Effective leaf rust resistance genes of wheat have been identified for Novosibirsk Province in connection with the variability of the *Puccinia triticina* population. The results of the civil project 'Fruits in line with science' are analyzed. A brief report is published to celebrate the 75th birthday of Dr. Olga P. Mitrofanova, one of VIR's senior scientists.

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

ISSN 2227-8834 (Print)

ISSN 2619-0982 (Online)

© Federal Research Center
the N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 2023

СОДЕРЖАНИЕ

ИЗУЧЕНИЕ И ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ГЕНЕТИЧЕСКИХ РЕСУРСОВ РАСТЕНИЙ

Боровая С.А., Клыков А.Г., Барсукова Е.Н. Влияние токсического действия цинка и минерального голодания на рост и развитие гречихи посевной в культуре <i>in vitro</i>	9
Гумерова Г.Р., Галимова А.А., Кулуев Б.Р. Каллусообразование и органогенез мягкой пшеницы с использованием зрелых зародышей в качестве эксплантов.....	19
Мишко А.Е., Можар Н.В., Клюкина А.В., Вялков В.В. Антиоксидантная активность ферментов в листьях груши в летний период.....	29
Плотникова Л.Я., Сагендыкова А.Т., Кузьмина С.П. Устойчивость к засухе интрогрессивных линий яровой мягкой пшеницы с генетическим материалом пырея удлиненного.....	38
Полонский В.И., Сумина А.В., Герасимов С.А., Количенко А.А. Повышенная стабильность образцов овса, ячменя и пшеницы по массе 1000 зерен не связана с меньшей крупностью зерна.....	52
Сафонова И.В., Аниськов Н.И. Эффективность использования некоторых критериев определения адаптивности на примере сортов озимой ржи.....	66
Феоктистова Н.А. Сроки хранения семян многолетних трав для селекционных питомников.....	76

КОЛЛЕКЦИИ МИРОВЫХ ГЕНЕТИЧЕСКИХ РЕСУРСОВ КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ ДЛЯ РАЗВИТИЯ ПРИОРИТЕТНЫХ НАПРАВЛЕНИЙ СЕЛЕКЦИИ

Кочегина А.А., Корякина В.М. Хозяйственная оценка образцов коллекции рода <i>Agropyron</i> Gaertn. (житняк) в условиях Центральной Якутии.....	87
Радченко О.Е., Новикова Л.Ю. Биологические особенности фенологических фаз «начало вегетации» и «начало цветения» у диплоидных видов сливы в условиях Северо-Запада России.....	101

ГЕНЕТИКА КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ И ИХ ДИКИХ РОДИЧЕЙ

Заикина Е.А., Каюмова Р.Р., Кулуев А.Р., Исмагилов Р.Р., Кулуев Б.Р. Анализ нуклеотидных последовательностей гена гликозилтрансферазы <i>GT47</i> у сортов ржи, различающихся по содержанию водорастворимых пентозанов в зерне.....	112
---	-----

ОТЕЧЕСТВЕННАЯ СЕЛЕКЦИЯ НА СОВРЕМЕННОМ ЭТАПЕ

Николаев П.Н., Юсова О.А., Аниськов Н.И., Ковалева О.Н., Сафонова И.В. Ретроспективный анализ сортов ярового ячменя омской селекции (1936–2021 гг.).....	120
Стёпочкин П.И., Гордеева Е.И., Хлесткина Е.К. Маркер-ориентированная селекция в создании гибридных линий <i>Triticum dicoccon</i> (Schrank) Schuebl. × <i>Triticum aethiopicum</i> Jakubz. с фиолетовоокрашенным зерном.....	139

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

Жмудь Е.В., Кубан И.Н., Ачимова А.А., Ямтыров М.Б., Дорогина О.В. Сравнительный анализ генетического полиморфизма в популяциях <i>Rhaponticum carthamoides</i> (Asteraceae) в Республике Алтай.....	149
Сидорова В.В., Конарев А.В., Керв Ю.А. Спектры зеина как эффективные маркеры хозяйственно ценных признаков кукурузы.....	160

СИСТЕМАТИКА, ФИЛОГЕНИЯ И ГЕОГРАФИЯ КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ И ИХ ДИКИХ РОДИЧЕЙ

- Анатов Д.М., Асадулаев З.М., Рамазанова З.Р., Османов Р.М.**
Особенности анатомического строения листьев в зависимости от высотного произрастания абрикоса в Дагестане176
- Воронова О.Н., Бабро А.А., Любченко А.В.**
Сравнительно-эмбриологическое исследование некоторых образцов топинамбура (*Helianthus tuberosus* L.) из коллекции ВИР, различающихся завязываемостью семян.....190
- Лунева Н.Н., Мысник Е.Н.**
Распространение моркови дикой *Daucus carota* L. на территории Российской Федерации204
- Эбель А.Л., Эбель Т.В., Михайлова С.И.**
Идентификация встречающихся в агроценозах Российской Федерации сорняков семейства Капустные (*Brassicaceae*)213

ИММУНИТЕТ КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ И ИХ ДИКИХ РОДИЧЕЙ

- Рогозина Е.В., Гурина А.А.**
Распространение мозаичных вирусов картофеля на видах секции *Petota* Dumort. рода *Solanum* L. в коллекции ВИР.....226
- Сочалова Л.П., Бойко Н.И., Потешкина А.А., Пискарев В.В.**
Эффективные в Новосибирской области гены устойчивости пшеницы к бурой ржавчине в связи с изменчивостью популяции *Puccinia triticina*.....235

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

- Тихонова Н.Г., Ухатова Ю.В., Заварзин А.А., Владимиров Д.Р., Юрманов А.А.**
Плоды будущего: результаты проекта «Плоды науки»245

ИСТОРИЯ АГРОБИОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ И ВИР. СЛАВНЫЕ ИМЕНА

- Зуев Е.В., Ляпунова О.А., Хлесткина Е.К.**
Митрофанова Ольга Павловна (к 75-летию со дня рождения)251

CONTENTS

STUDYING AND UTILIZATION OF PLANT GENETIC RESOURCES

Borovaya S.A., Klykov A.G., Barsukova E.N. Influence of the toxic effect of zinc and mineral starvation on the growth and development of buckwheat plantlets <i>in vitro</i>	9
Gumerova G.R., Galimova A.A., Kuluev B.R. Bread wheat callusogenesis and organogenesis using mature embryos as explants.....	19
Mishko A.E., Mozhar N.V., Klyukina A.V., Vyalkov V.V. Antioxidant capacity in leaves of pear cultivars during the summer season.....	29
Plotnikova L.Ya., Sagendykova A.T., Kuzmina S.P. Drought resistance of introgressive spring common wheat lines with genetic material of tall wheatgrass	38
Polonsky V.I., Sumina A.V., Gerasimov S.A., Kolichenko A.A. Higher stability of oat, barley and wheat accessions in their 1000 grain weight is not associated with a smaller grain size.....	52
Safonova I.V., Aniskov N.I. The effectiveness of using some criteria for determining adaptability on the example of winter rye cultivars	66
Feoktistova N.A. Storage life for seeds of perennial grasses for breeding nurseries	76

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

Kochegina A.A., Koryakina V.M. Evaluation of commercial traits in the accessions of the wheatgrass genus (<i>Agropyron</i> Gaertn.) under the conditions of Central Yakutia	87
Radchenko O.E., Novikova L.Yu. Biological features of the vegetative and flowering phenophase onsets among diploid plum species in Northwestern Russia.....	101

GENETICS OF CULTIVATED PLANTS AND THEIR WILD RELATIVES

Zaikina E.A., Kayumova R.R., Kuluev A.R., Ismagilov R.R., Kuluev B.R. Analysis of nucleotide sequences of the <i>GT47</i> glycosyltransferase gene in rye cultivars differing in the content of water-soluble pentosans in grain.....	112
---	-----

DOMESTIC PLANT BREEDING AT THE PRESENT STAGE

Nikolaev P.N., Yusova O.A., Aniskov N.V., Kovaleva O.N., Safonova I.I. Retrospective analysis of spring barley cultivars developed by Omsk breeders (1936–2021)	120
Stepochkin P.I., Gordeeva E.I., Khlestkina E.K. Marker-assisted breeding of hybrid lines of <i>Triticum dicoccon</i> (Schrank) Schuebl. × <i>Triticum aethiopicum</i> Jakubz. with purple grain	139

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

Zhmud E.V., Kuban I.N., Achimova A.A., Yamtyrov M.B., Dorogina O.V. Comparative analysis of genetic polymorphism in <i>Rhaponticum carthamoides</i> (Asteraceae) populations by ISSR markers in the Altai Republic	149
Sidorova V.V., Konarev A.V., Kerv Yu.A. Zein patterns as effective markers of valuable agronomic traits in maize.....	160

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

- Anatov D.M., Asadulaev Z.M., Ramazanova Z.R., Osmanov R.M.**
Features of the anatomical structure of leaves depending on the high-altitude growth of apricot in Dagestan.....176
- Voronova O.N., Babro A.A., Lyubchenko A.V.**
Comparative embryological study of some Jerusalem artichoke (*Helianthus tuberosus* L.) accessions
with different seed-setting ability from the VIR collection.....190
- Luneva N.N. Mysnik E.N.**
Distribution of wild carrots *Daucus carota* L. over the territory of the Russian Federation204
- Ebel A.L., Ebel T.V., Mikhailova S.I.**
Identification of weeds from the cabbage family (Brassicaceae) found in the agrocenoses of the Russian Federation.....213

IMMUNITY OF CULTIVATED PLANTS AND THEIR WILD RELATIVES

- Rogozina E.V., Gurina A.A.**
Distribution of potato mosaic viruses on plants of the *Petota* Dumort. section of *Solanum* L. in the VIR collection226
- Sochalova L.P., Boyko N.I., Poteshkina A.A., Piskarev V.V.**
Effective leaf rust resistance genes of wheat in Novosibirsk Province in connection with the variability
of the *Puccinia triticina* population.....235

SURVEYS

- Tikhonova N.G., Ukhatova Yu.V., Zavarzin A.A., Vladimirov D.R., Iurmanov A.A.**
Fruits of the future: the results of the project 'Fruits in line with science'245

HISTORY OF AGROBIOLOGICAL RESEARCH AND VIR. NAMES OF RENOWN

- Zuev E.V., Lyapunova O.A., Khlestkina E.K.**
Olga P. Mitrofanova (celebrating the 75th birthday)251

ИЗУЧЕНИЕ И ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ГЕНЕТИЧЕСКИХ РЕСУРСОВ РАСТЕНИЙ

Научная статья
УДК 633.12:606:63:631.95
DOI: 10.30901/2227-8834-2023-2-9-18



Влияние токсического действия цинка и минерального голодания на рост и развитие гречихи посевной в культуре *in vitro*

С. А. Боровая, А. Г. Клыков, Е. Н. Барсукова

Федеральный научный центр агробиотехнологий Дальнего Востока им. А.К. Чайки, Уссурийск, Россия

Автор, ответственный за переписку: Светлана Александровна Боровая, borovayasveta@mail.ru

Актуальность. Гречиха посевная – крупяная культура, обладающая высоким потенциалом генетического улучшения селекционного материала, адаптированного к абиотическим стрессам. На сегодняшний день отсутствуют сообщения о получении *in vitro* устойчивых к высоким дозам цинка и недостатку макроэлементов регенерантов гречихи, в том числе с комплексной устойчивостью к данным стрессорам.

Материалы и методы. На питательных средах *in vitro* с добавлением селективного фактора $ZnSO_4 \times 7 H_2O$ в концентрации 808–1313 мг/л культивировали асептические одноузловые черенки полученных регенерантов гречихи посевной сортов 'Дикуль' и 'Изумруд'. Для моделирования минерального голода выжившие растения микроклонировали на питательные среды без макроэлементов. Оценка морфобиологических признаков и адаптационной реакции микрорастений проводили по следующим показателям: высота растения, число междоузлий, число листьев, длина листовой пластинки, наличие корней и окраска листьев.

Результаты. Индуцирование прямой регенерации исследуемых сортов гречихи на селективных средах с цинком и минеральным голоданием *in vitro* показало высокую толерантность отобранных растений к стрессам. По результатам проведенных исследований были выделены устойчивые линии сортов 'Изумруд' и 'Дикуль'. При этом наибольшая стрессоустойчивость выявлена у сорта 'Дикуль'. Полученные в селективных условиях пробирочные регенеранты гречихи являются перспективным материалом для дальнейшей селекции, а также для исследования возможности их использования в качестве фиторемедиаторов.

Ключевые слова: *Fagopyrum esculentum* Moench, селективные среды, цинк, морфобиологические показатели, стрессоустойчивость

Благодарности: работа выполнена в рамках государственного задания согласно тематическому плану НИР по теме № FNGW-2022-0007 «Оценить генетическое, морфофизиологическое и биоценотическое разнообразие основных сельскохозяйственных культур, их иммунологические механизмы к вредителям и патогенам, а также факторы вирулентности».

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

Для цитирования: Боровая С.А., Клыков А.Г., Барсукова Е.Н. Влияние токсического действия цинка и минерального голодания на рост и развитие гречихи посевной в культуре *in vitro*. Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 2023;184(2):9-18. DOI: 10.30901/2227-8834-2023-2-9-18

STUDYING AND UTILIZATION OF PLANT GENETIC RESOURCES

Original article

DOI: 10.30901/2227-8834-2023-2-9-18

Influence of the toxic effect of zinc and mineral starvation on the growth and development of buckwheat plantlets *in vitro*

Svetlana A. Borovaya, Aleksey G. Klykov, Elena N. Barsukova

*Federal Scientific Center of Agricultural Biotechnology of the Far East named after A.K. Chaika, Ussuriysk, Russia***Corresponding author:** Svetlana A. Borovaya, borovayasveta@mail.ru

Background. Common buckwheat is a cereal crop with high potential for genetic improvement in terms of developing breeding material resistant to abiotic stressors. To date, there have been no reports on *in vitro* production of buckwheat plantlets resistant to high doses of zinc and a lack of macronutrients.

Materials and methods. Aseptic single-node cuttings from the obtained regenerated plants of common buckwheat cultivars 'Dikul' and 'Izumrud' were cultivated *in vitro* on nutrient media with the addition of the selection factor $ZnSO_4 \times 7 H_2O$ in a concentration of 808–1313 mg/L. Survived plants were microcloned on nutrient media without macrosalts for mineral starvation modeling. Morphological traits and general nonspecific adaptation reactions of the plantlets were evaluated for the following characteristics: plant height, the number of internodes, the number of leaves, leaf blade length, the presence of roots, and leaf color.

Results. According to the results of the 33-day cultivation of test-tube microcuttings on media with zinc toxicity, 33–91% of lines resistant to ionic stress were selected in different variants. The secondary testing of the plantlets under conditions of mineral starvation *in vitro* turned out to be the strongest inhibitory factor for buckwheat. At the same time, high resistance to stress was observed in cv. 'Dikul'. Cultivation of the obtained buckwheat lines on the MS nutrient medium for two passages showed a sufficiently high level of regeneration in the studied genotypes. The test-tube buckwheat plantlets obtained under selective conditions are promising material for further breeding as well as for studying the possibility of their use as phytoremediators.

Keywords: *Fagopyrum esculentum* Moench, selective media, morphological characteristics, stress resistance

Acknowledgements: the research was performed within the framework of the state task according to Theme No. FNGW-2022-0007 "To evaluate the genetic, morphophysiological and biocenotic diversity of main agricultural crops, their immunological mechanisms against pests and pathogens, and virulence factors".

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

For citation: Borovaya S.A., Klykov A.G., Barsukova E.N. Influence of the toxic effect of zinc and mineral starvation on the growth and development of buckwheat plantlets *in vitro*. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2023;184(2):9-18. DOI: 10.30901/2227-8834-2023-2-9-18

Введение

Проблема создания сортов и гибридов сельскохозяйственных культур с различными параметрами, удовлетворяющими требованиям производства, является важнейшей задачей селекции. Перспективным способом получения нового исходного материала и повышения генетического разнообразия культурных растений на современном этапе является селекция с использованием селективных факторов в клеточно-тканевой культуре *in vitro*. Эффективность такого подхода базируется на снижении уровня репарационной защиты изолированных тканей и органов, выведенных из-под протекции донорного организма. Экспланты подвергаются воздействию широкого спектра селективных агентов, добавленных в питательную среду, а выжившие формы отбираются для дальнейшей селекционной работы. Применение селективных фонов с тяжелыми металлами (ТМ) может значительно расширить генетический базис растительных организмов и привести к появлению ценных генотипов с новыми признаками и с высоким потенциалом устойчивости к стрессам (Barsukova et al., 2020).

Цинк относится к числу эссенциальных микроэлементов для растений, необходимых в регуляторных процессах, поддерживающих гомеостаз организма (Skugoreva et al., 2016). В то же время он является потенциально токсичным тяжелым металлом, поскольку его избыточное количество оказывает негативное воздействие на клеточный метаболизм и приводит к дестабилизации биосинтетических процессов (Titov et al., 2007; Skugoreva et al., 2016).

В литературе имеются данные о применении цинка для создания *in vitro* устойчивого к данному виду стресса исходного селекционного материала различных культур. На селективных средах с разными концентрациями Zn получены толерантные растения-регенеранты полевницы побегоносной *Agrostis stolonifera* L. (Gladkov, 2010), капусты полевой *Brassica campestris* L. и горчицы сарептской *Brassica juncea* (L.) Czern. (Rout et al., 1999). Индуцирована регенерация в культуре устойчивых к цинку каллусов щетинника зеленого *Setaria italica* (L.) P. Beauv. (Santantary et al., 1999), табака обыкновенного *Nicotiana tabacum* L. (Lyubenova et al., 2009). Роль цинка, кадмия и меди в накоплении биомассы регенерированных побегов листовых эксплантатов *Vacopa monnieri* (L.) Wettst. исследована Р. М. Naik et al. (2015).

Гречиха посевная (*Fagopyrum esculentum* Moench) является традиционной крупяной культурой в России (Fesenko et al., 2019). Она обладает высоким потенциалом генетического улучшения, в том числе при создании селекционного материала, устойчивого к абиотическим стрессорам. Применение селективных сред с повышенными дозами цинка (до 808 мг/л $ZnSO_4 \times 7 H_2O$) в работе с *F. esculentum* показана в более ранних наших публикациях (Barsukova et al., 2020). В результате получены устойчивые к ионному стрессу растения-регенеранты гречихи с положительными изменениями хозяйственно ценных признаков – повышенным содержанием рутина, высокой семенной продуктивностью и крупнозерностью; также создан перспективный сорт гречихи 'Уссу-рочка' (Klykov et al., 2019).

Нехватку минерального питания можно отнести к основному природным стрессовым факторам. Она связана в первую очередь с дефицитом азота, фосфора, серы, входящих в состав нуклеиновых кислот и фотосинтетических пигментов. Выяснено, что в условиях недостатка

макроэлементов у многих видов растений формируются адаптивные ответы на физиологическом, биохимическом и молекулярном уровнях (Shefflin et al., 2019; Zhang et al., 2019). Одним из способов повышения устойчивости растений к дефициту питательных веществ может считаться улучшение генотипов растений (Gharam et al., 1993), в том числе через отбор устойчивых линий *in vitro*. Такой подход довольно эффективен для выведения сортов, пригодных для возделывания как на обедненных питательными элементами почвах, так и на загрязненных тяжелыми металлами почвенных участках, где отмечено снижение накопления в растениях макроэлементов (Uzakov, 2018).

В настоящее время для гречихи разработаны методики культивирования клеток, тканей и органов, а также условия их регенерации на селективных средах с ТМ, однако такой информации крайне мало (Barsukova et al., 2019, 2020). Отсутствуют сообщения о влиянии высоких доз солей цинка (более 800 мг/л) на рост, развитие и регенерационную способность *F. esculentum*, а также о получении устойчивых к недостатку минеральных элементов питания растений гречихи *in vitro*. Особо отметим, что некоторые исследователи рекомендуют в клеточной селекции применять повышение жесткости селективных систем (Shupletsova, 2019). Поэтому изучение токсического воздействия максимальных концентраций Zn и дефицита макроэлементов на рост и развитие гречихи посевной в культуре *in vitro* представляется нам весьма перспективным направлением селекции.

Цель настоящей работы заключалась в исследовании влияния высоких доз цинка и минерального голодания на морфобиологические характеристики и адаптационную реакцию растений-регенерантов *F. esculentum* в культуре *in vitro*, а также в получении перспективного материала гречихи для селекции.

Материалы и методы

Стерилизацию бокса, посуды, инструментов, приготовление и автоклавирование питательных сред проводили по общепринятым протоколам (Dunaeva et al., 2017).

Исходный растительный материал включал генотипы гречихи посевной: детерминантный сорт 'Диколь' селекции ФНЦ зернобобовых и крупяных культур и индетерминантный сорт 'Изумруд' селекции ФНЦ агробиотехнологий Дальнего Востока им. А.К. Чайки.

Подготовка первичных эксплантов и получение регенерантов

Для введения в культуру *in vitro* использовали зрелые семена гречихи. Семена погружали на 2 мин в концентрированную серную кислоту, затем 3 раза по 5 мин промывали автоклавированной дистиллированной водой, после чего в стерильных условиях бокса освобождали от перикарпия и высаживали на безгормональную питательную среду с минеральной основой по Т. Мурасиге и Ф. А. Скугу (Murashige, Skoog, 1962), дополненную сахарозой (20 г/л) и агаром (6 г/л) (далее МС1) в пробирки с ватно-марлевыми пробками. Изолированные *in vitro* экспланты культивировали при освещенности 4 тыс. лк, температуре 22–25°C, фотопериоде 16 ч в условиях культуральной комнаты.

Для микроразмножения использовали одноузловые черенки длиной 1–1,5 мм с пазушной почкой, полученные в результате деления стебля полученных сеянцев. Их субкультивировали на питательной среде МС1 в тече-

ние 5 пассажей для получения необходимого числа микрорастений, которые использовали в опытах с селективными средами.

Состав селективных сред и проведение эксперимента

Для создания селективных условий в безгормональную питательную среду МС1 вносили соль цинка ($ZnSO_4 \times 7 H_2O$) в следующих количествах по вариантам опыта: 808, 909, 1010, 1111, 1212 и 1313 мг/л. Для моделирования минерального голода использовали питательную среду МС1, из которой были исключены макросоли (МСП). Черенки с пазушной почкой, полученные в результате деления стебля пробирочных микрорастений (2-3 нижних междоузлия), культивировали в течение 33 дней на среде МС1 со стандартным содержанием сульфата цинка 8,6 мг/л (контроль) и на селективных средах с разными концентрациями солей цинка (варианты опыта). Число пробирок по каждому варианту – 20. Толерантные (выжившие) растения черенковали на питательную среду МСП без макросолей и культивировали 40 дней, после чего проводили два субкультивирования продолжительностью 33 суток каждое на питательной среде МС1 с целью изучения адаптационной реакции ре-

генерантов. В конце опытов оценивали их морфобиологические признаки: высота растения, число междоузлий, число листьев, длина листовой пластинки, наличие корней и окраска листьев.

Статистическую обработку результатов проводили с помощью пакета программ Microsoft Excel и PAST v. 4.03.

Обсуждение результатов

При введении в культуру *in vitro* гречихи сортов 'Изумруд' и 'Диккуль' были получены микрорастения, которые хорошо развивались, формируя нормальные стебли, листовые пластинки и корешки. Скорость регенерации растений зависела от сорта гречихи (рис. 1).

У сорта 'Изумруд' через одни сутки после высаживания семян на питательную среду отмечено появление корешков. В то же время у сорта 'Диккуль' корешки начали образовываться на 4-е сутки, а скорость роста микроростков была значительно ниже. При этом у некоторых растений данного сорта бутоны закладывались уже на 6-7-е сутки, а цветение начиналось на 14-27-е сутки (рис. 2), в то время как у сорта 'Изумруд' образование бутонов не

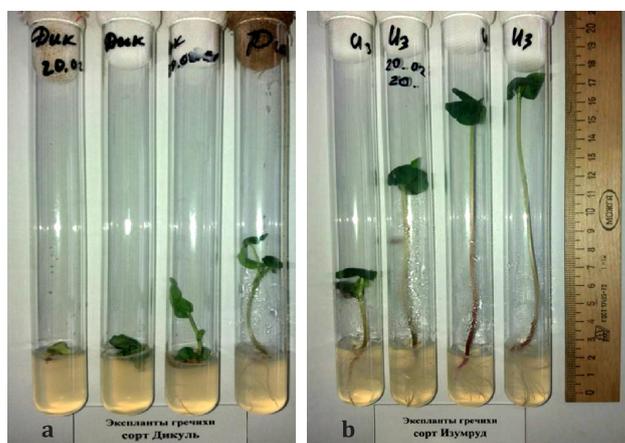


Рис. 1. Микроростки гречихи сортов 'Диккуль' (а) и 'Изумруд' (б), образовавшиеся на 13-е сутки после высаживания семян на питательную среду МС1

Fig. 1. Buckwheat plantlets of cvs. 'Dikul' (a) and 'Izumrud' (b) on the 13th day after the seeds were planted on the MCI medium



Рис. 2. Регенеранты сорта 'Диккуль' с бутонами на 7-й день (а) и цветками на 27-й день (б, с) культивирования на питательной среде МС1

Fig. 2. Regenerated buckwheat plantlets of cv. 'Dikul' with buds on the 7th day of cultivation (a) and with flowers on the 27th day of cultivation (b, c)

наблюдалось даже к концу пассажа на 30–33-и сутки. Эта тенденция в дальнейшем сохранялась, микрорастения детерминантного сорта 'Дикуль' отставали в росте от индетерминантного сорта 'Изумруд', что, видимо, обусловлено особенностями генотипа исследуемых сортов.

Известно, что наиболее значимыми показателями токсичности цинка являются задержка роста растений, снижение биомассы, хлороз, связанные в первую очередь с нарушениями работы фотосинтетического аппарата (Kaznina, Titov, 2017). Сообщается, что Zn, наряду с другими тяжелыми металлами, вызывает значительное уменьшение уровня содержания каротиноидов и хлорофилла, сопровождающееся снижением фотохимической эффективности фотосистемы II (Li et al., 2012; Maleva et al., 2012). Кроме этого, ТМ снижают поступление элементов минерального питания в растения, угнетая их развитие (Kabata-Pendias, Pendias, 2001). Культивирование микроклонов изучаемых сортов *F. esculentum* на селективных средах с разными дозами цинка в течение 33 суток привело к ингибированию роста и развития гречихи во всех вариантах, особенно по показателям высоты растения и длины листовой пластинки, которые снизились по сравнению с контролем в среднем на 58,8–98,2% и на 42–82% соответственно (рис. 3, 4). Листья приобретали преимущественно желто-зеленую окраску. У исследуемых растений полностью отсутствовало корнеобразование.

Реакция пробирочных растений рассматриваемых сортов на селективный фактор Zn оказалась разной. Более интенсивно ростовые и формообразовательные процессы проходили у детерминантного сорта 'Дикуль', чем у индетерминантного сорта 'Изумруд'. В вариантах с применением токсиканта сорт 'Дикуль' превзошел 'Изумруд' по всем исследуемым показателям: высоте растения – в среднем в 2,3–5,8 раза, длине листовой пластинки – в 1,1–2,8 раза, числу междоузлий – в 1,1–2,2 раза, числу

листьев – в 1,4–1,9 раза. Вероятно, сорт 'Дикуль' генетически более устойчив к повышенным концентрациям цинка.

Более жесткие селективные условия с концентрациями сульфата цинка 1111, 1212 и 1313 мг/л оказали максимальный токсический эффект на наиболее чувствительный к ионному стрессу сорт 'Изумруд' – по окончании культивирования здесь было выбраковано 50–67%, а на средах с внесением 808–1010 мг/л $ZnSO_4$ – 25–30% микрорастений, в то время как у сорта 'Дикуль' погибло 18–45% и 9–18% микрорастений соответственно.

Последующее культивирование растений, полученных на контрольных вариантах и селективных средах с солью цинка, в условиях минерального голодания *in vitro* на среде МСII без макросолей в течение 40 дней оказалось для них сильнейшим стрессом. Большинство их погибло (табл. 1), а оставшиеся выглядели сильно угнетенными – в виде слаборазвитых листовых розеток либо небольших микрорастений длиной 1,5–2 см с 1-2 мелкими (2-3 мм) листовыми пластинками и без корешков.

Сорт 'Дикуль' продемонстрировал повышенную адаптационную реакцию к комплексному стрессору, что выразилось в большем количестве выживших растений (34,2%) и в формировании у некоторых регенерантов корневой системы в виде отдельных небольших корешков.

Выжившие микрорастения клонировали на питательную среду МСI. Было проведено два пассажа, каждый длительностью 33 суток, в конце каждого пассажа проводили описание морфобиологических показателей полученных линий гречихи. Анализ данных после первого пассажа показал, что последствие стрессовых факторов сохранилось (табл. 2). У сорта 'Изумруд' отсутствовал ризогенез. Более стрессоустойчивый сорт 'Дикуль' после вариантов со стандартным содержанием цинка и с кон-

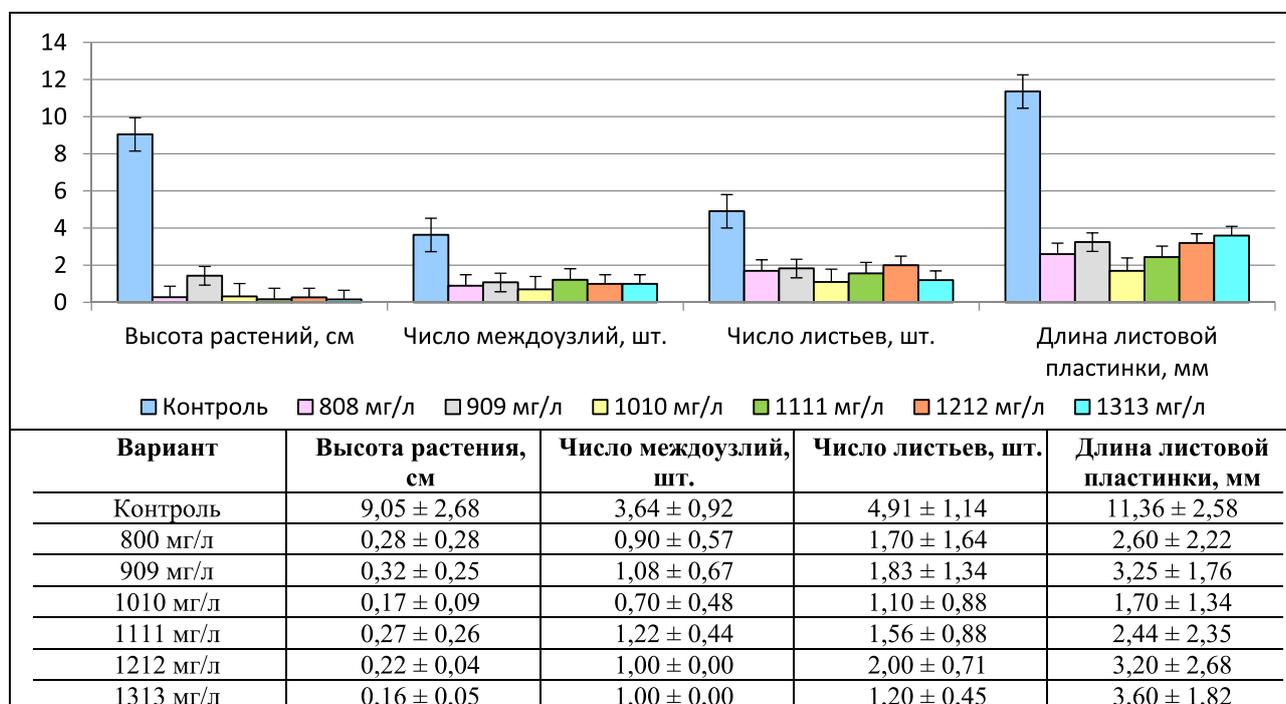


Рис. 3. Морфобиологические показатели гречихи сорта 'Изумруд' в культуре *in vitro* на селективных средах с Zn^{2+} после 33 суток культивирования

Fig. 3. Morphobiological characteristics of the *in vitro* culture of buckwheat (cv. 'Izumrud') on selective media with Zn^{2+} on the 33rd day of cultivation

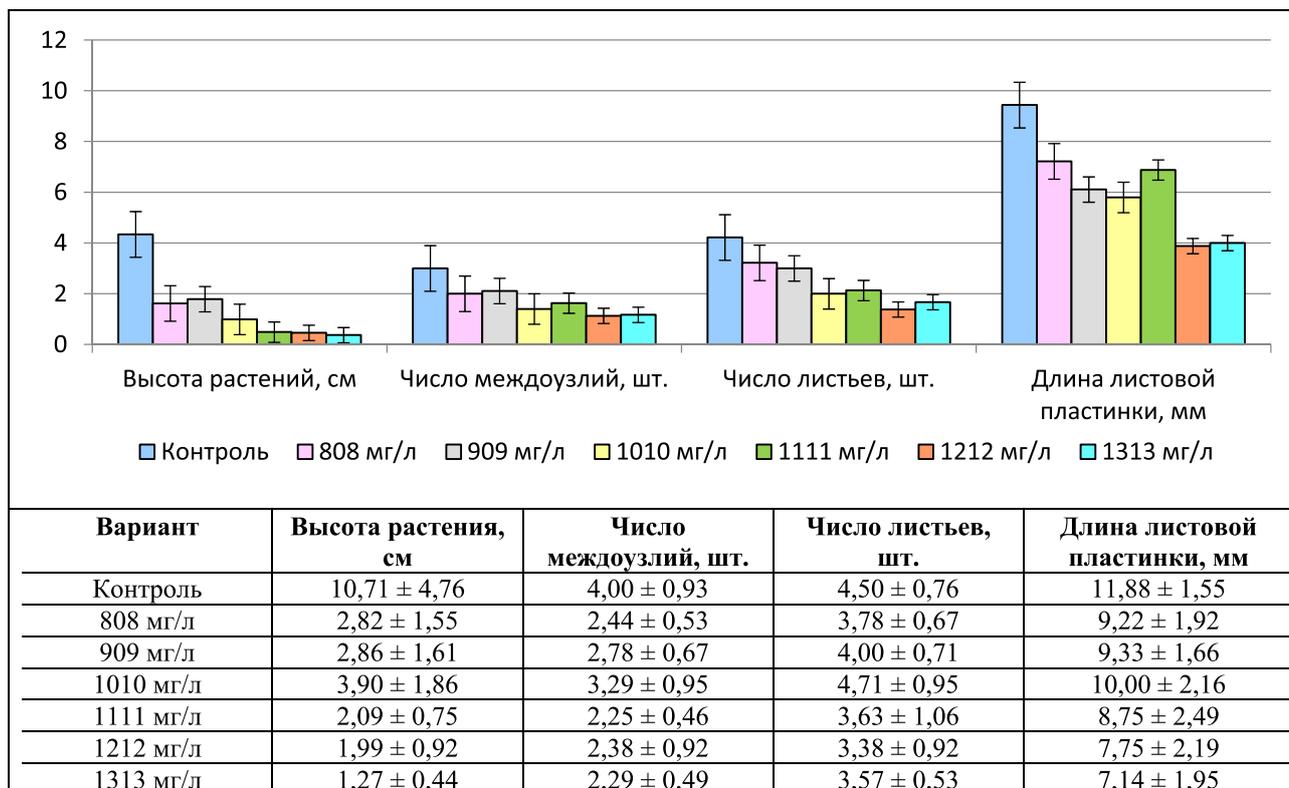


Рис. 4. Морфобиологические показатели гречихи сорта 'Дикуль' в культуре *in vitro* на селективных средах с Zn^{2+} после 33 суток культивирования

Fig. 4. Morphobiological characteristics of the *in vitro* culture of buckwheat (cv. 'Dikul') on selective media with Zn^{2+} on the 33rd day of cultivation

Таблица 1. Влияние минерального голодания на выживаемость растений гречихи, полученных после культивирования на селективных средах с $ZnSO_4$

Table 1. Influence of mineral starvation on the survivability of buckwheat plants obtained after cultivation on selective media with $ZnSO_4$

Сорт	Количество микрорастений по вариантам опыта, шт.							Общее количество выживших микрорастений, шт.
	Контроль (8,6 мг/л)	808 мг/л	909 мг/л	1010 мг/л	1111 мг/л	1212 мг/л	1313 мг/л	
Изумруд	50 / 11	14 / 4	18 / 4	14 / 10	12 / 2	8 / 2	8 / 2	35
Дикуль	50 / 34*	20 / 10*	18 / 0	14 / 6	16 / 6	16 / 6	12 / 4	50

Примечание: слева от косой черты – количество микроклонов гречихи, отобранных после 33 суток культивирования на среде МСІ с селективным агентом Zn^{2+} и высаженных на МСІІ; справа – после субкультивирования на среде МСІІ в течение 40 суток; * – наличие корешков у микрорастений

Note: to the left of the slash is the number of buckwheat plantlets selected on the 33rd day of cultivation on the MCI with Zn^{2+} as the selecting agent and grown on the MCII; to the right of the slash is their number after subculturing on the MCII for 40 days; * – the presence of roots in plantlets

Таблица 2. Морфобиологические показатели микропобегов гречихи (1 пассаж на MCI после селективных сред с Zn²⁺ и минерального голодания)

Table 2. Morphobiological characteristics of buckwheat microshoots (the 1st passage on the MCI medium after selective media with Zn²⁺ and mineral starvation)

Вариант	Морфобиологические показатели					
	Высота растения, см	Число междоузлий, шт.	Число листьев, шт.	Длина листовой пластинки, мм	Наличие корней, +/-	Окраска листьев*
сорт 'Изумруд'						
Контроль	0,65 ± 0,41	1,27 ± 0,47	2,55 ± 0,82	4,27 ± 1,49	–	жел.-зел.
808 мг/л	1,35 ± 0,21	2,00 ± 0,00	4,50 ± 0,71	3,00 ± 0,00	–	жел.-зел.
909 мг/л	0,50 ± 0,00	1,00 ± 0,00	2,50 ± 0,71	2,00 ± 0,00	–	жел.-зел.
1010 мг/л	0,48 ± 0,48	1,25 ± 0,50	2,50 ± 0,58	3,25 ± 0,96	–	жел.-зел.
1111 мг/л	0,50 ± 0,00	1,00 ± 0,00	2,00 ± 0,00	3,00 ± 0,00	–	жел.-кор.
1212 мг/л	0,50 ± 0,00	1,00 ± 0,00	2,00 ± 0,00	2,00 ± 0,00	–	жел.-кор.
1313 мг/л	0,50 ± 0,00	1,00 ± 0,00	2,00 ± 0,00	2,00 ± 0,00	–	жел.-кор.
сорт 'Дикуль'						
Контроль	8,86 ± 4,93	3,68 ± 1,17	5,26 ± 2,33	9,76 ± 2,73	+	зел.-жел.
808 мг/л	8,30 ± 5,46	2,75 ± 1,26	4,00 ± 2,16	9,25 ± 3,59	+	зел.-жел.
909 мг/л	–	–	–	–	–	–
1010 мг/л	2,25 ± 2,47	1,50 ± 0,71	5,50 ± 0,71	3,50 ± 0,71	–	зел.-жел.
1111 мг/л	0,40 ± 0,20	1,00 ± 0,00	4,33 ± 2,08	2,67 ± 0,58	–	зел.-жел.
1212 мг/л	0,83 ± 0,58	1,33 ± 0,58	6,00 ± 1,00	1,67 ± 0,58	–	жел.-зел.
1313 мг/л	0,40 ± 0,14	1,00 ± 0,00	2,50 ± 0,71	1,00 ± 0,00	–	жел.-зел.

Примечание: * окраска листьев: жел.-зел. – желто-зеленая, жел.-кор. – желто-коричневая, зел.-жел. – зелено-желтая

Note: * color of leaves: жел.-зел. – yellow-green, жел.-кор. – yellow-brown, зел.-жел. – green-yellow

центрацией 808 мг/л ZnSO₄ характеризовался наличием корешков, а также максимальными значениями по высоте растений (8,30–8,86 см), числу междоузлий (2,75–3,68 шт.) и длине листовой пластинки (9,25–9,76 мм), превосходящими на 84–93%, 27–65% и 56–68% соответствующие показатели сорта 'Изумруд'. Это свидетельствует о более высоком адаптивном потенциале сорта 'Дикуль' в жестких селективных условиях *in vitro*. После воздействия высоких концентраций солей цинка в среде (909–1313 мг/л) наблюдалось заметное снижение ростовых процессов гречихи, что привело к сглаживанию варьирования показателей как по вариантам, так и между сортами. Так, высота растений колебалась в пределах 0,40–0,50 см, число междоузлий – 1,00–1,50 шт., число листьев – 2,00–5,50 шт., длина листовых пластинок – 1,00–3,50 мм.

При дальнейшем культивировании микрорастений на питательной среде MCI (II пассаж) выявлен достаточно высокий уровень регенерации исследуемых генотипов (табл. 3), что, вероятно, обусловлено включением адаптационных механизмов в условиях комплексного стресса, повлекших за собой проявление признаков толе-

рантности выделенных образцов гречихи. Регенеранты характеризовались наличием корневой системы, нормально развитыми стеблями и листовыми пластинками, в основном зеленого цвета (см. табл. 3, рис. 5).

Как видно из таблицы, исключение составили образцы, полученные после выращивания на средах с внесением соли цинка в дозе 1212–1313 мг/л для сорта 'Изумруд' и в дозе 1313 мг/л для сорта 'Дикуль', где наблюдалось снижение ростовых процессов и отсутствие ризогенеза. Однако при последующем микроклонировании растения с данных вариантов восстановили свое корнеобразование.

Выявленная способность исследуемых генотипов к росту в экстремальных условиях показывает высокую степень стрессоустойчивости у изученных сортов *F. esculentum*. На толерантность клеточных культур и микропобегов гречихи посевной к повышенным концентрациям сульфатов меди и цинка *in vitro* указывалось нами ранее (Barsukova et al., 2019). Полученные данные можно рассматривать в аспекте широкого экологического диапазона пластичности гречихи, что подчеркивает ряд авторов (Fesenko, 1983; Kreft, 2007; Chrungoo et al., 2016).

Таблица 3. Регенерационная способность растений гречихи после комплексного стресса (II пассаж на питательной среде МСИ)

Table 3. Regeneration ability of buckwheat plants after the complex stressor (the 2nd passage on the MSI medium)

Вариант	Морфобиологические показатели					
	Высота растения, см	Число междоузлий, шт.	Число листьев, шт.	Длина листовой пластинки, мм	Наличие корней, +/-	Окраска листьев
сорт 'Изумруд'						
Контроль	8,12 ± 6,98	3,92 ± 1,83	5,83 ± 2,92	9,58 ± 5,20	+	зеленые
808 мг/л	6,51 ± 7,30	4,43 ± 3,31	6,57 ± 3,78	8,29 ± 5,41	+	зеленые
909 мг/л	1,35 ± 0,21	1,00 ± 0,00	4,00 ± 1,41	3,00 ± 0,00	+	зеленые
1010 мг/л	7,43 ± 4,95	3,67 ± 0,58	4,67 ± 0,58	12,33 ± 3,21	+	зеленые
1111 мг/л	10,00 ± 0,00	6,00 ± 0,00	11,00 ± 0,00	10,00 ± 0,00	+	зеленые
1212 мг/л	0,30 ± 0,00	1,00 ± 0,00	2,00 ± 0,00	2,00 ± 0,00	-	зелено-желтые
1313 мг/л	0,80 ± 0,00	1,00 ± 0,00	1,00 ± 0,00	1,00 ± 0,00	-	желтые
сорт 'Диккуль'						
Контроль	11,60 ± 6,23	4,62 ± 1,32	6,57 ± 2,45	13,03 ± 3,06	+	зеленые
808 мг/л	17,51 ± 5,22	5,94 ± 1,21	6,44 ± 1,54	13,78 ± 2,51	+	зеленые
1010 мг/л	17,08 ± 1,42	4,75 ± 1,50	5,50 ± 1,73	16,25 ± 0,96	+	зеленые
1111 мг/л	6,63 ± 6,00	4,14 ± 0,90	6,00 ± 1,91	11,58 ± 4,54	+	зеленые
1212 мг/л	5,06 ± 5,68	3,17 ± 1,99	7,25 ± 2,42	8,42 ± 4,42	+	зеленые
1313 мг/л	1,20 ± 0,00	2,00 ± 0,00	6,00 ± 0,00	5,00 ± 0,00	-	зеленые



Рис. 5. Микрорастения сортов 'Диккуль' (слева) и 'Изумруд' (справа), толерантные к комплексному стрессу

Fig. 5. Buckwheat plantlets of cvs. 'Dikul' (left) and 'Izumrud' (right) tolerant to the complex stressor

Заключение

По результатам проведенного исследования изучены морфобиологические признаки и адаптационная реакция растений *F. esculentum* сортов 'Изумруд' и 'Дикуль' в культуре *in vitro* в условиях токсического действия высоких доз цинка (808–1313 мг/л) и минерального голодания.

Рост и развитие изучаемых генотипов гречихи на селективных средах показали их высокую толерантность к ионному стрессу, вызванному токсичностью цинка, и к нехватке питательных элементов. При этом выявлен повышенный уровень стрессоустойчивости и регенерационной способности сорта 'Дикуль' по сравнению с сортом 'Изумруд'.

Выделены регенеранты гречихи посевной сортов 'Изумруд' и 'Дикуль', наиболее устойчивые к комплексному стрессу, обусловленному высокими дозами цинка и отсутствием макроэлементов.

Полученные в селективных условиях пробирочные растения-регенеранты гречихи являются перспективным материалом для целей дальнейшей селекции, а также для изучения возможности их использования в качестве фиторемедиаторов.

References / Литература

- Barsukova E.N., Klykov A.G., Chikina E.L. Usage of the tissue culture method for the development of new forms of *Fagopyrum esculentum* Moench. *Russian Agricultural Science*. 2019;(5):3-6. [in Russian] (Барсукова Е.Н., Клыков А.Г., Чайкина Е.Л. Использование метода культуры ткани для создания новых форм *Fagopyrum esculentum* Moench. *Российская сельскохозяйственная наука*. 2019;(5):3-6). DOI: 10.31857/S2500-2627201953-6
- Barsukova E.N., Klykov A.G., Fisenko P.V., Borovaya S.A., Chaykina E.L. Usage of the method of biotechnology in the selection of buckwheat plants in the Far East. *Vestnik of Far Eastern Branch of Russian Academy of Sciences*. 2020;(4):58-66. [in Russian] (Барсукова Е.Н., Клыков А.Г., Фисенко П.В., Боровая С.А., Чайкина Е.Л. Использование методов биотехнологии в селекции гречихи на Дальнем Востоке. *Вестник Дальневосточного отделения Российской академии наук*. 2020;(4):58-66). DOI: 10.37102/08697698.2020.212.4.010
- Chungoo N.K., Dohtdong L., Chetry U. Chapter ten – Phenotypic plasticity in buckwheat. In: M. Zhou, I. Kreft, S.H. Woo, N. Chungoo, G. Wieslander (eds). *Molecular Breeding and Nutritional Aspects of Buckwheat*. Cambridge, MA: Academic Press; 2016. p.137-149. DOI: 10.1016/B978-0-12-803692-1.00010-9
- Dunaeva S.E., Pendinen G.I., Antonova O.Yu., Shvachko N.A., Ukhatova Yu.V., Shuvalova L.E., Volkova N.N., Gavrilenko T.A. Preservation of vegetatively propagated crops *in vitro* and cryo collections: methodological guidelines (Sokhraneniye vegetativno razmnzhayemykh kultur v *in vitro* i krio kollektsiyakh: metodicheskiye ukazaniya). Gavrilenko T.A. (ed.). 2nd ed. St. Petersburg: VIR; 2017. [in Russian] (Дунаева С.Е., Пендинен Г.И., Антонова О.Ю., Швачко Н.А., Ухатова Ю.В., Шувалова Л.Е., Волкова Н.Н., Гавриленко Т.А. Сохранение вегетативно размножаемых культур в *in vitro* и крио коллекциях: методические указания / под ред. Т.А. Гавриленко. 2-е изд. Санкт-Петербург: ВИР; 2017).
- Fesenko A.N., Fesenko I.N. Buckwheat breeding and production in Russia during the past 100 years. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2019;180(1):113-117. [in Russian] (Фесенко А.Н., Фесенко И.Н. Развитие селекции и производства гречихи в России за 100 лет. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2019;180(1):113-117). DOI: 10.30901/2227-8834-2019-1-113-117
- Fesenko N.V. Breeding and seed production of buckwheat (Seleksiya i semenovodstvo grechikhi). Moscow: Kolos; 1983. [in Russian] (Фесенко Н.В. Селекция и семеноводство гречихи. Москва: Колос; 1983).
- Gharam M.J., Heavener D.L., Nickell C.D., Widholm J.M. Response of soybean genotypes to boron, zinc and manganese deficiency in tissue culture. *Plant and Soil*. 1993;150(2):307-310.
- Gladkov E.A. Cell selection of *Agrostis stolonifera* plants possessing resistance to heavy metals and salinization. *Russian Journal of Biotechnology*. 2010;(6):72-74. [in Russian] (Гладков Е.А. Клеточная селекция растений полевицы побегоносной (*Agrostis stolonifera*), обладающих устойчивостью к тяжелым металлам и засолению. *Биотехнология*. 2010;(6):72-74).
- Kabata-Pendias A., Pendias H. Trace elements in soils and plants. 3rd ed. Boca Raton, FL: CRC Press; 2001.
- Kaznina N.M., Titov A.F. Effect of zinc deficiency and excess on the growth and photosynthesis of winter wheat. *Journal of Stress Physiology and Biochemistry*. 2017;13(4):88-94.
- Klykov A.G., Barsukova E.N., Chaikina E.L., Anisimov M.M. Prospects and results of selection of *Fagopyrum esculentum* Moench for increased flavonoid content. *Vestnik of Far Eastern Branch of Russian Academy of Sciences*. 2019;3(205):5-16. [in Russian] (Клыков А.Г., Барсукова Е.Н., Чайкина Е.Л., Анисимов М.М. Перспективы и результаты селекции *Fagopyrum esculentum* Moench на повышенное содержание флавоноидов. *Вестник Дальневосточного отделения Российской академии наук*. 2019;3(205):5-16). DOI: 10.25808/08697698.2019.205.3.001
- Kreft I. Buchweizen Slowenien. In: I. Kreft, C. Ries, C. Zewen (eds). *Das Buchweizen Buch: mit Rezepten aus aller Welt. 2. Überarbeitete und erweiterte Aufl.* Arzfeld: Islek ohne Grenzen EWIV; 2007. p.71-79. [in German]
- Li L., Huang X., Borthakur D., Ni H. Photosynthetic activity and antioxidative response of seagrass *Thalassia hemprichii* to trace metal stress. *Acta Oceanologica Sinica*. 2012;(3):98-108. DOI: 10.1007/s13131-012-0210-3
- Lyubanova L., Nehnevajova E., Herzig R., Schröder P. Response of antioxidant enzymes in *Nicotiana tabacum* clones during phytoextraction of heavy metals. *Environmental Science and Pollution Research International*. 2009;16(5):573-581. DOI: 10.1007/s11356-009-0175-8
- Maleva M.G., Nekrasova G.F., Borisova G.G., Chukina N.V., Ushakova O.S. Effect of heavy metals on photosynthetic apparatus and antioxidant status of *Elodea*. *Russian Journal of Plant Physiology*. 2012;59(2):190-197. DOI: 10.1134/S1021443712020069
- Murashige T., Skoog F.A. A revised medium for rapid growth and bioassays with tobacco tissue cultures. *Physiologia Plantarum*. 1962;15(3):473-497. DOI: 10.1111/j.1399-3054.1962.tb08052.x
- Naik P.M., Godbole M., Nagella P., Hosakatte N.M. The effect of heavy metals on *in vitro* adventitious shoot production and bacoside A content in *Bacopa Monnieri* (L). *Mapana Journal of Sciences*. 2015;14(4):1-10. DOI: 10.12723/mjs.35.1
- Rout G.R., Samantaray S., Das P. *In vitro* selection and biochemical characterisation of zinc and manganese adapted callus

- lines in *Brassica* spp. *Plant Science*. 1999;146(2):89-100. DOI: 10.1016/S0168-9452(99)00080-1
- Samantaray S., Rout G.R., Das P. *In vitro* selection and regeneration of zinc tolerant calli from *Setaria italica* L. *Plant Science*. 1999;143(2):201-209. DOI: 10.1016/S0168-9452(99)00036-9
- Sheflin A.M., Chiniquy D., Yuan C., Goren E., Kumar I., Braud M. et al. Metabolomics of sorghum roots during nitrogen stress reveals compromised metabolic capacity for salicylic acid biosynthesis. *Plant Direct*. 2019;3(3): e00122. DOI: 10.1002/pld3.122
- Shupletsova O.N. *In vitro* selective systems for obtaining barley genotypes with complex resistance to soil stressors (Selektivnye sistemy *in vitro* dlya polucheniya genotipov yachmenya s kompleksnoy ustoychivostyu k pochvennym stressovym faktoram) [dissertation]. Kirov; 2019. [in Russian] (Шуплецова О.Н. Селективные системы *in vitro* для получения генотипов ячменя с комплексной устойчивостью к почвенным стрессовым факторам: дисс. ... д-ра биол. наук. Киров; 2019). URL: <https://www.dissercat.com/content/selektivnye-sistemy-in-vitro-dlya-polucheniya-genotipov-yachmenya-s-kompleksnoi-ustoychivost> [дата обращения: 11.10.2022].
- Skugoreva S.G., Aschikhmina T.Ya., Fokina A.I., Lyapina E.I. Chemical grounds of toxic effect of heavy metals (review). *Theoretical and Applied Ecology*. 2016;(1):4-10. [in Russian] (Скугорева С.Г., Ашихмина Т.Я., Фокина А.И., Ляпина Е.И. Химические основы токсического действия тяжелых металлов (обзор). *Теоретическая и прикладная экология*. 2016;(1):4-10). DOI: 10.25750/1995-4301-2016-1-014-019
- Titov A.F., Talanova V.V., Kaznina N.M., Laydinen G.F. Plant resistance to heavy metals (Ustoychivost rasteniy k tyazhelym metallam). N.N. Nemov (ed.). Petrozavodsk; 2007. [in Russian] (Титов А.Ф., Таланова В.В., Казнина Н.М., Лайдинен Г.Ф. Устойчивость растений к тяжелым металлам / под ред. Н.Н. Немова. Петрозаводск; 2007).
- Uzakov Z.Z. Heavy metals and their effect on plants (Tyazhelye metally i ikh vliyaniye na rasteniya). *Simvol nauki = Symbol of Science*. 2018;(1-2):52-54. [in Russian] (Узаков З.З. Тяжелые металлы и их влияние на растения. *Символ науки*. 2018;(1-2):52-54).
- Zhang J., Jiang F., Shen Y., Zhan Q., Bai B., Chen W. et al. Transcriptome analysis reveals candidate genes related to phosphorus starvation tolerance in sorghum. *BMC Plant Biology*. 2019;19(1):306. DOI: 10.1186/s12870-019-1914-8

Информация об авторах

Светлана Александровна Боровая, аспирант, научный сотрудник, Федеральный научный центр агроботехнологий Дальнего Востока им. А.К. Чайки, 692539 Россия, Уссурийск, пос. Тимирязевский, ул. Воложенина, 30, borovayasveta@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-7440-5129>

Алексей Григорьевич Клыков, доктор биологических наук, академик РАН, заведующий отделом, Федеральный научный центр агроботехнологий Дальнего Востока им. А.К. Чайки, 692539 Россия, Уссурийск, пос. Тимирязевский, ул. Воложенина, 30, alex.klykov@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-2390-3486>

Елена Николаевна Барсукова, кандидат сельскохозяйственных наук, ведущий научный сотрудник, и. о. заведующего лабораторией, Федеральный научный центр агроботехнологий Дальнего Востока им. А.К. Чайки, 692539 Россия, Уссурийск, пос. Тимирязевский, ул. Воложенина, 30, enbar9@yandex.ru, <https://orcid.org/0000-0001-7880-252X>

Information about the authors

Svetlana A. Borovaya, Postgraduate Student, Researcher, Federal Scientific Center of Agricultural Biotechnology of the Far East named after A.K. Chaika, 30 Volozhenina St., Timiryazevsky Settle., Ussuriysk 692539, Russia, borovayasveta@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-7440-5129>

Aleksey G. Klykov, Dr. Sci. (Biology), Full Member of the RAS, Head of a Department, Federal Scientific Center of Agricultural Biotechnology of the Far East named after A.K. Chaika, 30 Volozhenina St., Timiryazevsky Settle., Ussuriysk 692539, Russia, alex.klykov@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-2390-3486>

Elena N. Barsukova, Cand. Sci. (Agriculture), Leading Researcher, Acting Head of a Laboratory, Federal Scientific Center of Agricultural Biotechnology of the Far East named after A.K. Chaika, 30 Volozhenina St., Timiryazevsky Settle., Ussuriysk 692539, Russia, enbar9@yandex.ru, <https://orcid.org/0000-0001-7880-252X>

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

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

Конфликт интересов: авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

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

Статья поступила в редакцию 23.09.2021; одобрена после рецензирования 09.03.2023; принята к публикации 01.06.2023. The article was submitted on 23.09.2021; approved after reviewing on 09.03.2023; accepted for publication on 01.06.2023.

ИЗУЧЕНИЕ И ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ГЕНЕТИЧЕСКИХ РЕСУРСОВ РАСТЕНИЙ

Научная статья

УДК 58.085:58.084.1:57.085.23:633.11

DOI: 10.30901/2227-8834-2023-2-19-28



Каллусообразование и органогенез мягкой пшеницы с использованием зрелых зародышей в качестве эксплантов

Г. Р. Гумерова¹, А. А. Галимова^{1,2}, Б. Р. Кулуев^{1,2}

¹ Уфимский федеральный исследовательский центр Российской академии наук, Институт биохимии и генетики, Уфа, Россия

² Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, Санкт-Петербург, Россия

Автор, ответственный за переписку: Гульнар Рафиловна Гумерова, gulnar.yas@mail.ru

Актуальность. Мягкая пшеница (*Triticum aestivum* L.) как одна из главных хлебных культур вызывает большой интерес у селекционеров и других исследователей и требует постоянного контроля существующих сортов, а также создания новых с помощью классических методов селекции и современных методов генной инженерии, ключевым этапом в которых является успешный каллусогенез и органогенез у целевых объектов. В связи с этим в данном исследовании была проведена оценка регенерационного потенциала двух яровых ('Саратовская 55' и 'Сигма') и трех озимых ('Таня', 'Фишт' и 'Память') сортов мягкой пшеницы, а также подбор оптимальных условий для индукции каллуса и органогенеза с использованием зрелых зародышей.

Материалы и методы. В работе были использованы незрелые и зрелые зародыши мягкой пшеницы сортов 'Таня', 'Фишт', 'Память', 'Сигма' и 'Саратовская 55'. Морфогенетический потенциал *in vitro* оценивали при действии абиотических факторов (предварительная холодовая обработка зерновок) и экзогенных гормонов (2,4-Д в различных концентрациях).

Результаты и выводы. Проведенный анализ позволил выделить сорта мягкой пшеницы 'Фишт' и 'Сигма', обладающие высоким морфогенетическим и регенерационным потенциалом. Также было показано, что холодовое воздействие может являться хорошим стимулирующим фактором для получения большого количества каллуса, а в случаях, когда задачей эксперимента является получение регенерантов, лучше отказаться от такой обработки в пользу классических методов индукции каллуса в нормальных условиях.

Ключевые слова: яровая пшеница, озимая пшеница, каллусогенез, регенерация, предварительная холодовая обработка, 2,4-Д

Благодарности: работа Г. Р. Гумеровой выполнена в рамках государственного задания № 122030200143-8. Исследование А. А. Галимовой и Б. Р. Кулуева поддержано грантом Минобрнауки РФ (соглашение № 075-15-2021-1066 от 28 сентября 2021 г.).

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

Для цитирования: Гумерова Г.Р., Галимова А.А., Кулуев Б.Р. Каллусообразование и органогенез мягкой пшеницы с использованием зрелых зародышей в качестве эксплантов. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2023;184(2):19-28. DOI: 10.30901/2227-8834-2023-2-19-28

STUDYING AND UTILIZATION OF PLANT GENETIC RESOURCES

Original article

DOI: 10.30901/2227-8834-2023-2-19-28

Bread wheat callusogenesis and organogenesis using mature embryos as explants

Gulnar R. Gumerova¹, Ayzilya A. Galimova^{1,2}, Bulat R. Kuluev^{1,2}

¹ Ufa Federal Research Center of the Russian Academy of Sciences, Institute of Biochemistry and Genetics, Ufa, Russia

² N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, St. Petersburg, Russia

Corresponding author: Gulnar R. Gumerova, gulnaryas@mail.ru

Background. Bread wheat (*Triticum aestivum* L.) is one of the staple cereal crops, so it is of great interest to breeders and researchers and requires constant monitoring of existing cultivars, including the development of new ones through classical breeding and modern gene engineering. The key stage in these techniques is successful callusogenesis and organogenesis in target objects. With this in view, the regeneration potential of two spring ('Saratovskaya 55' and 'Sigma') and three winter ('Tanya', 'Fisht' and 'Pamyat') cultivars of bread wheat was assessed, and optimal conditions were identified for callus induction and organogenesis using mature embryos.

Materials and methods. Immature and mature embryos of the five bread wheat cultivars were used in the study. The *in vitro* morphogenetic potential was evaluated under the impact of abiotic factors: preliminary exposure of grains to cold and use of exogenous hormones (2,4-D in various concentrations). Pretreatment of wheat with cold was carried out as follows: sterilized grains were incubated on the hormonal medium at a temperature of 4°C for 2 weeks, and then transferred to 26°C for 4 more weeks. The efficiency of callusogenesis and rhizogenesis was assessed and the numbers of morphogenetic calluses, regenerated and acclimatized plants were calculated.

Results and conclusions. The analysis made it possible to identify the bread wheat cultivars 'Fisht' and 'Sigma' for their high morphogenetic and regenerative potential. It was also shown that exposure to cold can serve as a good stimulating factor for producing a large number of calluses, but regenerants are better induced under normal conditions. The results also depended on the concentration of hormones applied. Universal conditions for morphogenesis and regeneration were not identified.

Keywords: spring wheat, winter wheat, callusogenesis, regeneration, cold pretreatment, 2,4-D

Acknowledgements: the study of G. R. Gumerova was carried out within the framework of State Task No. 122030200143-8. The study of A. A. Galimova and B. R. Kuluev was supported by a grant from the Ministry of Education and Science of the Russian Federation (Agreement No. 075-15-2021-1066 of September 28, 2021).

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

For citation: Gumerova G.R., Galimova A.A., Kuluev B.R. Bread wheat callusogenesis and organogenesis using mature embryos as explants. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2023;184(2):19-28. DOI: 10.30901/2227-8834-2023-2-19-28

Введение

Результаты генетической трансформации растений во многом зависят от эффективности регенерационной системы, которая в свою очередь обусловлена как внутренними генетическими факторами самого растения, так и внешними условиями культивирования (питательные среды, гормоны, абиотические факторы и др.).

Мягкая пшеница (*Triticum aestivum* L.), как и большинство злаковых, является сложной для манипуляций культурой с низким морфогенным потенциалом *in vitro*. Необходимость тщательного подбора условий органо-генеза для каждого сорта отдельно еще более усложняет процесс разработки и внедрения методов генетической трансформации *T. aestivum*. Однако улучшение качеств имеющихся сортов, а также получение новых сортов с помощью современных генно-инженерных технологий является актуальным и перспективным подходом наряду с классическими методами селекции. Поэтому и в настоящее время остается актуальной разработка эффективных методов индукции каллусообразования и органо-генеза мягкой пшеницы в условиях *in vitro* (Aydin et al., 2011; Adero et al., 2019; Kyriienko et al., 2021).

Первым этапом генетической трансформации растений является выбор типа эксплантов для дальнейших манипуляций *in vitro*, который должен иметь высокий морфогенный потенциал. Это достигается благодаря свойству тотипотентности растительных клеток – способности клетки реализовывать генетическую информацию, обеспечивающую ее дифференцировку и развитие до целого организма. Однако выяснилось, что не все клетки злаковых проявляют это свойство (Wernicke, Brettell, 1980); в связи с этим для культивирования пшеницы *in vitro* подходит относительно небольшое разнообразие эксплантов, которые способны регенерировать в целое здоровое растение (Repellin et al., 2001). В ходе многочисленных экспериментальных работ взрослые растения однодольных удалось регенерировать из незрелых (Hafeez et al., 2012) и зрелых зародышей (Bartók, Sági, 1990; Delporte et al., 2001; Filippov et al., 2006), coleoptилей (Benkirane et al., 2000), остей (Stober, Hessu, 1997), пыльников (Orshinsky, Sadasivaiah, 1997; Kanbar et al., 2022), незрелых листьев (Zamora, Scott, 1983), апикальной меристемы (McHughen, 1983) и незрелых соцветий (Barro et al., 1999). Анализ всех этих исследований показывает, что наиболее эффективными для генетической трансформации эксплантами мягкой пшеницы являются незрелые зародыши (Filippov et al., 2006; Poddar et al., 2022). Однако огромным недостатком такого типа экспланта является их весьма маленький срок (не более 1 недели), подходящий для генетической трансформации, а также необходимость в довольно трудоемком и постоянном выращивании пшеницы, в том числе и в лабораторных условиях. В связи с этим многие исследователи начали обращать внимание на зрелые зародыши в качестве эксплантов, которые пригодны для манипуляций *in vitro* круглогодично.

Предложено много различных методик индукции каллуса из зрелых зародышей (McHughen, 1983; Bartók, Sági, 1990; Delporte et al., 2001; etc.). Однако такие работы проводились на ограниченном количестве отечественных сортов (Stupko et al., 2008; Miroshnichenko et al., 2014). В связи с вышесказанным целью данной работы являлась оценка регенерационного потенциала различных российских сортов мягкой пшеницы, а также подбор оптимальных условий для индукции каллуса и органо-гене-

за при использовании в качестве эксплантов зрелых зародышей.

Материалы и методы

В работе были использованы следующие сорта озимой мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.): 'Фишт', 'Таня' и 'Память', а также два яровых сорта 'Саратовская 55' и 'Сигма'. Семена озимых сортов, а также сорта 'Саратовская 55', были любезно предоставлены Национальным центром зерна им. П.П. Лукьяненко (г. Краснодар), сорт 'Сигма' был получен из Омского аграрного научного центра (г. Омск). Для экспериментов отбирали неповрежденные, морфологически здоровые семена.

Введение семян в культуру *in vitro* начинали с промывки зрелых зерновок в дистиллированной воде с добавлением 100 мкл твина в течение 15 минут. Далее зерновок выдерживали 10 минут в 96-процентном этаноле. После первого этапа стерилизации семена вымачивали в стерильной воде с добавлением 100 мкл твина в течение 5 часов при постоянном перемешивании на шейкере (200 об/мин). Второй этап поверхностной стерилизации зерновок проводили в 50-процентном растворе коммерческого препарата «Белизна» (ОАО «Каустик», Россия) и твина (1-2 мкл) с экспозицией 30 минут (Bartók, Sági, 1990), после чего их промывали стерильной водой 5 раз. Изолированные зрелые зародыши помещали на питательные среды щитком вверх, а в экспериментах, когда использовали целые зерновки, раскладывали их бороздкой вниз. Зрелые зародыши травмировали в стерильных условиях двумя продольными надрезами и одним поперечным для предотвращения их прорастания (Filippov et al., 2006).

Экспланты культивировали на питательной среде МС, в которой микросоли МС были заменены на микросоли L7, а также дополнительно содержали 18,75 г/л L-глутамина, 3,75 г/л L-пролина и 2,5 г/л L-аспарагина (Spark, Jones, 2009). В качестве каллусиндуцирующего гормона были выбраны синтетический ауксин 2,4-дихлорфеноксиуксусная кислота (2,4-Д) в различных концентрациях (2, 4, 6, 8 мг/л) и 0,5 мг/л природного ауксина 3-индолилуксусной кислоты (ИУК). На одну чашку Петри помещали по 26–30 стерильных зерновок и культивировали в камере роста Binder (Германия) при температуре 26°C в темноте в течение 2 недель. Далее каллусы помещали на безгормональную среду L7 в камеру роста с освещением 5000 люкс и температурой 26°C. После 30 дней культивирования определяли долю эксплантов, образовавших органогенный (зеленый) каллус, корневую систему и регенерантов (табл. 1). В ходе эксперимента регенеранты высотой 1,5–3 см пересаживали в пластиковые контейнеры Magenta (MAGENTA GA-7 VESSEL, Sigma-Aldrich, США). После укоренения проростки высотой 10–15 см были адаптированы и акклиматизированы к условиям почвы. Схема эксперимента представлена на рисунке 1.

В каждом варианте опыта для всех сортов было использовано не менее 30 зерновок, эксперименты выполнены в трех биологических повторностях. На рисунках и в таблицах представлены средние арифметические значения и их стандартные отклонения ($\mu \pm \sigma$). Для сравнения независимых выборок, подчиняющихся закону нормального распределения, использовали параметрический критерий Стьюдента, значения *t*-критерия находили для 95-процентного уровня значимости. Результаты обработаны с использованием стандартных пакетов программ Microsoft Excel 2010 и Statistica 10.0.

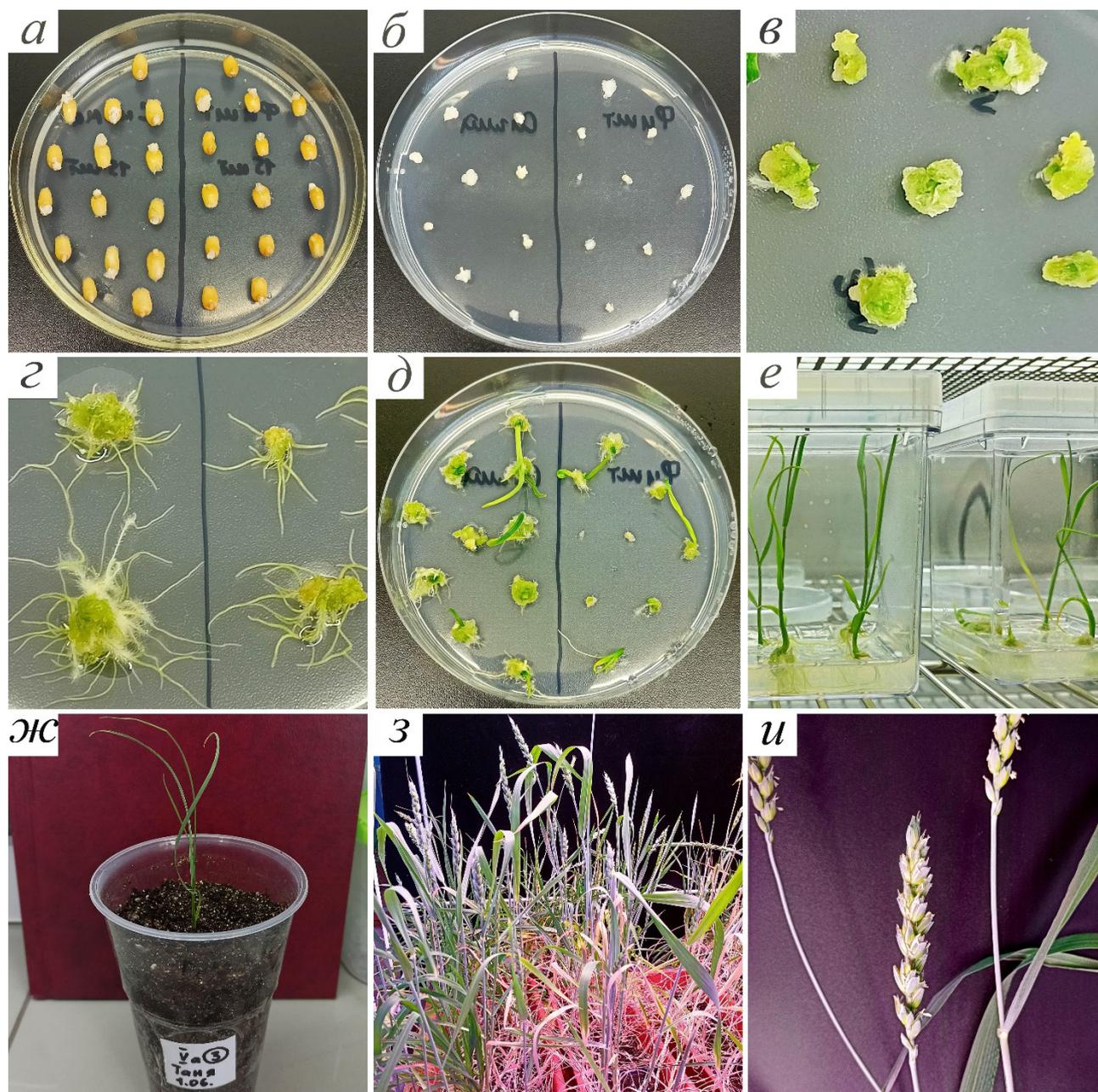


Рис. 1. Схема эксперимента: а) зерновки с каллусом; б) изолированные каллусы; в) морфогенный каллус; г) каллус с развитой корневой системой; д) регенерировавший каллус; е) пересадка регенерантов в Magenta; ж) акклиматизация проростков к условиям почвы; з) взрослые растения на почве; и) колосение и цветение взрослых растений

Fig. 1. Scheme of the experiment: а) wheat grains with a callus; б) isolated calluses; в) morphogenic callus; г) callus with a developed root system; д) regenerated callus; е) transplantation of regenerants in Magenta; ж) acclimatization of *in vitro* plants to soil conditions; з) plants growing on the soil; и) heading and flowering stages of plants

Результаты

Подбор условий стерилизации

Эффективная стерилизация эксплантов является первым шагом при подготовке растений к культивированию *in vitro*. При этом нужно соблюдать баланс между деонтаминацией и токсическим эффектом стерилизующих агентов. В случае с исследованными сортами мягкой пшеницы стандартная стерилизация – 5 минут в 70-процентном этиловом спирте, 15 минут в растворе 1,5-процентного NaClO и твина согласно С. А. Spark, Н. D. Jones (2009) и А. Ashraf et al. (2022) – приводила к полному заражению зерновок. Увеличение времени экспозиции и концентрации стерилизующих веществ

незначительно улучшало результат, причем только у яровых сортов. Озимые сорта были сильнее подвержены различного вида заражениям из-за особенностей полевого выращивания, что усложняет получение стерильных эксплантов.

Т. Bartók и F. Sági (1990) предложили более длительный процесс стерилизации зерновок озимых сортов, причем данный протокол оказался эффективным и для использованных нами сортов мягкой пшеницы. Помимо увеличения концентрации стерилизующих агентов (этилового спирта до 96% и NaClO до 7,5%) и времени экспозиции (до 10 и 30 минут, соответственно), они рекомендуют инкубировать зерновки в стерильной воде с добавлением твина в течение 5 часов при 28°C после обра-

ботки спиртом. Благодаря такому подходу жизнеспособные споры микроорганизмов выходят из состояния покоя и затем подвергаются полной стерилизации гипохлоритом натрия. При использовании данной методики нам удалось добиться 98% стерильности у сортов 'Саратовская 55' и Фишт, до 90% у сорта 'Память', до 87% у сорта 'Таня' и до 80% у сорта 'Сигма'. Преимущественно выявлялись грибковые заражения.

Получение каллуса из зрелых зародышей

Существует несколько техник получения каллусов из зрелых зародышей: 1) зародыши полностью отделяются от эндосперма (Aydin et al., 2011; Yin et al., 2011; Chopra et al., 2022; Ashraf et al., 2022) и 2) когда индукция каллуса происходит в неповрежденной зерновке (англ. термин: endosperm supported) (Bartók, Sági, 1990; Filippov et al., 2006; Adero et al., 2019). Предполагается, что в таком случае нативные метаболиты питательной ткани зерновки способствуют дополнительной (помимо экзогенных ауксинов) активации мезокотила зрелых зародышей (Bartók, Sági, 1990). Наши предварительные эксперименты показали, что интактные зародыши (без отделения от эндосперма) индуцировали морфогенный каллус с более высокой частотой, чем при их изолировании от эндосперма. В связи с этим последующие опыты проводили на зрелых зародышах без отделения от питательной ткани.

Воздействие температуры на эффективность каллусообразования и последующий органогенез

Для полноценной активации озимых сортов пшеница нуждается в этапе вернализации (яровизации) – продолжительном воздействии низких температур. Некоторые исследователи отмечают необходимость проведения

яровизации и для эксплантов *in vitro* (Sparks, Jones, 2009). Таким образом, наши эксперименты проводились в двух температурных режимах: 26°C (зерновки после стерилизации сразу переносили в камеру роста) и 4°C (зерновки подвергались холодовому воздействию в течение двух недель, только затем переносились в камеру роста на 26°C). Каллусообразование наблюдали на 3–7 день в зависимости от концентрации 2,4-Д после перемещения на гормональную среду в нормальных условиях, а зерновки, проходившие предварительную холодовую обработку, образовывали каллус на несколько дней позже.

Эффект яровизации *in vitro* для озимых сортов пшеницы (Marcinińska, 1996; Sparks, Jones, 2009) был неоднозначным: зависел либо от возраста зародышей, либо от концентраций совместно использованных фитогормонов, либо имел положительное влияние на каллусообразование, а на регенеративные функции – отрицательное. В нашем исследовании предварительное воздействие холода в течение 2 недель до перемещения в камеру роста довольно часто ухудшало процесс каллусообразования независимо от того, озимой или яровой сорт использовался в работе. Так, у озимого сорта 'Таня' индукция каллусов достоверно снижалась после холодовой обработки при использовании всех концентраций гормона 2,4-Д, у сорта 'Фишт' – только при высоких концентрациях гормона, а для сорта 'Память' наблюдали, наоборот, положительное воздействие холода почти при всех концентрациях 2,4-Д (рис. 2).

В случае с яровыми сортами получились следующие результаты (рис. 3): каллусообразование у сортов 'Саратовская 55' и 'Сигма' значительно повысилось ($p < 0,05$) после холодового воздействия при низкой (2 мг/л) и высокой (8 мг/л) концентрации 2,4-Д. В остальных вариантах экспериментов низкие температуры либо никак не



Рис. 2. Каллусообразование у озимых сортов после предварительной инкубации в холоде (2, 4, 6 и 8 – концентрации 2,4-Д в мг/л)

Fig. 2. Winter wheat callusogenesis after preliminary exposure to cold (2, 4, 6 and 8 are concentrations of 2,4-D in mg/L)

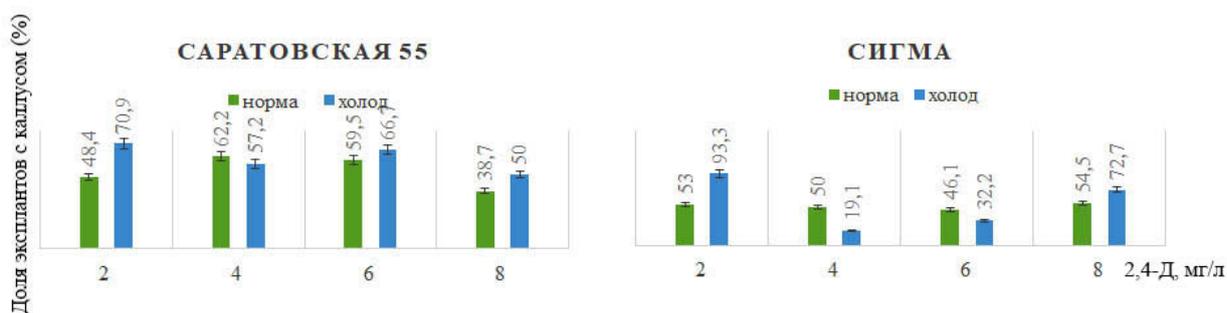


Рис. 3. Каллусообразование у яровых сортов после предварительной инкубации в холоде (2, 4, 6 и 8 – концентрации 2,4-Д в мг/л)

Fig. 3. Spring wheat callusogenesis after preliminary exposure to cold (2, 4, 6 and 8 are concentrations of 2,4-D in mg/L)

вливали (сорт 'Саратовская 55'), либо достоверно ухудшали каллусообразование (сорт 'Сигма').

Влияние предварительной холодной обработки на ризогенез у каллусов пшеницы оказалось менее ощутимым: эффективность корнеобразования у сорта 'Таня' варьировала от $60 \pm 3,12\%$, 'Фишт' – от $75 \pm 0,95\%$, 'Память' – от $66,7 \pm 1,45\%$, 'Саратовская 55' – от $75 \pm 1,15\%$, 'Сигма' – от $66,7 \pm 1,15\%$ до 100% (табл. 1). В целом холодная предобработка приводила к негативному результату, так как в большинстве случаев эффективность ризогенеза понижалась, но в то же время в определенных сочетаниях концентраций гормона 2,4-Д, наоборот, достоверно повышалась: у сортов 'Фишт', 'Память' и 'Саратовская 55' в сочетании с 4 мг/л 2,4-Д, а у сорта 'Сигма' – 6 мг/л (см. табл. 1).

Количество каллусов с зелеными точками регенерации после предварительной холодной обработки увеличилось у сорта 'Саратовская 55' в сочетании со всеми концентрациями 2,4-Д; у сорта 'Таня' – только при использовании высоких доз гормона (6 и 8 мг/л); у сортов 'Память' и 'Фишт' – при использовании 4 мг/л 2,4-Д (см. табл. 1).

Предварительное холодное воздействие в большинстве случаев отрицательно повлияло на регенерацию и последующую акклиматизацию взрослых растений в условиях почвы. Исключением является сорт 'Фишт', у которого оба эти показателя увеличились почти в 2 раза в сочетании с 2 мг/л 2,4-Д. Также наблюдалось достоверное повышение ($p = 0,02$) количества регенерантов *in vitro* совместно с влиянием 4 мг/л 2,4-Д у сорта

Таблица 1. Эффективность корнеобразования, регенерации и акклиматизации в зависимости от концентрации 2,4-Д и холодной предобработки зерновок
Table 1. Efficiency of root formation, regeneration, and plant acclimatization depending on the 2,4-D concentration and pretreatment of wheat grains with cold

Сорта мягкой пшеницы	Конц. 2,4-Д, мг/л	Количество каллусов с корневой системой, %	Количество каллусов с точками регенерации, %	Количество, полученных регенерантов, %	Количество акклиматизированных растений, %
Норма / холод					
Озимые:					
Таня	2	$93,7 \pm 2,46 / 80 \pm 1,28^a$	$68,7 \pm 2,3 / 60,1 \pm 1,34^a$	$62,5 \pm 1,83 / 60 \pm 1,34$	$43,75 \pm 1,78 / 0^a$
	4	$93,3 \pm 1,06 / 91,6 \pm 0,6$	$93,3 \pm 1,06 / 91,6 \pm 0,6$	$66,7 \pm 1,73 / 25 \pm 1,91^a$	$40 \pm 2,33 / 13,3 \pm 2,39^a$
	6	$92,3 \pm 0,95 / 75 \pm 1,82^a$	$88,5 \pm 1,99 / 100^a$	$61,5 \pm 2,21 / 0^a$	$30,8 \pm 2,19 / 0^a$
	8	$100 / 60 \pm 3,12^a$	$66,7 \pm 2,03 / 99,8 \pm 0,35^a$	$22,2 \pm 3,05 / 20 \pm 1,73$	$22,2 \pm 3,15 / 11,1 \pm 2,05^a$
Память	2	$100 / 95,2 \pm 3,48$	$99,2 \pm 0,75 / 95,2 \pm 2,53$	$45,5 \pm 2,03 / 71,4 \pm 2,16^a$	$9,1 \pm 2,09 / 18,2 \pm 0,78^a$
	4	$66,7 \pm 1,45 / 100^a$	$66,7 \pm 1,45 / 100^a$	$66,7 \pm 1,45 / 40 \pm 2,75^a$	$16,7 \pm 1,45 / 16,7 \pm 2,38$
	6	$100 / 100$	$99,7 \pm 0,52 / 100$	$75 \pm 1,78 / 9,1 \pm 1,87^a$	$25 \pm 1,78 / 6,25 \pm 2,96^a$
	8	$100 / 80,6 \pm 0,95^a$	$92,3 \pm 0,72 / 80,6 \pm 0,95^a$	$61,5 \pm 2,31 / 29,03 \pm 3,12^a$	$23,1 \pm 2,6 / 7,7 \pm 2,53^a$
Фишт	2	$100 / 100$	$99,9 \pm 0,17 / 99,7 \pm 0,52$	$76,5 \pm 0,82 / 65 \pm 2,15^a$	$70,6 \pm 0,8 / 29,4 \pm 2,49^a$
	4	$80 \pm 6,38 / 100^a$	$73,3 \pm 1,04 / 99,8 \pm 0,35^a$	$66,7 \pm 4,09 / 77,3 \pm 3,34^a$	$60 \pm 1,34 / 26,7 \pm 1,87^a$
	6	$90,9 \pm 1,76 / 75 \pm 0,95^a$	$86,4 \pm 1,04 / 87,5 \pm 0,87$	$81,8 \pm 2,19 / 18,7 \pm 2,46^a$	$45,4 \pm 1,99 / 18,2 \pm 2,63^a$
	8	$100 / 85,7 \pm 1,91^a$	$100 / 66,7 \pm 1,91^a$	$72,2 \pm 1,57 / 38,1 \pm 0,4^a$	$33,3 \pm 2,17 / 5,5 \pm 2,61^a$

Таблица 1. Окончание
Table 1. The end

Сорта мягкой пшеницы	Конц. 2,4-Д, мг/л	Количество каллусов с корневой системой, %	Количество каллусов с точками регенерации, %	Количество, полученных регенерантов, %	Количество акклиматизированных растений, %
Норма / холод					
Яровые:					
Саратовская 55	2	93,3 ± 3,94 / 100 ^a	93,3 ± 0,56 / 100 ^a	46,6 ± 2,15 / 36,4 ± 2,61 ^a	13,3 ± 3,37 / 13,3 ± 3,21
	4	75 ± 1,15 / 95,8 ± 2,52 ^a	89,3 ± 1,37 / 99,6 ± 0,53 ^a	60,7 ± 3,34 / 25 ± 0,87 ^a	10,7 ± 2,63 / 7,1 ± 0,92
	6	100 / 95 ± 3,9	88,1 ± 1,18 / 95,1 ± 3,38 ^a	52 ± 2,46 / 5 ± 1,95 ^a	12 ± 1,49 / 4 ± 1,82 ^a
	8	91,7 ± 3,65 / 86,7 ± 1,66	66,7 ± 1,42 / 86,7 ± 1,66 ^a	33,3 ± 0,4 / 20 ± 4,06 ^a	8,3 ± 1,68 / 0,7 ± 0,62 ^a
Сигма	2	93,7 ± 4,01 / 99,7 ± 0,46	100 / 64,3 ± 1,13 ^a	93,7 ± 2,75 / 64,3 ± 1,13 ^a	43,7 ± 2,75 / 62,5 ± 1,13 ^a
	4	100 / 66,7 ± 1,15 ^a	93,3 ± 3,39 / 88,9 ± 2,65	80 ± 2,2 / 0 ^a	26,7 ± 2,2 / 0 ^a
	6	83,3 ± 2,43 / 100 ^a	94,4 ± 2,52 / 98,7 ± 1,54	50 ± 1,42 / 50 ± 3,64	50 ± 1,42 / 11,1 ± 3,64 ^a
	8	100 / 75 ± 2,17 ^a	99,4 ± 1,04 / 91,7 ± 1,57 ^a	72,2 ± 1,49 / 45,8 ± 2,23 ^a	27,8 ± 1,49 / 27,5 ± 2,23

Примечание: X^a – достоверные различия ($p < 0,05$) между нормальными условиями и предварительной холодной обработкой
Note: X^a – significant differences ($p < 0.05$) between normal conditions and preliminary treatment with cold

‘Фишт’. В случае с сортом ‘Сигма’ холодная обработка совместно с 2 мг/л 2,4-Д положительно повлияла на количество акклиматизированных растений (см. табл. 1), причем именно такое сочетание факторов оказалось наиболее эффективным при получении взрослых растений (табл. 2).

Влияние концентрации 2,4-Д в питательной среде на эффективность каллусообразования

Для определения регенерационного потенциала исследуемых сортов были использованы синтетический регулятор роста 2,4-Д в концентрациях 2, 4, 6 и 8 мг/л совместно с 0,5 мг/л ИУК (см. табл. 1).

Сорт ‘Таня’ показал наилучшие результаты при концентрации 6 мг/л 2,4-Д, однако при этом воздействие низких температур ухудшило каллусообразование ($66,7 \pm 2,19\%$ и $42,8 \pm 3,15\%$ соответственно).

У сорта ‘Фишт’ при индукции каллуса в нормальных условиях концентрация фитогормона не имела значительного влияния на результат (от $50 \pm 0,98\%$ до $60 \pm 2,79\%$), а при предварительной обработке холодом каллусогенез оказался наиболее эффективен при низких концентрациях синтетического гормона – 2 мг/л ($64,5 \pm 1,65\%$) и 4 мг/л ($73,3 \pm 0,95\%$).

Повышение концентрации 2,4-Д до 8 мг/л имело положительное влияние (почти в 2 раза) на сорт ‘Память’

($44,8 \pm 2,07\%$), а холод дополнительно простимулировал каллусообразование до $68,9 \pm 3,75\%$.

У сорта ‘Саратовская 55’ процесс каллусогенеза происходил лучше при концентрации гормона 4 мг/л ($62,2 \pm 3,93\%$), а в сочетании с холодом наиболее эффективной оказалась концентрация 2 мг/л ($70,9 \pm 3,61\%$).

Эффективность каллусогенеза при нормальных условиях у сорта ‘Сигма’ варьировала от $46,1 \pm 2,41\%$ до $54,5 \pm 2,27\%$, а при предварительной холодной обработке происходило значительное увеличение каллусообразования до $93,3 \pm 2,09\%$ при концентрации 2 мг/л 2,4-Д и до $72,7 \pm 2,82\%$ при 8 мг/л.

Сортоспецифичность оптимальных условий культивирования для каллусообразования и органогенеза мягкой пшеницы

Как видно из обобщающей таблицы 2, оптимальные условия культивирования *in vitro* (температура и концентрация гормона 2,4-Д) зависят как от сорта мягкой пшеницы, используемого в опытах, так и от целей исследования. Холодовое воздействие может являться хорошим стимулирующим фактором для получения большого количества каллуса, а в случаях, когда задачей эксперимента является получение регенерантов, лучше отказаться от такой обработки в пользу классических методов индукции каллуса в нормальных условиях. Со-

Таблица 2. Оптимальные концентрации 2,4-Д и температурные условия для индукции каллусообразования, корнеобразования, регенерации и получения акклиматизированных к условиям почвы растений**Table 2. Optimal 2,4-D concentrations and temperature conditions for induction of callus formation, rhizogenesis, plant regeneration, and acclimatization to the soil**

Сорта мягкой пшеницы (о – озимая, я – яровая)	Задача эксперимента				
	Каллусогенез	Корнеобразование	Морфогенный каллус	Получение регенерантов	Получение акклиматизированных растений
	Концентрация 2,4 Д (мг/л) + температурные условия				
Таня (о)	6 + норма	2, 4, 6, 8 + норма 4 + холод	4 + норма 4, 6, 8 + холод	4 + норма	2, 4 + норма
Фишт (о)	4 + холод	2, 8 + норма 2, 4 + холод	2, 8 + норма 2, 4 + холод	6 + норма	2 + норма
Память (о)	8 + холод	2, 6, 8 + норма 2, 4, 6 + холод	2, 6, 8 + норма 2, 4, 6 + холод	6 + норма	6, 8 + норма
Саратовская 55 (я)	2 + холод	2, 6, 8 + норма 2, 4, 6 + холод	2 + норма 2, 4, 6 + холод	4 + норма	2, 4, 6 + норма 2 + холод
Сигма (я)	2 + холод	2, 4, 8 + норма 2, 6 + холод	2, 4, 6, 8 + норма 6, 8 + холод	2 + норма	2 + холод

гласно полученным результатам, не было выявлено универсальной для всех сортов концентрации каллус-индуцирующего гормона, что было вполне ожидаемо. Это в очередной раз подтверждает необходимость в предварительных пробных экспериментах для каждого сорта мягкой пшеницы.

При генетической трансформации главной задачей эксперимента является получение акклиматизированных к условиям почвы растений. Исходя из полученных результатов, могут быть предложены питательные среды с содержанием 2,4-Д от 2 мг/л (сорта 'Таня', 'Фишт', 'Саратовская 55', 'Сигма') до 6 мг/л (сорта 'Память', 'Саратовская 55') (см. табл. 2). При этом для получения акклиматизированных растений холодовая обработка оказалась полезной только для сортов 'Саратовская 55' и 'Сигма'.

В культуре зрелых зародышей *in vitro*, согласно полученным результатам, наиболее эффективными можно признать сорт озимой мягкой пшеницы 'Фишт' и яровой пшеницы 'Сигма', благодаря хорошему каллусообразованию, высокому морфогенному и регенерационному потенциалу и наибольшему числу акклиматизированных побегов, которые сформировали полноценные колосья. Выявленные условия культивирования можно считать достаточно оптимальными для проведения генно-инженерных и биотехнологических экспериментов. В случае с сортами 'Таня', 'Память' и 'Саратовская 55' необходим дальнейший подбор условий для более успешной реализации регенерационного потенциала зрелой зародышевой ткани.

Обсуждение

Мягкая пшеница является главной хлебной культурой не только в России, но и по всему миру, в связи с чем интерес к ней только растет. Улучшение существующих сортов пшеницы и создание новых являются актуальной задачей во все времена. Однако в ритм современного мира не укладывается применение только классических

методов селекции, которые для создания нового сорта требуют более десяти лет. С развитием технологий приходят новые современные методы, которые призваны значительно ускорить этот процесс. Это уже ставшая рутинной агробактериальная трансформация и ее различные модификации, физические и химические методы трансформации, а также относительно новая CRISPR/Cas-технология. Но в то же время ни один из этих подходов не достижим в отсутствие эффективных способов регенерации растений. Сортоспецифичность регенерационной системы еще более усложняет процесс генетической трансформации мягкой пшеницы.

Касаемо отечественных сортов, проведены единичные исследования по изучению регенерационного потенциала зародышевой ткани различных сортов мягкой пшеницы в культуре *in vitro* (Stupko et al., 2008; Miroshnichenko et al., 2014). Д. Н. Мирошниченко с соавторами (Miroshnichenko et al., 2014) сравнивали морфогенетический потенциал незрелой и зрелой зародышевой ткани 48 сортов и 10 различных видов пшениц. В результате данного скрининга были выявлены 24 сорта пшеницы, проявляющих высокий регенерационный потенциал, а также показано, что эффективность культуры *in vitro* зрелых зародышевых тканей большинства сортов и видов оказалась на порядок ниже в сравнении с тканями незрелых зародышей вследствие низкой регенерационной способности индуцированных морфогенных каллусов (Miroshnichenko et al., 2014). Действительно, в работе Д. Н. Мирошниченко с соавторами (Miroshnichenko et al., 2014) регенерация из зрелых зародышей сортов 'Память', 'Фишт', 'Таня' и 'Саратовская 55' составила $8,8 \pm 3,3\%$, $5,0 \pm 1,4\%$, $8,0 \pm 1,8\%$ и $15,1 \pm 1,8\%$ соответственно, в то время как по незрелым зародышам эффективность варьировала с $71,4 \pm 3,0\%$ до $88,5 \pm 2,1\%$. Стоит отметить, что авторы в своей работе использовали 10 мг/л 3,6-дихлор-2-метоксибензойной кислоты (дикамба) и 0,5 мг/л индолилуксусной кислоты (ИУК). Согласно нашим результатам, эффективность регенерации из зрелых зародышей с использованием сочетания гормонов 2,4-Д

и ИУК оказалась выше: 'Таня' – $66,7 \pm 1,73\%$, 'Фишт' – $81,8 \pm 2,19\%$, 'Память' – $75 \pm 1,78\%$, 'Саратовская 55' – $60,7 \pm 3,34\%$. Возможно, для такого типа эксплантов, как незрелые зародыши, более предпочтительной для получения регенерантов является дикамба, а для зрелых зародышей – 2,4-Д, в то время как в случае с индукцией каллусогенеза наблюдается противоположная картина. В то же время в статье тех же авторов (Miroshnichenko et al., 2011) по биобаллистической трансформации пшеницы (сорт 'Таежная') отмечается, что использование 2,4-Д для регенерации трансгенных растений оказалось более эффективным, в отличие от использования дикамбы. В недавнем исследовании (Ashraf et al., 2022) для регенерации зрелых зародышей мягкой пшеницы предлагается использование пиклорама в качестве более эффективного агента каллусообразования, чем дикамба и 2,4-Д. Однако авторы также отмечают сортоспецифичность для используемых ауксинов.

Настоящее исследование в очередной раз показывает генотипическую зависимость способности к индукции морфогенного каллуса и регенерации растений в культуре *in vitro*, а также необходимость подбора экзогенных факторов в зависимости от целей исследования (см. табл. 2). Предварительная холодовая обработка зерновок совместно с определенными концентрациями гормона 2,4-Д имела весьма положительный эффект на процессы морфогенеза, за исключением регенерации *in vitro*, практически у всех сортов. Также проведенный в данной работе анализ морфогенетической и регенерационной способности позволил выделить сорта озимой пшеницы 'Фишт' и яровой пшеницы 'Сигма', которые обладают достаточно высоким потенциалом, необходимым для генно-инженерных манипуляций. Необходимо подчеркнуть, что такого рода анализ для сорта 'Сигма' был проведен впервые. Для остальных сортов ('Таня', 'Память' и 'Саратовская 55') требуется дальнейший подбор условий для эффективного каллусогенеза и регенерации.

Анализ литературных данных и проведенное нами исследование показывают, что поиск путей активации морфогенеза пшеницы путем дальнейшего подбора гормонов, питательных сред и абиотических факторов всегда остается актуальной задачей, от решения которой зависит результативность генно-инженерных работ. Несмотря на то что морфогенный потенциал незрелых зародышей выше чем у зрелых зародышей, тем не менее применение последних является перспективным, ввиду возможности их круглогодичного использования. Таким образом, дальнейший скрининг генотипов, создание новых и оптимизация уже существующих методик индукции каллуса и получения регенерантов у мягкой пшеницы открывает более широкие возможности для исследователей, преследующих разнообразные фундаментальные и прикладные цели.

References / Литература

- Adero M.O., Syombua E.D., Asanda L.K., Amugune N.O., Mulanda E.S., Macharia G. Somatic embryogenesis and regeneration of Kenyan wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes from mature embryo explants. *African Journal of Biotechnology*. 2019;18(27):689-694. DOI: 10.5897/AJB2019.16890
- Ashraf A., Amhed N., Shahid M., Zahra T., Ali Z., Hussain A. et al. Effect of different media compositions of 2, 4-d, dicamba, and picloram on callus induction in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Biological and Clinical Sciences Research Journal*. 2022;2022(1):159. DOI: 10.54112/bcsrj.v2022i1.159
- Aydin M., Tosun M., Haliloglu K. Plant regeneration in wheat mature embryo culture. *African Journal of Biotechnology*. 2011;10(70):15749-15755. DOI: 10.5897/AJB11.1495
- Barro F., Martin A., Lazzeri P.A., Barcel Barceló P. Medium optimization for efficient somatic embryogenesis and plant regeneration from immature inflorescences and immature scutella of elite cultivars of wheat, barley and tritordeum. *Euphytica*. 1999;108:161-167. DOI: 10.1023/A:1003676830857
- Bartók T., Sági F. A new endosperm-supported callus induction method for wheat (*Triticum aestivum* L.). *Plant Cell, Tissue and Organ Culture*. 1990;22:37-41. DOI: 10.1007/BF00043696
- Benkirane H., Sabounji K., Chlyah A., Chlyah H. Somatic embryogenesis and plant regeneration from fragments of immature inflorescences and coleoptiles of durum wheat. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture*. 2000;61:107-113. DOI: 10.1023/A:1006464208686
- Chopra A., Goyal S., Singhal P., Gupta M., Singh R., Sharma A.K., Sharma P. An optimized protocol for seed sterilization and shoot regeneration from mature embryo in wheat (*Triticum aestivum* L.) var. HD2967. *Letters in Applied NanoBioScience*. 2022;12(4):129. DOI: 10.33263/LIANBS124.129
- Delporte F., Mostade O., Jacquemin J.M. Plant regeneration through callus initiation from thin mature embryo fragments of wheat. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture*. 2001;67(1):73-80. DOI: 10.1023/A:1011697316212
- Filippov M., Miroshnichenko D., Vernikovskaya D., Dolgov S. The effect of auxins, time exposure to auxin and genotypes on somatic embryogenesis from mature embryos of wheat. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture*. 2006;84(2):213-222. DOI: 10.1007/s11240-005-9026-6
- Hafeez I., Sadia B., Sadaqat N.A., Kainth R.A., Iqbal M.Z., Khan I.A. Establishment of efficient *in vitro* culture protocol for wheat land races of Pakistan. *African Journal of Biotechnology*. 2012;11(11):2782-2790. DOI: 10.5897/AJB11.2126
- Kanbar O.Z., Lantos C., Kiss E., Pauk J. Efficient *in vitro* anther culture for androgenic plant production in F3-6 winter wheat (*Triticum aestivum* L.) bulk combinations. *Indian Journal of Biotechnology*. 2022;20(3):284-293.
- Kyriienko A.V., Shcherbak N.L., Kuchuk M.V., Parii M.F., Symonenko Y.V. *In vitro* plant regeneration from mature embryos of amphidiploid spelt *Triticum spelta* L. *In Vitro Cellular and Developmental Biology – Plant*. 2021;57(6):856-863. DOI: 10.1007/s11627-021-10158-4
- Marcinska I., Biesaga-Koscielniak J., Dubert F. Effect of vernalization conditions on growth and differentiation of callus from immature embryos and on generative development of regenerated plants of winter wheat. *Acta Physiologiae Plantarum*. 1996;18(1):67-74.
- McHughen A. Rapid regeneration of wheat *in vitro*. *Annals of Botany*. 1983;51(6):851-853.
- Miroshnichenko D.N., Poroshin G.N., Dolgov S.V. Genetic transformation of wheat using mature seed tissues. *Applied Biochemistry and Microbiology*. 2011;47(8):767-775. DOI: 10.1134/S0003683811080096
- Miroshnichenko D.N., Sokolov R.N., Alikina O.V., Dolgov S.V. Comparative analysis of tissue culture efficiency of di-, tetra- and hexaploid wheat breeds and species. *Russian Journal of Biotechnology*. 2014;(1):38-51.
- Orshinsky B.R., Sadasivaiah R.S. Effect of plant growth conditions, plating density, and genotype on the anther culture response of soft white spring wheat hybrids.

- Plant Cell Reports*. 1997;16(11):758-762. DOI: 10.1007/s002990050315
- Poddar S., Tanaka J., Running K.L.D., Kariyawasam G.K., Faris J.D., Friesen T.L. et al. Optimization of highly efficient exogenous-DNA-free Cas9-ribonucleoprotein mediated gene editing in disease susceptibility loci in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Frontiers in Plant Science*. 2022;13:1084700. DOI: 10.3389/fpls.2022.108470013
- Repellin A., Båga M., Jauhar P.P., Chibbar R.N. Genetic enrichment of cereal crops via alien gene transfer: New challenges. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture*. 2001;64(2):159-183. DOI: 10.1023/A:1010633510352
- Sparks C.A., Jones H.D. Biolistics transformation of wheat. *Methods in Molecular Biology*. 2009;478:71-92. DOI: 10.1007/978-1-59745-379-0_4
- Stober A., Hesu D. Spike pretreatments, anther culture conditions, and anther culture response of 17 German varieties of spring wheat (*Triticum aestivum* L.). *Plant Breeding*. 1997;116(5):443-447. DOI: 10.1111/j.1439-0523.1997.tb01028.x
- Stupko V.Yu., Zobova N.V., Surin N.A. Selecting conditions to develop stress resistant forms of spring soft wheat *in vitro*. *Siberian Herald of Agricultural Science*. 2008;6(186):20-26. [in Russian] (Ступко В.Ю., Зобова Н.В., Сурин Н.А. Подбор условий для создания в культуре *in vitro* стрессоустойчивых форм мягкой яровой пшеницы. *Сибирский вестник сельскохозяйственной науки*. 2008;6(186):20-26).
- Wernicke W., Brettell R. Somatic embryogenesis from *Sorghum bicolor* leaves. *Nature*. 1980;287(5778):138-139. DOI: 10.1038/287138a0
- Yin G.X., Wang Y.L., She M.Y., Du L.P., Xu H.J., Ma J.X. et al. Establishment of a highly efficient regeneration system for the mature embryo culture of wheat. *Agricultural Sciences in China*. 2011;10(1):9-17. DOI: 10.1016/S1671-2927(11)60302-7
- Zamora A.B., Scott K.J. Callus formation and plant regeneration from wheat leaves. *Plant Science Letters*. 1983;29(2-3):183-189. DOI: 10.1016/0304-4211(83)90142-6

Информация об авторах

Гульнар Рафиловна Гумерова, кандидат биологических наук, научный сотрудник, Уфимский федеральный исследовательский центр Российской академии наук, Институт биохимии и генетики – обособленное структурное подразделение УФИЦ РАН, 450054 Россия, Уфа, пр. Октября, 71, gulnar.yas@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0003-2789-174X>

Айзиля Айтугановна Галимова, кандидат биологических наук, научный сотрудник, Уфимский федеральный исследовательский центр Российской академии наук, Институт биохимии и генетики – обособленное структурное подразделение УФИЦ РАН, 450054 Россия, Уфа, пр. Октября, 71, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44, aiz.galimova@yandex.ru, <https://orcid.org/0000-0002-7068-3359>

Буллат Разяпович Кулуев, доктор биологических наук, профессор, ведущий научный сотрудник, заведующий лабораторией, Уфимский федеральный исследовательский центр Российской академии наук, Институт биохимии и генетики – обособленное структурное подразделение УФИЦ РАН, 450054 Россия, Уфа, пр. Октября, 71, ведущий научный сотрудник, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44, kuluev@bk.ru, <https://orcid.org/0000-0002-1564-164X>

Information about the authors

Gulnar R. Gumerova, Cand. Sci. (Biology), Researcher, Ufa Federal Research Center of the Russian Academy of Sciences, Institute of Biochemistry and Genetics, a subdivision of the UFRC RAS, 71 Oktyabrya Ave., Ufa 450054, Russia, gulnaryas@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0003-2789-174X>

Ayzilya A. Galimova, Cand. Sci., (Biology), Researcher, Ufa Federal Research Center of the Russian Academy of Sciences, Institute of Biochemistry and Genetics, a subdivision of the UFRC RAS, 71 Oktyabrya Ave., Ufa 450054, Russia, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, aiz.galimova@yandex.ru, <https://orcid.org/0000-0002-7068-3359>

Bulat R. Kuluev, Dr. Sci. (Biology), Professor, Leading Researcher, Head of a Laboratory, Ufa Federal Research Center of the Russian Academy of Sciences, Institute of Biochemistry and Genetics, a subdivision of the UFRC RAS, 71 Oktyabrya Ave., Ufa 450054, Russia, Leading Researcher, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, kuluev@bk.ru, <https://orcid.org/0000-0002-1564-164X>

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

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

Конфликт интересов: авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

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

Статья поступила в редакцию 22.11.2022; одобрена после рецензирования 06.03.2023; принята к публикации 01.06.2023. The article was submitted on 22.11.2022; approved after reviewing on 06.03.2023; accepted for publication on 01.06.2023.

ИЗУЧЕНИЕ И ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ГЕНЕТИЧЕСКИХ РЕСУРСОВ РАСТЕНИЙ

Научная статья
УДК 581.1:634.13
DOI: 10.30901/2227-8834-2023-2-29-37



Антиоксидантная активность ферментов в листьях груши в летний период

А. Е. Мишко, Н. В. Можар, А. В. Клюкина, В. В. Вялков

Северо-Кавказский федеральный научный центр садоводства, виноградарства, виноделия, Краснодар, Россия

Автор, ответственный за переписку: Алиса Евгеньевна Мишко, mishko-alisa@mail.ru

Актуальность. В полевых условиях в течение летнего периода негативное воздействие на рост и развитие растений оказывают высокие температуры воздуха, дефицит влаги и повышенный уровень УФ-излучения. Данные стресс-факторы способны инициировать нарушение окислительно-восстановительного баланса в растительных клетках, что приводит к повышению уровня содержания активных форм кислорода, запускающих цепь окислительных реакций. Для сдерживания развития окислительного стресса растения активизируют антиоксидантную ферментативную систему защиты.

Материалы и методы. Исследования были проведены в летний период в южном регионе РФ на трех сортах груши – ‘Вильямс’, ‘Люберская’ и ‘Фламенко’. Активность основных антиоксидантных ферментов – полифенолоксидазы, супероксиддисмутазы, каталазы и пероксидазы – была определена в листьях.

Результаты. Полученные данные показали, что для изученных сортов была характерна изменчивость в течение исследованного периода. Контрольный европейский сорт ‘Вильямс’ имел более низкий уровень активности ферментов в летний период 2021 г. по сравнению с отечественными сортами ‘Люберская’ и ‘Фламенко’. В 2022 г его показатели активности полифенолоксидазы и супероксиддисмутазы значительно превосходили значения сорта ‘Люберская’ только в начале лета.

Заключение. Согласно представленным в работе результатам, в течение исследованного периода сорта груши проявили разные уровни активности ферментов, причем максимальный их рост и поддержание высоких показателей соответствовали наиболее жаркому и засушливому месяцу. Отечественные сорта характеризовались большей однородностью в динамике активности изученных ферментов по сравнению с европейским сортом ‘Вильямс’.

Ключевые слова: сорта, полифенолоксидаза, супероксиддисмутазы, каталаза, пероксидаза

Благодарности: исследование выполнено за счет средств гранта Российского научного фонда и Кубанского научного фонда № 22-26-20072 (<https://rscf.ru/project/22-26-20072/>).

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

Для цитирования: Мишко А.Е., Можар Н.В., Клюкина А.В., Вялков В.В. Антиоксидантная активность ферментов в листьях груши в летний период. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2023;184(2):29-37. DOI: 10.30901/2227-8834-2023-2-29-37

STUDYING AND UTILIZATION OF PLANT GENETIC RESOURCES

Original article

DOI: 10.30901/2227-8834-2023-2-29-37

Antioxidant capacity in leaves of pear cultivars during the summer season

Alisa E. Mishko, Nina V. Mozhar, Anna V. Klyukina, Vadim V. Vyalkov

North Caucasian Federal Scientific Center of Horticulture, Viticulture, Wine-making, Krasnodar, Russia

Corresponding author: Alisa E. Mishko, mishko-alisa@mail.ru

Background. In field conditions during the summer season, high temperatures, drought and increased levels of UV radiation produce a negative impact on plant growth and development. These stressors are capable of initiating oxidative processes in plant cells, causing an increase in the content of toxic reactive oxygen species. To stop the development of oxidative stress, plants activate their antioxidant enzyme system.

Materials and methods. The study was carried out during the summer season in the southern region of Russia on three pear cultivars: 'Williams', 'Lyuberskaya', and 'Flamenco'. The activity of the main enzymatic antioxidants – polyphenol oxidase, superoxide dismutase, catalase; and peroxidase – was assessed in pear leaves.

Results. The data obtained showed variability in the tested cultivars during the studied summer season. The control European cultivar 'Williams' had a lower level of enzyme activity in the summer of 2021, compared to the Russian cultivars 'Lyuberskaya' and 'Flamenco'. In 2022, its activity indicators of polyphenol oxidase and superoxide dismutase significantly exceeded the values of cv. 'Lyuberskaya' only at the outset of the summer.

Conclusion. According to the results of the study, the pear cultivars showed different levels of enzyme activity during the studied period, and their maximum growth and stable height corresponded to the warmest and driest month. The Russian cultivars demonstrated greater uniformity in the dynamics of their antioxidant activity. compared to the European cultivar 'Williams'.

Keywords: pear cultivars, polyphenol oxidase, superoxide dismutase, catalase, peroxidase

Acknowledgments: This present work was supported by the Russian Science Foundation and Kuban Science Foundation, Grant No. 22-26-20072 (<https://rscf.ru/project/22-26-20072/>).

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

For citation: Mishko A.E., Mozhar N.V., Klyukina A.V., Vyalkov V.V. Antioxidant capacity in leaves of pear cultivars during the summer season. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2023;184(2):29-37. DOI: 10.30901/2227-8834-2023-2-29-37

Введение

В настоящее время повсеместно происходит изменение погодных-климатических условий. Для южных регионов отмечают повышение средних температур воздуха и снижение относительной влажности воздуха в течение летних месяцев (Yang et al., 2021). Негативные последствия таких изменений отражаются на интенсивности роста и развития многолетних плодовых культур (Gong et al., 2020). Абиотические стрессовые факторы могут приводить к избыточному накоплению в клетках растений активных форм кислорода (АФК), которые способны инициировать деструктивные окислительные процессы, такие как перекисное окисление липидов, обесцвечивание хлорофилла и окисление белков (Keshavarzi, Shekafandeh, 2019). Для поддержания определенного баланса в содержании АФК при стрессе растения запускают антиоксидантную систему защиты, направленную на предотвращение избыточного образования АФК. Существует два типа антиоксидантной системы. Одна из них представляет собой ферментативную антиоксидантную систему, в которую входят такие ферменты, как супероксиддисмутаза, каталаза, глутатионредуктаза, аскорбатпероксидаза, пероксидаза, а другая – неферментативная антиоксидантная система, в состав которой входят аскорбиновая кислота, глутатион, каротиноиды, флавоноиды и др. (Mittler, 2002; Ahmad et al., 2010; Kolupaev et al., 2019).

Исследования ответной реакции на стресс-факторы летнего периода такой многолетней плодовой культуры, как груша, на сегодняшний день недостаточно изучены. В работах, посвященных изучению особенностей ответных реакций груши на дефицит почвенной влаги, исследователями было установлено, что данное стрессовое воздействие приводит к снижению фотосинтетической активности и относительного содержания воды в листьях груши, а также наблюдалось увеличение накопления продуктов перекисного окисления и содержания АФК (Zarafshar et al., 2014; Niu et al., 2021). Также авторы отмечали, что в случае запуска защитных механизмов, которые и определяют устойчивость растения к данному стресс-фактору, происходило повышение содержания каротиноидов и осмолитов, рост активности антиоксидантных ферментов. При изучении негативного воздействия высоких температур и сильного освещения в летний период фиксировали ингибирование фотосинтетической активности, снижение устойчивой проводимости и деградацию белков фотосистемы II (Ji et al., 2012). У однолетних саженцев двух сортов груши при тепловом воздействии исследователи отмечали не только уменьшение фотосинтетической способности листа, но и изменения в активности антиоксидантного фермента и уровня его экспрессии, которые были сортоспецифичны (Liu et al., 2013).

Анализ физиолого-биохимических параметров листа позволяет дать оценку их состояния при воздействии стрессовых факторов среды. Целью настоящего исследования являлось изучение активности антиоксидантных ферментов в листьях разных сортов груши в течение летнего периода.

Материалы и методы

Исследования были проведены в Прикубанской зоне садоводства Краснодарского края в 2021–2022 гг. на базе генетической коллекции Северо-Кавказского федераль-

ного научного центра садоводства, виноградарства, виноделия (СКФНЦСВВ). Объектами исследования являлись отечественные сорта груши 'Люберская' и 'Фламенко' позднелетнего и летнего срока созревания (селекция СКФНЦСВВ), а также европейский летний сорт 'Вильямс'. Сорта были привиты на подвое ВА-29. В качестве контроля брали районированный сорт для условий южного региона – 'Вильямс'. Год посадки – 2007, схема посадки – 5 × 2 м. По 10–15 листьев каждого сорта груши отбирали в средней части однолетних побегов в начале и середине летнего периода. Для каждого сорта в исследования были включены от 5 до 7 деревьев.

Показатели температуры и относительной влажности воздуха были взяты за период июнь – июль 2021–2022 гг. с метеостанции Краснодар (синоптический индекс: 34929). Физиолого-биохимические исследования частично были выполнены на приборном обеспечении СКФНЦСВВ.

Экстракцию растворимых белков проводили согласно протоколу, описанному в работе Z. Wei et al. (2018). Ферментативную активность полифенолоксидазы (РРО) измеряли с использованием катехола в качестве субстрата согласно методике, описанной C. Queiroz et al. (2011). Изменения активности супероксиддисмутазы (SOD) проводили методом ингибирования фотохимического восстановления нитросинего тетразолия (Radyukina et al., 2012). Активность каталазы (CAT) определяли по скорости деградации перекиси водорода (Rao et al., 1996). Ферментативную активность пероксидаз (POD) оценивали по методу, основанному на реакции окисления гваякола за счет переноса электрона на перекись водорода и ее трансформации в молекулы воды (Shevyakova et al., 2002). Содержание белка определяли по методу M. M. Bradford (1976).

Измерения проводили в 2–4-кратной аналитической повторности. Полученные результаты были обработаны с помощью статистической программы Statistica 10. Достоверность различий определяли по критерию Дункана при уровне значимости 0,05. Графическое представление данных выполнено в виде средних значений и их стандартных ошибок.

Результаты

Первый летний месяц 2021 и 2022 г. был однороден по основным погодным показателям: средняя температура воздуха составляла +22...+23°C, относительная влажность была выше 65% (табл. 1). Июль 2021 г. по сравнению с тем же месяцем 2022 г. был жарче, при средней температуре воздуха +26,4°C, а максимальной – +38°C, тогда как в 2022 г. эти параметры достигали значений +23,4 и +33°C соответственно. Относительная влажность воздуха в июле 2021 г. была ниже показателей июля 2022 г. и составляла 59% против 65%.

Анализ средних значений активности исследованных ферментов за весь период изучения показал, что активность полифенолоксидазы у изученных сортов варьировала в первые летние месяцы от 2,8 до 3,3 unit mg⁻¹ protein min⁻¹ (табл. 2). Диапазон значений активности супероксиддисмутазы составлял 9,8–10,7 unit mg⁻¹ protein. Активность каталазы изменялась от 39,4 до 95,7 μmol mg⁻¹ protein min⁻¹. При изучении пероксидазной активности на гваяколовом субстрате значения составляли 6,5–7,7 μmol mg⁻¹ protein min⁻¹. Полученные средние показатели были достоверно выше только по активности каталазы у сорта отечественной селекции

Таблица 1. Погодные показатели Прикубанской зоны садоводства за исследованный период
Table 1. Weather indicators in the Kuban river basin zone of horticulture during the studied period

Месяц/год / Month/year	Средняя температура воздуха / Mean air temperature, °C	Минимальная температура воздуха / Minimum air temperature, °C	Максимальная температура воздуха / Maximum air temperature, °C	Относительная влажность воздуха / Relative air humidity, %
Июнь/2021	+22,2	+11	+33	71
Июль/2021	+26,4	+16	+38	59
Июнь/2022	+22,7	+14	+33	66
Июль/2022	+23,4	+13	+33	65

Таблица 2. Средние показатели активности антиоксидантных ферментов в листьях груши разных сортов в летний период
 (Прикубанская зона садоводства, 2021–2022 гг.)

Table 2. Average indicators of antioxidant activity in the leaves of different pear cultivars during the summer season
 (Kuban basin zone of horticulture, 2021–2022)

Сорт / Cultivar	PPO, unit mg ⁻¹ protein min ⁻¹	SOD, unit mg ⁻¹ protein	CAT, μmol mg ⁻¹ protein min ⁻¹	POD, μmol mg ⁻¹ protein min ⁻¹
Вильямс	2,78 ± 0,16 ^a	9,81 ± 0,72 ^a	39,38 ± 7,05 ^b	7,17 ± 1,32 ^a
Люберская	3,18 ± 0,12 ^a	10,38 ± 0,55 ^a	50,29 ± 8,26 ^{ab}	6,51 ± 0,91 ^a
Фламенко	3,31 ± 0,16 ^a	10,67 ± 0,56 ^a	95,72 ± 20,21 ^a	7,65 ± 2,42 ^a

Примечание: PPO – полифенолоксидаза, SOD – супероксиддисмутаза, CAT – каталаза, POD – пероксидаза; достоверные различия между вариантами отмечены разными буквами ($p \leq 0,05$)

Note: PPO – polyphenol oxidase, SOD – superoxide dismutase, CAT – catalase, POD – peroxidase; different letters represent significant differences between variants ($p \leq 0.05$)

‘Фламенко’ по сравнению с результатами контрольного сорта ‘Вильямс’.

Изменения активности полифенолоксидазы в летний период представлены на рисунке 1. Минимальные значения были характерны для июня 2021 г. (2,1–2,6 unit mg⁻¹ protein min⁻¹), максимальные – для июня 2022 г. (3,3–4,2 unit mg⁻¹ protein min⁻¹). Июльские показатели как в 2021 г., так и в 2022 г. значимо не отличались у сортов ‘Вильямс’ и ‘Фламенко’. Было выявлено, что контрольный сорт ‘Вильямс’ проявил наибольшую активность PPO в июне 2022 г. и имел достоверные различия с исследованными сортами: в начале лета 2022 г. уступал сорту ‘Фламенко’, в июле как 2021 г., так и 2022 г. – сортам ‘Люберская’ и ‘Фламенко’. Минимальная активность PPO сорта ‘Люберская’ была установлена в июне 2021 г., последующие полученные показатели варьировали от 3,2 до 3,3 unit mg⁻¹ protein min⁻¹, и в июле 2022 г. они были максимальными – 3,7 unit mg⁻¹ protein min⁻¹. Высокая активность фермента у сорта ‘Фламенко’ по сравнению с другими сортами груши отмечалась в течение всего периода изучения, за исключением июля 2022 г. Максимум был зафиксирован в июне 2022 г. и составил 4,2 unit mg⁻¹ protein min⁻¹.

Активность супероксиддисмутазы минимальных значений достигала в июле 2022 г. (рис. 2). Для сорта ‘Вильямс’ была характерна активность SOD в пределах ~10 unit mg⁻¹ protein в 2021 г., затем наблюдали значительное повышение в июне 2022 г. (12,4 unit mg⁻¹ protein) и резкое снижение в июле 2022 г. – до 6,5 unit mg⁻¹ protein. У отечественных сортов изменения активности SOD

в исследованный период отличались от контрольного сорта. В начале лета 2021 г. показатели были максимальными – ~12 unit mg⁻¹ protein. В июле 2021 г. было выявлено достоверное снижение ферментативной активности на 13% у сорта ‘Фламенко’. Начало летнего периода 2022 г. для отечественных сортов характеризовалось падением активности SOD: на 20% у сорта ‘Люберская’ по сравнению с июньскими показателями 2021 г., и на 11% у сорта ‘Фламенко’. Июль 2022 г., как было отмечено выше, отличался значительным снижением активности SOD у всех исследованных сортов: на 48% у сорта ‘Вильямс’ при сопоставлении со значениями июня 2022 г., на 25% и 14,5% у сортов ‘Фламенко’ и ‘Люберская’ соответственно.

Из данных активности каталазы видно, что контрольный сорт ‘Вильямс’ на протяжении всего периода исследования имел низкие значения, не превышающие 70 μmol mg⁻¹ protein min⁻¹ (рис. 3). Схожие результаты были получены для сорта ‘Люберская’. Наибольшая вариабельность показателей активности CAT наблюдалась у сорта ‘Фламенко’, для которого в июле 2021 и 2022 г. были характерны максимальные средние значения – 181,2 и 117,9 μmol mg⁻¹ protein min⁻¹ соответственно.

Активность гваяколовой пероксидазы по средним показателям в течение исследованного периода не превышала 10 μmol mg⁻¹ protein min⁻¹ (рис. 4). Только в июле 2021 г. был зафиксирован резкий рост активности POD у всех исследованных сортов, где наибольшие значения выявили у сортов ‘Вильямс’ и ‘Фламенко’, равные 12,8 и 18,6 μmol mg⁻¹ protein min⁻¹ соответственно.

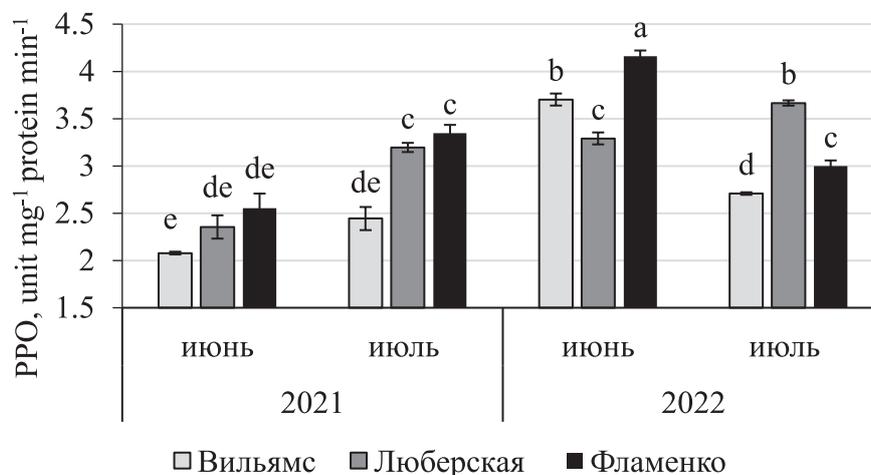


Рис. 1. Изменения активности полифенолоксидазы (PPO) у изученных сортов груши в летний период в условиях Прикубанской зоны садоводства (достоверные различия между вариантами отмечены разными буквами, $p \leq 0,05$)

Fig. 1. Summertime variations in polyphenol oxidase (PPO) activity for the studied pear cultivars in the Kuban basin zone of horticulture (different letters represent significant differences between variants, $p \leq 0.05$)

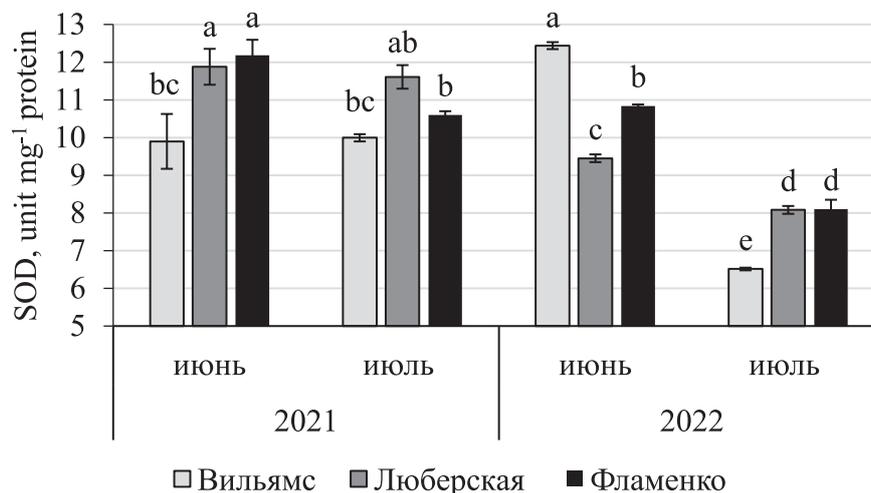


Рис. 2. Изменения активности супероксиддисмутазы (SOD) у изученных сортов груши в летний период в условиях Прикубанской зоны садоводства (достоверные различия между вариантами отмечены разными буквами, $p \leq 0,05$)

Fig. 2. Summertime variations in superoxide dismutase (SOD) activity for the studied pear cultivars in the Kuban basin zone of horticulture (different letters represent significant differences between variants, $p \leq 0.05$)

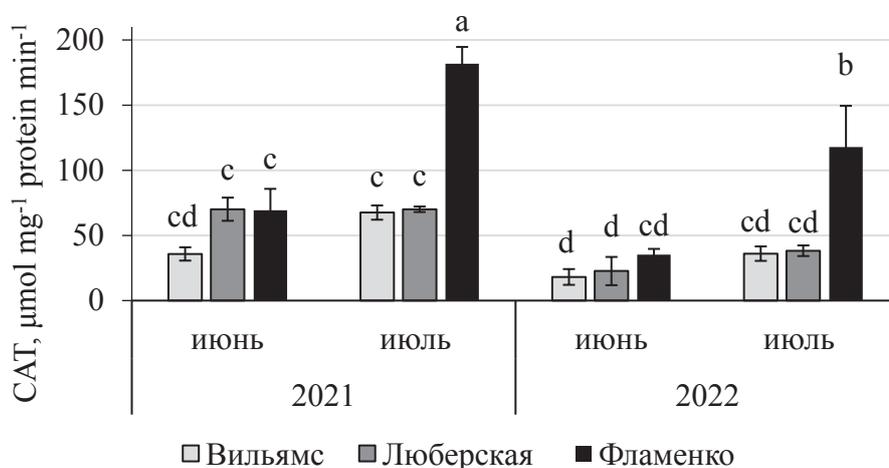


Рис. 3. Изменения активности каталазы (CAT) у изученных сортов груши в летний период в условиях Прикубанской зоны садоводства (достоверные различия между вариантами отмечены разными буквами, $p \leq 0,05$)

Fig. 3. Summertime variations in catalase (CAT) activity for the studied pear cultivars in the Kuban basin zone of horticulture (different letters represent significant differences between variants, $p \leq 0.05$)

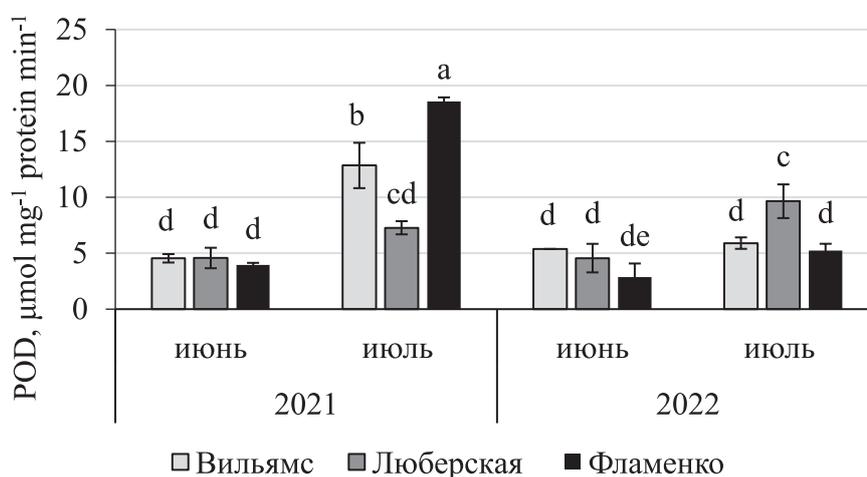


Рис. 4. Изменения активности пероксидазы (POD) у изученных сортов груши в летний период в условиях Прикубанской зоны садоводства (достоверные различия между вариантами отмечены разными буквами, $p \leq 0,05$)

Fig. 4. Summertime variations in peroxidase (POD) activity for the studied pear cultivars in the Kuban basin zone of horticulture (different letters represent significant differences between variants, $p \leq 0.05$)

Обсуждение результатов

В полевых условиях в течение летних месяцев, несмотря на интенсивный рост и развитие, растения находятся под влиянием нескольких стресс-факторов. Среди абиотических воздействий основными являются высокие температуры воздуха, повышенный уровень УФ-излучения, а также дефицит доступной влаги. Все эти факторы в совокупности и каждый отдельно способны нарушать клеточный гомеостаз в растительных тканях (Mittler, 2002). В ответ для его поддержания растение запускает защитные механизмы, включая рост активности антиоксидантных ферментов. На примере многих травянистых растений было доказано, что засуха и высокие температуры воздуха способствуют повышению активности PPO, SOD, CAT, POD (Hasanuzzaman et al., 2020). В листьях груши отмечали рост активности SOD, CAT, POD на 40–50% в условиях водного дефицита (Sharma S., Sharma N., 2008). Согласно результатам эксперимента T. Niu et al. (2021), негативное влияние засухи в течение 6 суток определяло 2-кратное увеличение активности антиоксидантных ферментов в листьях груши. В настоящем исследовании оценка воздействия стресс-факторов летнего периода была проведена в полевых условиях, вследствие чего полученные результаты не имеют резких флуктуаций в активности ферментов по сравнению с вышеупомянутыми данными экспериментальных работ. В то же время некоторые изменения, можно предположить, могли быть инициированы именно негативным влиянием высоких температур и низкой относительной влажности воздуха. Было установлено, что наиболее жарким и засушливым месяцем был июль 2021 г. В данный период мы наблюдали резкое повышение активности CAT и POD у отечественного сорта 'Фламенко'. Высокая активность этих ферментов связана с наличием пероксида водорода в клетках растения и необходимостью его детоксикации.

Активность PPO, одного из основных ферментов, участвующих в окислении фенольных соединений, в 2021 г. постепенно возрастала у всех исследованных сортов. Такое увеличение могло быть связано с накоплением в листьях фенольных веществ, обладающих высокой антиоксидантной активностью (Qiu et al., 2018). В 2022 г. у сортов 'Вильямс' и 'Фламенко', напротив, активность PPO снижалась в исследованный период.

Высокая активность SOD была выявлена в начале лета. В июле происходило ее незначительное снижение в 2021 г. и резкое падение в 2022 г. Супероксиддисмутаза катализирует диспропорционирование супероксид-радикалов до пероксида водорода и молекулярного кислорода (Baranenko, 2006). Сохранение высокого уровня активности данного фермента в июле 2021 г. по сравнению с показателями того же месяца в 2022 г. может быть вызвано наличием избыточного количества супероксид-радикалов в клетках растений, которое возрастает в результате стрессовых воздействий.

Таким образом, рост активности CAT, POD и поддержание на высоком уровне активности SOD, а также плавное нарастание активности PPO в июле 2021 г. могут свидетельствовать об усилении окислительного стресса, который, возможно, мог быть инициирован погодными условиями.

Кроме того, следует отметить неоднородность изменений в активности изученных ферментов среди исследованных сортов. В большинстве случаев для контрольного сорта 'Вильямс' были характерны меньшие показате-

тели ферментативной активности по сравнению с отечественными сортами 'Люберская' и 'Фламенко'. Причина такой вариабельности может быть выявлена после проведения дополнительных исследований, направленных на определение содержания основных продуктов распада, образованных в результате окислительного стресса.

Заключение

Проведенная работа по изучению активности антиоксидантных ферментов в листьях груши разных сортов показала, что в течение исследованного периода сорта груши проявили разные уровни активности ферментов, причем максимальный их рост и поддержание высоких показателей соответствовали наиболее жаркому и засушливому месяцу. Отечественные сорта характеризовались большей однородностью в динамике активности изученных ферментов по сравнению с европейским сортом 'Вильямс'.

Полученные результаты позволяют предположить, что активность антиоксидантных ферментов отечественных сортов 'Фламенко' и 'Люберская' в большей степени схожи, чем показатели сорта 'Вильямс'. Дальнейшие исследования дадут возможность установить наличие сортоспецифичности в изменениях активности антиоксидантных ферментов в листьях груши.

References / Литература

- Ahmad P., Jaleel C.A., Salem M.A., Nabi G., Sharma S. Roles of enzymatic and non-enzymatic antioxidants in plants during abiotic stress. *Critical Reviews in Biotechnology*. 2010;30(3):161-175. DOI: 10.3109/07388550903524243
- Baranenko V.V. Superoxide dismutase in plant cells. *Tsitologiya = Cytology*. 2006;48(6):465-474. [in Russian] (Бараненко В.В. Супероксиддисмутаза в клетках растений. *Цитология*. 2006;48(6):465-474).
- Bradford M.M. A rapid and sensitive methods for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. *Analytical Biochemistry*. 1976;72:248-254. DOI: 10.1006/abio.1976.9999
- Gong Z., Xiong L., Shi H., Yang S., Herrera-Estrella L.R., Xu G. et al. Plant abiotic stress response and nutrient use efficiency. *Science China. Life Sciences*. 2020;63(5):635-74. DOI: 10.1007/s11427-020-1683-x
- Hasanuzzaman M., Bhuyan M.H.M.B., Zulfiqar F., Raza A., Mohsin S.M., Mahmud J.A. et al. Reactive oxygen species and antioxidant defense in plants under abiotic stress: revisiting the crucial role of a universal defense regulator. *Antioxidants*. 2020;9(8):681. DOI: 10.3390/antiox9080681
- Ji W.W., Qiu C.H., Jiao Y., Guo Y.P., Teng Y.W. Effects of high temperature and strong light on photosynthesis, D1 protein, and the Deg1 protease in pear (*Pyrus pyrifolia*) leaves. *Journal of Fruit Science*. 2012;29(5):794-799.
- Keshavarzi M., Shekafandeh A. The responses of enzymatic and non-enzymatic antioxidant systems of scion on different rootstocks under water stress deficit. *Advances in Horticultural Science*. 2019;33(2):161-170. DOI: 10.13128/ahs-23363
- Kolupaev Yu.E., Karpets Yu.V., Kabashnikova L.F. Antioxidative system of plants: cellular compartmentation, protective and signaling functions, mechanisms of regulation (review). *Applied Biochemistry and Microbiology*. 2019;55(5):419-440. [in Russian] (Колупаев Ю.Е., Карпец Ю.В., Кабашникова Л.Ф. Антиоксидантная система растений: клеточная компартментация, защитные и сигнальные функции, механизмы регуляции (обзор).

- Прикладная биохимия и микробиология*. 2019;55(5):419-440). DOI: 10.1134/S0555109919050088
- Liu D.F., Zhang D., Liu G.Q., Hussain S., Teng Y.W. Influence of heat stress on leaf ultrastructure, photosynthetic performance, and ascorbate peroxidase gene expression of two pear cultivars (*Pyrus pyrifolia*). *Journal of Zhejiang University. Science B*. 2013;14(12):1070-1083. DOI: 10.1631/jzus.B1300094
- Mittler R. Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance. *Trends in Plant Science*. 2002;7(9):405-410. DOI: 10.1016/s1360-1385(02)02312-9
- Niu T., Zhang T., Qiao Y., Wen P., Zhai G., Liu E. et al. Glycinebetaine mitigates drought stress-induced oxidative damage in pears. *PLoS ONE*. 2021;16(11):e0251389. DOI: 10.1371/journal.pone.0251389
- Qiu D., Guo J., Yu H., Yan J., Yang S., Li X. et al. Antioxidant phenolic compounds isolated from wild *Pyrus ussuriensis* Maxim. fruit peels and leaves. *Food Chemistry*. 2018;241:182-187. DOI: 10.1016/j.foodchem.2017.08.072
- Queiroz C., da Silva A.J.R., Lopes M.L.M., Fialho E., Valente-Mesquita V.L. Polyphenol oxidase activity, phenolic acid composition and browning in cashew apple (*Anacardium occidentale*, L.) after processing. *Food Chemistry*. 2011;125(1):128-132. DOI: 10.1016/j.foodchem.2010.08.048
- 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 sodержaniya aktivnykh form kisloroda, nizkomolekulyarnykh antioksidantov i aktivnostey osnovnykh antioksidantnykh fermentov). In: V.I. 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: BINOM; 2012. p.345-363. [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. В.В. Кузнецова, В.В. Кузнецова, Г.А. Романова. Москва: БИНОМ; 2012. С.345-363).
- Rao M.V., Paliyath G., Ormrod D.P. Ultraviolet-B- and ozone-induced biochemical changes in antioxidant enzymes of *Arabidopsis thaliana*. *Plant Physiology*. 1996;110(1):125-136. DOI: 10.1104/pp.110.1.125
- Sharma S., Sharma N. Effect of rootstocks on leaf water potential, water relations, antioxidant activities and drought tolerance in Flemish Beauty pear under water stress conditions. *Indian Journal of Plant Physiology*. 2008;13(3):266-271.
- Shevyakova N.I., Stetsenko L.A., Meshcheryakov A.B., Kuznetsov V.I.V. The activity of the peroxidase system in the course of stress-induced CAM development. *Russian Journal of Plant Physiology*. 2002;49:598-604. DOI: 10.1023/A:1020224531599
- 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
- Yang S., Bai M., Hao G., Zhang X., Guo H., Fu B. Transcriptome survey and expression analysis reveals the adaptive mechanism of 'Yulu Xiang' pear in response to long-term drought stress. *PLoS ONE*. 2021;16(2):e0246070. DOI: 10.1371/journal.pone.0246070
- Zarafshar M., Akbarinia M., Askari H., Hosseini S.M., Rahaie M., Struve D. et al. Morphological, physiological and biochemical responses to soil water deficit in seedlings of three populations of wild pear tree (*Pyrus boissieriana*). *Biotechnology, Agronomy, Society and Environment*. 2014;18(3):353-366.

Информация об авторах

Алиса Евгеньевна Мишко, кандидат биологических наук, научный сотрудник, Северо-Кавказский федеральный научный центр садоводства, виноградарства, виноделия, 350901 Россия, Краснодар, ул. 40 лет Победы, 39, mishko-alisa@mail.ru, <http://orcid.org/0000-0002-8425-5216>

Нина Васильевна Можар, кандидат сельскохозяйственных наук, старший научный сотрудник, Северо-Кавказский федеральный научный центр садоводства, виноградарства, виноделия, 350901 Россия, Краснодар, ул. 40 лет Победы, 39, mozhhar49@mail.ru, <http://orcid.org/0000-0002-0687-6471>

Анна Васильевна Клюкина, аспирант, Северо-Кавказский федеральный научный центр садоводства, виноградарства, виноделия, 350901 Россия, Краснодар, ул. 40 лет Победы, 39, anna.klyukina.95@list.ru, <http://orcid.org/0000-0003-2238-8408>

Вадим Валерьевич Вялков, аспирант, Северо-Кавказский федеральный научный центр садоводства, виноградарства, виноделия, 350901 Россия, Краснодар, ул. 40 лет Победы, 39, 935346@bk.ru, <https://orcid.org/0000-0003-1152-5091>

Information about the authors

Alisa E. Mishko, Cand. Sci. (Biology), Researcher, North Caucasian Federal Scientific Center of Horticulture, Viticulture, Wine-making, 39 40 let Pobedy St., Krasnodar 350901, Russia, mishko-alisa@mail.ru, <http://orcid.org/0000-0002-8425-5216>

Nina V. Mozhar, Cand. Sci. (Agriculture), Senior Researcher, North Caucasian Federal Scientific Center of Horticulture, Viticulture, Wine-making, 39 40 let Pobedy St., Krasnodar 350901, Russia, mozhhar49@mail.ru, <http://orcid.org/0000-0002-0687-6471>

Anna V. Klyukina, Postgraduate Student, North Caucasian Federal Scientific Center of Horticulture, Viticulture, Wine-making, 39 40 let Pobedy St., Krasnodar 350901, Russia, anna.klyukina.95@list.ru, <http://orcid.org/0000-0003-2238-8408>

Vadim V. Vyalkov, Postgraduate Student, North Caucasian Federal Scientific Center of Horticulture, Viticulture, Wine-making, 39 40 let Pobedy St., Krasnodar 350901, Russia, 935346@bk.ru, <https://orcid.org/0000-0003-1152-5091>

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

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

Конфликт интересов: авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

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

Статья поступила в редакцию 28.08.2022; одобрена после рецензирования 02.02.2023; принята к публикации 01.06.2023.
The article was submitted on 28.08.2022; approved after reviewing on 02.02.2023; accepted for publication on 01.06.2023.

STUDYING AND UTILIZATION OF PLANT GENETIC RESOURCES

Original article

UDC 631.527: 632.112 [633.11+ 581.6]

DOI: 10.30901/2227-8834-2023-2-38-51

Drought resistance of introgressive spring common wheat lines with genetic material of tall wheatgrassLyudmila Ya. Plotnikova¹, Ainura T. Sagendykova², Svetlana P. Kuzmina¹¹ Omsk State Agrarian University named after P.A. Stolypin, Omsk, Russia² Omsk Agricultural Scientific Center, Omsk, Russia**Corresponding author:** Lyudmila Ya. Plotnikova, lya.plotnikova@omgau.org

Background. To breed drought-resistant cultivars of common wheat¹ (*Triticum aestivum* L.), it is important to use the gene pools of its relatives, including tall wheatgrass *Thinopyrum ponticum* (Podpěra) Z.-W. Liu & R.-C. Wang (= *Agropyron elongatum* (Host) Beauv.).

Materials and methods. The introgressive lines of spring common wheat with *T. ponticum* genetic material and standard cultivars were studied in the field in the southern forest-steppe of Western Siberia using generally recognized methods. The ecological plasticity of cultivars and introgressive lines by grain yield and yield components was calculated according to the method of S. A. Eberhart and W. A. Russell. During the research period, there was a prolonged drought in 2012, and irregular short severe droughts occurred in 2013, 2014, and 2017.

Results. An analysis of the ecological plasticity of standard cultivars adapted to the regional conditions showed that cv. 'Pamyati Azieva' corresponded to the extensive type, and cvs. 'Duet', and 'Erythrospermum 59' corresponded to the intensive type. Under drought conditions, the grain yield of cv. 'Pamyati Azieva' was determined by the stable development of productive tiller number, seed number and grain yield per main ear, but plasticity in 1000 grain weight was observed. Cvs. 'Duet' and 'Erythrospermum 59' showed ecological plasticity due to the adaptive development of two or three yield components. Introgressive lines exceeded the standard cultivars in grain yield (1.1–2.2 times) in dry seasons. Five lines were similar to cv. 'Pamyati Azieva' in plasticity and stability, and under drought conditions they demonstrated high and stable development of three or four yield components. The intensive lines formed their yield due to the compensatory development of three yield components in different combinations.

Conclusion. Introgressive lines with *T. ponticum* genetic material are valuable for breeding spring common wheat cultivars with various drought-adaptation mechanisms.

Keywords: *Triticum aestivum*, *Thinopyrum ponticum*, breeding material, abiotic factors, ecological plasticity

Acknowledgements: the work was performed within the theme entitled "Investigation of the fundamental basis of the resistance of cultivated and wild cereals to fungal diseases and abiotic environmental factors" (state registration No. 121111100022-4).

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

For citation: Plotnikova L.Ya., Sagendykova A.T., Kuzmina S.P. Drought resistance of introgressive spring common wheat lines with genetic material of tall wheatgrass.

¹ При публикации статьи редакцией журнала было учтено настойчивое требование автора на изменение ряда терминов и определений, принятых в журнале: bread wheat исправлено везде на common wheat; Omsk Province исправлено на Omsk Oblast; environmental plasticity исправлено на ecological plasticity; life pattern исправлено на life style; growing season исправлено на vegetation period; standard reference исправлено на standard; yield structure components, или yield components исправлено на yield traits. /When publishing this article, the editors of the Journal took into account the author's insistent intent to change a number of terms and definitions adopted in the Journal: bread wheat was replaced everywhere with common wheat; Omsk Province was changed to Omsk Oblast; environmental plasticity to ecological plasticity; life pattern to life style; growing season to vegetation period; standard reference to standard; yield structure components, or yield components to yield traits.

ИЗУЧЕНИЕ И ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ГЕНЕТИЧЕСКИХ РЕСУРСОВ РАСТЕНИЙ

Научная статья

DOI: 10.30901/2227-8834-2023-2-38-51



Устойчивость к засухе интрогрессивных линий яровой мягкой пшеницы с генетическим материалом пырея удлиненного

Л. Я. Плотникова¹, А. Т. Сагендыкова², С. П. Кузьмина¹¹ Омский государственный аграрный университет имени П.А. Столыпина, Омск, Россия² Омский аграрный научный центр, Омск, Россия**Автор, ответственный за переписку:** Людмила Яковлевна Плотникова, lya.plotnikova@omgau.org

Актуальность. Для создания засухоустойчивых сортов мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) актуально использование генофондов родственных злаков, включая пырей удлиненный *Thinopyrum ponticum* (Podpěra) Z.-W. Liu & R.-C. Wang (= *Agropyron elongatum* (Host) P. Beauv.).

Материалы и методы. Интрогрессивные линии яровой мягкой пшеницы с генетическим материалом *T. ponticum* и сорта-стандарты были изучены в полевых условиях в южной лесостепи Западной Сибири (г. Омск) по стандартным методам. Расчет показателей экологической пластичности образцов по продуктивности и элементам структуры урожая был проведен по методике S. A. Eberhart and W. A. Russell. В период исследований в регионе были отмечены длительная засуха в 2012 г., а также нерегулярные жесткие засухи в 2013, 2014 и 2017 г.

Результаты. Анализ экологической пластичности адаптированных к условиям региона стандартов показал, что сорт 'Памяти Азиева' соответствовал экстенсивному типу, а сорта 'Дуэт' и 'Эритроспермум 59' – интенсивному. В условиях засухи продуктивность сорта 'Памяти Азиева' определялась стабильным формированием числа продуктивных стеблей, числа зерен и массы зерна главного колоса, но отмечена пластичность по массе 1000 зерен. Сорта 'Дуэт' и 'Эритроспермум 59' проявили экологическую пластичность за счет усиления развития двух-трех элементов структуры урожая. Интрогрессивные линии в засушливые годы превосходили сорта-стандарты по продуктивности в 1,1–2,2 раза. Пять линий были схожи с сортом 'Памяти Азиева' по показателям пластичности и стабильности. В условиях засухи у них отмечено высокое и стабильное формирование трех или четырех элементов структуры урожая. Остальные линии интенсивного типа формировали урожай за счет компенсаторного развития трех элементов структуры урожая (в разных сочетаниях) при наступлении благоприятных условий.

Заключение. Интрогрессивные линии с генетическим материалом *T. ponticum* перспективны для создания резистентных к засухе сортов яровой мягкой пшеницы с различными адаптационными механизмами.

Ключевые слова: *Triticum aestivum*, *Thinopyrum ponticum*, селекционный материал, абиотические факторы, экологическая пластичность

Благодарности: работа выполнена по теме «Исследование фундаментальных основ устойчивости культурных и диких злаков к грибным болезням и абиотическим факторам среды» (государственная регистрация № 121111100022-4).

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

Для цитирования: Плотникова Л.Я., Сагендыкова А.Т., Кузьмина С.П. Устойчивость к засухе интрогрессивных линий яровой мягкой пшеницы с генетическим материалом пырея удлиненного. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2023;184(2):38-51. DOI: 10.30901/2227-8834-2023-2-38-51

Introduction

Common wheat *Triticum aestivum* L. is one of the most important cereals that provide nutrition to the world's population. Due to the consumption of products related to the use of its grain, humanity receives ~ 20% of the necessary calories. In connection with the projected growth of the population, it is necessary to increase wheat grain production to 900 million tons by 2050 (Baker et al., 2020). One of the approaches to solve this problem is to reduce crop losses by using cultivars resistant to abiotic and biotic stresses. Climate change unfavorably affects the crop production in different world regions, with drought and high temperatures having the worst effect (Kosová et al., 2014). About 1/3 of the world's 200 million hectares of wheat crops suffer from unstable humidity, especially in the warm regions most favorable for agriculture (Goncharov, 2021).

Drought-resistant plants are considered to be able to survive a water scarcity and overheating for short or long periods, as well as to form a sufficiently high productivity (Turner, 1986). Drought resistance is broadly defined as the ability of a variety to form a higher yield compared to others under conditions of moisture deficiency (Lepekhov, 2014). Stress factors cause the greatest damage to plants during critical periods of development: germination, tillering, flowering, and grain filling (Passioura, 2007; Kosová et al., 2014). The resistance can be achieved in various ways: by avoiding stress, by forming a good root system, by compensatory organ development, by activation of physiological mechanisms (accumulation of osmolites, proteins, etc.) (Sallam et al., 2019). High water-retaining capacity makes it possible to maintain the cell and tissue hydration, which affects the height, area of the photosynthetic apparatus, pollen viability, and grain yield (Passioura, 2007; David, 2012). Since resistance to moisture deficiency is formed due to a set of mechanisms, the trait is controlled by polygenic systems and manifests itself quantitatively. More than 800 QTLs are involved in the control of various drought resistance mechanisms and are localized on most wheat chromosomes (Sallam et al., 2019). The conditions of plant development and stress rhythms in the regions differ significantly, therefore, the set of protective mechanisms should correspond to them (Kosová et al., 2014). Direct assessment in the field makes it possible to define integral drought resistance (Lepekhov, 2014).

To increase yields, it is important to use drought-resistant cultivars adapted to the changing climate. Distant hybridization is considered one of the promising directions to increase the stress resistance of wheat (Kosová et al., 2014; Ceoloni et al., 2014). Tall wheatgrass *Thinopyrum ponticum* (Podp.) Z.-W. Liu & R.-C. Wang (= *Agropyron elongatum* (Host) P. Beauv., 2 = 10x = 70, JJJJJJJ]s]s]s or E°E°E°E°E°E°StStStSt) is a valuable source of genes (Zhang et al., 1996; Chen et al., 1998). *T. ponticum* was mainly used as a source of disease resistance. As a result, the resistance genes controlling leaf and stem rusts, powdery mildew, *Fusarium* head blight, and viral diseases were transferred to the wheat gene pool (Salina et al., 2015; Baker et al., 2020). *T. ponticum* also showed resistance to abiotic factors such as water logging, salinity, and extreme temperatures (Taeb et al., 1993; Colmer et al., 2006; Ceoloni et al., 2014). The *T. ponticum* genetic material was used for breeding hardy winter common and durum wheat cultivars as well as those resistant to unstable moisture conditions. Spring common and durum wheat cultivars bearing translocation 7DL-7Ai (with known *Lr19/Sr25*-genes) produced high yields in the areas with unstable humidity: the Volga region, Omsk

Oblast, and Italy (Upelniak et al., 2012; Sibikeev, Druzhin, 2015; Kuzmanović et al., 2018; Belan et al., 2021).

Western Siberia is one of the leading agricultural regions of Russia, which provides about 13% of the wheat grain yield (Goncharov, 2021). The main wheat crops are located in the south, where the temperature regime is favorable for growing high-quality grain, but regular rain deficiency leads to large crop losses. In the steppe and forest-steppe zones of Omsk Oblast, droughts were observed in 15 years out of the last 45 years (Belan et al., 2021).

The original introgressive lines of spring common wheat with the genetic material of *T. ponticum* were bred at Omsk State Agrarian University (Omsk SAU, Omsk). The lines were resistant to stem and foliar fungal diseases; they ensured high crop yield and grain quality (Plotnikova et al., 2016, 2019). Due to the tendency for increasing abiotic stress pressure, the research of the lines under drought conditions and the study of their agronomic characters were carried out.

The aim of the research was to study the ecological plasticity of introgressive spring common wheat lines with the genetic material of *T. ponticum* under drought conditions, as well as to identify yield traits that ensure adaptation to stress in Western Siberia.

Materials and methods

Fourteen introgressive lines (ILs) of spring common wheat *Triticum aestivum* (var. *lutescens*) with the genetic material of *Thinopyrum ponticum*, originated at Omsk SAU were used for the experiments (Table 1). The parent form was the accession of *T. ponticum* obtained from the Main Botanical Garden of the Russian Academy of Sciences (Moscow) under the name "Tall Wheatgrass – *Agropyron elongatum* (Host) P. Beauv.". At the first step of distant hybridization, the interspecific hybrid (*Triticum durum* × *Thinopyrum ponticum*) was produced, and then the Wheat–Wheatgrass Hybrids (WWHs) [(*Triticum durum* × *Thinopyrum ponticum*) × *Triticum aestivum* cv. Pyrotrix 28] were obtained. The spring forms were selected among the self-pollinated WWHs progenies. WWHs were included in the crosses with disease-susceptible spring common wheat cultivars bred in Omsk Oblast (Plotnikova et al., 2011). In the breeding process, individual plants resistant to leaf and stem rusts (introgression marker), with a shortened vegetation period and good yield, were selected (Plotnikova et al., 2014, 2016). Spring common wheat cvs. 'Pamyati Azieva' (medium-early), 'Duet' (medium-ripening), 'Erythrospermum 59', and 'Serebristaya' (medium-late) (since 2017) were used as standard references.

The research was carried out in field conditions in the southern forest-steppe of Western Siberia (Omsk). The samples were sown in the second ten days of May. In 2012–2014 and 2017, the lines were sown in 4 rows with the 40 seeds/m sowing density. In 2017 and 2018, the best lines were studied in trial plots (triplicated 10 m² plots), 500 seeds/m² sowing density). Phenological phases were determined according to Zadok's scale (Koishybaev, 2018). Harvesting was carried out in the third ten days of August as the plants matured. Yield structure components were determined in the sheaves according to standard methods.

Statistical analysis included the calculation of the mean and standard errors of the mean ($M \pm SEM$), coefficients of variation V (%), and correlation r . For the calculation, the STATISTICA v. 6.0 software (StatSoft, Inc., USA), and Microsoft Office Excel 2010 were used. Calculation of the ecological plasticity of grain yield and yield structure components was carried out for the 2012–2014 and 2017 seasons using the

Table 1. Origin of introgressive spring common wheat lines with genetic material of *Thinopyrum ponticum* (Podp.) Z.-W. Liu & R.-C. Wang**Таблица 1. Происхождение интрогрессивных линий яровой мягкой пшеницы с генетическим материалом *Thinopyrum ponticum* (Podp.) Z.-W. Liu & R.-C. Wang**

Introgressive line, No.	Origin
5	S ₅ [WWH × B ₃ Chernyava 13]
6, 10, 11, 31	S ₅ [WWH × B ₄ Chernyava 13]
364, 374	S ₅ [WWH × B ₅ Chernyava 13]
12	S ₅ [(WWH × B ₂ Chernyava 13) × B ₂ Niva 2]
15	S ₅ [(WWH × Lutescens 444) × B ₃ Chernyava 13]
17	S ₅ [(WWH × B ₃ Lutescens 444) × Chernyava 13]
20	S ₅ [(WWH × Niva 2) × B ₃ Golubkovskaya]
37, 359	S ₅ [(WWH × B ₃ Lutescens 444) × Chernyava 13]
375	S ₅ [(WWH × Niva 2) × B ₄ Golubkovskaya]

Note: WWH – Wheat-Wheatgrass Hybrid; B – backcross; S – self-pollination

Примечание: WWH – пшенично-пырейных гибрид; B – беккросс; S – самоопыление

Eberhart–Russell method (1966). For assessment of adaptability, the regressive coefficient b_i (= coefficients of ecological plasticity) was determined; for stability, the mean squared deviation σ_d^2 (deviation of actual from potential traits), and for the estimation of environment, the index of environmental conditions I_j .

Weather conditions (according to Omsk Weather Station) varied significantly during the period of research (Table 2). The driest and hottest season was 2012, when the sum of rainfall was two times smaller, and the sum of positive temperatures was 266°C higher than the mean multiannual ones. Low amount of precipitation was also observed in 2014 and 2017 (1.5 times lower than the normal), when the sum of positive temperatures exceeded the mean multiannual one by 42°C and 101°C, respectively. The 2013 season was close to normal in terms of precipitation, but its effective temperatures were lower (–79°C). The most humid season was 2018, when the precipitation was 1.3 times higher, and temperatures were 320°C lower than the mean multiannual rates. For detailed description of weather conditions, the ten-day and growing-season hydrothermal coefficients (HTC – the indicator of moisture content for the territory) were calculated.

Results

The breeding of cultivars with *T. ponticum* genetic material is a complex and prolonged process. The material obtained by distant hybridization is often characterized by low yield and a number of negative properties. Such effects may be induced by an incomplete compensation of cultural loci with alien fragments or a close linkage between the genes that determine valuable and undesirable traits (Salina et al., 2015). *T. ponticum* is characterized by a perennial life style and fine grain (Upelnik et al., 2012). The initial generations of spring WWHs had a long vegetation period (up to 130 days), low yield, and small grains (Plotnikova, 2014). After backcrossing and individual selection, improved ILs resistant to foliar and stem diseases were originated. Among the 390 ILs studied, fourteen were selected with a high average grain yield in 2012–2017 (Table 3).

In 2012–2014 and 2017, precipitation and temperatures were distributed extremely unevenly, as shown by a comparison with the average multiannual and ten days HTC (see Table 2). In these years, a spring/early summer drought typical for the region was observed, as confirmed by the low ten-day HTC in the period from the second ten days of May to the second ten days of June. In addition, low rainfall at high temperatures occurred during the tillering in 2013 and 2014, the period from the first node to stem elongation in 2013, 2014 and 2017, from heading to anthesis in 2012, and from milk ripeness to wax ripeness in 2012 and 2017. In all years, except for 2014, a significant amount of precipitation fell in the third ten days of August, which increased the HTC for the vegetation period, but did not significantly affect grain yield. The most unfavorable season for the yield was 2014, when the spring-early summer drought coincided with low soil moisture reserves (the index of environmental conditions was $I_j = -0.38$, and average grain yield was 0.98 g/plant) (see Table 3). In 2012, despite the low amount of precipitation and high temperatures, the index of environmental conditions was close to zero ($I_j = 0.06$). This was probably due to the fact that scant rains fell during critical period of plant development. The most favorable was 2013, when the negative effect of the spring-early summer drought was compensated by heavy rainfall in July and August (average grain yield: 1.92 g/plant, $I_j = 0.56$). In general, in the seasons with unstable precipitation, environmental conditions had the main impact on grain yield (87.5%), the genotype determined 6.2%, and the genotype × environment interaction determined 6.3% of the total variation. In those seasons, standard reference cultivars developed within 83–88 days, and ILs within 81–97 days. The ILs were distributed into four groups of ripeness: medium-early, medium-ripening, medium-late, and late-ripening (see Table 3).

During the research, cv. 'Pamyati Azieva' demonstrated the lowest variability in grain yield (variation coefficient $V = 20\%$). The assessment of its adaptability by the Eberhart–Russell method showed that the coefficients of ecological plasticity and stability were low ($b_i = 0.07$ and $\sigma_d^2 = 0.16$, respectively), and its regression line was directed almost

Table 2. Weather conditions in the forest-steppe zone of Western Siberia (Omsk, 2012–2014, 2017, and 2018)
Таблица 2. Метеорологические условия в лесостепной зоне Западной Сибири (Омск, 2012–2014, 2017 и 2018 г.)

Month, weather parameter	Ten-day period	Phenological phases (Zadok's scale)	Mean multiannual			2012			2013			2014			2017			2018		
			Rainfall, mm	Temperature, °C*	HTC	Rainfall, mm	Temperature, °C*	HTC	Rainfall, mm	Temperature, °C*	HTC	Rainfall, mm	Temperature, °C*	HTC	Rainfall, mm	Temperature, °C*	HTC	Rainfall, mm	Temperature, °C*	HTC
May	II	Germination ph.0	10	12.1	4.8	8	13.5	2.3	13	7.8	-	2	15	0.4	8	12.8	2.9	10	6.7	-
	III	Emergence ph.10	14	14.0	3.5	3	16.3	0.5	9	13	3.0	19	10.5	3.8	11	15.5	2.0	37	10.3	123
June	I	Leaves	14	16.1	2.3	14	20.3	1.4	5	13.7	1.4	3	12.8	1.1	29	17	4.1	8	16.9	1,2
		Tillering ph.11-30	17	18.3	2.0	16	19.8	1.6	8	16.9	1.2	5	20.4	0.5	1	21.8	0.1	5	16.6	0,8
	II	First node	22	18.9	2.5	17	21.4	1.5	0	19.4	0.0	7	18.2	0.9	1	20.1	0.1	49	18.2	6,0
	III	Stem elongation ph.30-36	21	19.8	2.1	2	20.1	0.2	24	16.6	3.6	20	19.2	2.2	11	18.1	1.4	0	21.2	0,0
July	II	Flag leaf	21	19.7	2.2	5	25.6	0.3	54	19.3	5.8	17	15.4	3.1	32	17	4.6	5	21.8	0,4
		Heading Anthesis ph.37-65	25	18.8	2.8	1	22.8	0.1	21	21.1	1.9	19	14.8	4.0	27	20.2	2.6	40	16.7	6,0
	III	Milk ripe ph.66-80	20	17.8	2.6	19	19.8	1.9	36	19.4	3.8	16	19.4	1.7	10	19.7	1.0	10	17.8	1,3
August	II	Wax ripe	16	16.9	2.3	7	19.6	0.7	1	17.7	0.1	22	19.7	2.3	0	14.5	0.0	18	16.9	2,6
	III	Full ripe ph.81-91	17	14.6	3.7	23	14.4	5.2	23	14.2	5.5	5	18.4	0.6	4	20.2	0.4	34	13.7	9,2
Sum of rainfalls, mm**			197	-	-	115	-	-	194	-	-	135	-	-	134	-	-	216	-	-
HTC**			-	-	2.56	-	-	1.11	-	-	2.7	-	-	1.8	-	-	1.54	-	-	3,1
Sum of active temperatures, °C***			-	1870	-	-	2136	-	-	1791	-	-	1828	-	-	1969	-	-	1550	-

Note: * – average for ten days; ** – for the period 'second ten days of May – the third ten days of August; HTC – hydrothermal coefficient
Примечание: * – среднедекадная; ** – период «II декада мая – III декада августа»; HTC – гидрогидротермический коэффициент

Table 3. Grain yield, ecological plasticity, and stability of spring common wheat cultivars and introgressive lines with *Thinopyrum ponticum* (Podp.) Z.-W. Liu & R.-C. Wang genetic material (Omsk, 2012–2014, and 2017)**Таблица 3.** Масса зерна с растения, экологическая пластичность и стабильность сортов и линий яровой мягкой пшеницы с генетическим материалом *Thinopyrum ponticum* (Podp.) Z.-W. Liu & R.-C. Wang (Омск, 2012–2014, 2017 г.)

Cultivar, line	Vegetation period, days ^a	Grain yield, g/plant						Coefficient of ecological plasticity, b_i	Stability, σ_d^2
		2012	2013	2014	2017	Average	V, %		
Medium-early									
Pamyati Azieva	83 ± 6	1.08	1.01	0.77	1.36	1.06 ± 0.11	20.0	0.07	0.16
364	82 ± 5	1.80*	1.17*	1.16*	2.15*	1.57 ± 0.21	27.2	0.49	0.22
374	81 ± 5	1.87*	1.75*	1.53*	1.66*	1.70 ± 0.06	7.3	0.87	0.03
SSD _{0,05}	–	0.20	0.11	0.09	0,27	–	–	–	–
Medium-ripening									
Duet	86 ± 7	1.08	2.96	1.06	1.02	1.53 ± 0.41	54.1	2.08	0.25
17	86 ± 6	1.45*	2.57	0.97	1.53*	1.63 ± 0.29	36.3	1.52	0.08
359	85 ± 8	1.50*	2.14	0.88	1.24*	1.44 ± 0.23	32.4	1.27	0.01
375	84 ± 6	1.51*	1.40	0.61	2.22*	1.44 ± 0.29	40.1	0.70	0.31
SSD _{0,05}	–	0.21	0.15	0.21	0.22	–	–	–	–
Medium-late									
Erythrosperrum 59	88 ± 7	1.04	2.84	0.84	1.23	1.49 ± 0.40	53.2	2.00	0.22
11	88 ± 5	1.10	2.15	0.88	1.49*	1.41 ± 0.24	34.3	1.19	0.05
15	87 ± 6	1.47*	1.94	1.26*	1.09	1.44 ± 0.16	22.1	0.84	0.02
SSD _{0,05}	–	0.19	0.17	0.18	0.16	–	–	–	–
Late-ripening									
10	89 ± 8	1.51	2.03*	0.90	1.20	1.41 ± 0.21	30.0	1.16	0.01
12	89 ± 9	2.14*	1.53	0.77	1.20	1.41 ± 0.25	35.2	0.55	0.11
20	89 ± 7	2.99*	2.14	1.50*	1.57*	2.05 ± 0.30	29.3	1.90	0.74
31	91 ± 7	1.95*	1.18	1.48*	2.44*	1.76 ± 0.24	27.1	1.41	0.98
37	90 ± 8	1.96*	1.80	0.93	1.51*	1.55 ± 0.20	25.2	1.24	0.42
5	96 ± 9	1.04	1.73	0.79	1.77*	1.33 ± 0.21	32.0	1.87	0.59
6	97 ± 9	1.10	1.53	1.45*	2.10*	1.55 ± 0.18	23.2	1.57	1.08
SSD _{0,05}	–	0.19	0.17	0.13	0.16	–	–	–	–
I_j		0.06	0.56	–0.38	–0.24	–	–	–	–

Note: ^a average for 2012–2014, and 2017; V – coefficient of variation; I_j – index of environmental conditions; * – significantly exceeded the standard ($p \leq 0.05$)

Примечание: ^a среднее за 2012–2014 и 2017 г.; V – коэффициент вариации; I_j – индекс условий среды; * – достоверное превышение стандарта ($p \leq 0,05$)

horizontally (see Table 3, Figure 1, track 1). According the Eberhart–Russell model, such indicators correspond to an extensive cultivar, unable to significantly increase grain yield under favorable conditions, but weakly reduce it under stresses. Cvs. ‘Duet’ and ‘Erythrosperrum 59’ showed high variability ($V = 53$ – 54%), mainly affected by intense precipitation in July 2013. The coefficients of ecological plasticity for these cultivars were $b_i > 1$, while stability was low ($b_i = 2.00$ –

2.08 , $\sigma_d^2 = 0.22$ – 0.25), and their regression lines were positioned obliquely (Figure 1, tracks 4, 8). Such parameters demonstrate ecological plasticity under favorable conditions and are typical for intensive cultivars. At the same time, low stability indicates the ability to maintain yield under stress. Such features are considered the most valuable for crop cultivation.

The variability of the ILs in grain yield was lower than that of cvs. ‘Duet’ and ‘Erythrosperrum 59’ (7–40%). A signifi-

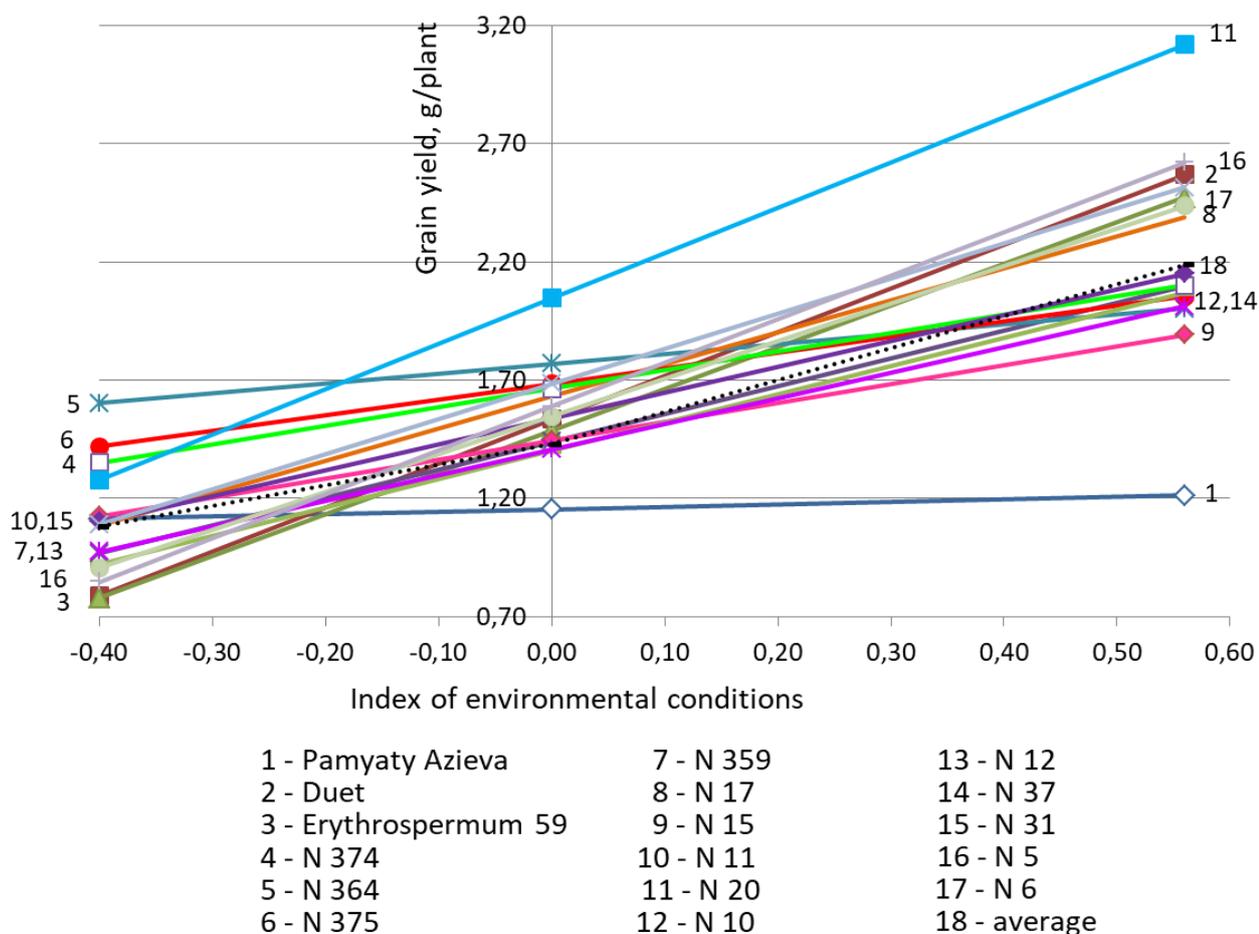


Fig. 1. Regressive lines of grain yield per plant of spring common wheat cultivars and introgressive lines with genetic material of *Thinopyrum ponticum* (Podp.) Z.-W. Liu & R.-C. Wang (Omsk, 2012–2014, and 2017):

1 - ‘Pamyaty Azieva’; 2 - No. 374; 3 - No. 364; 4 - ‘Duet’; 5 - No. 375; 6 - No. 359; 7 - No. 17; 8 - ‘Erythrosperrum 59’; 9 - No. 15; 10 - No. 11; 11 - No. 10; 12 - No. 12; 13 - No. 20; 14 - No. 37; 15 - No. 31; 16 - No. 5; 17 - No. 6; 18 - average

Рис. 1. Линии регрессии массы зерна с растений сортов и линий яровой мягкой пшеницы с генетическим материалом *Thinopyrum ponticum* (Подп.) Z.-W. Liu & R.-C. Wang (Омск, 2012–2014 и 2017 г.):

1 - ‘Памяти Азиева’; 2 - № 374; 3 - № 364; 4 - ‘Дуэт’; 5 - № 375; 6 - № 359; 7 - № 17; 8 - ‘Эритроспермум 59’; 9 - № 15; 10 - № 11; 11 - № 10; 12 - № 12; 13 - № 20; 14 - № 37; 15 - № 31; 16 - № 5; 17 - № 6; 18 - среднее

cant part of them exceeded the standards in 2012, 2014, and 2017, but had lower yield in a more favorable 2013. The exception was the medium-early ILs Nos. 364 and 374, which exceeded cv. ‘Pamyaty Azieva’ in all seasons.

According to the coefficients of ecological plasticity, the ILs were divided into three groups. The first group (Nos. 364, 374, 375, 12, and 15) had significantly higher grain yields than the standards under unfavorable conditions but low plasticity (weak response to improving conditions) and stability ($b_i = 0.49-0.87$; $\sigma_d^2 = 0.02-0.31$), and their regressive lines were positioned at a small angle to the horizontal axis (see Figure 1, tracks 2, 3, 5, 9, 12). The second group included the ILs (Nos. 359, 17, 11, and 10), which had indicators similar to the intensive cvs. ‘Duet’ and ‘Erythrosperrum 59’ ($b_i = 1.16-1.52$; $\sigma_d^2 = 0.01-0.08$) (see Figure 1, tracks 6, 7, 10, 11). The third group included late maturing ILs (Nos. 20, 37, 31, 5, 6) that combined high plasticity ($b_i = 1.24-1.90$) with large deviations from potential yields ($\sigma_d^2 = 0.42-1.08$) (see Figure 1, tracks 13, 14, 15, 16, 17). The late-ripening ILs Nos. 20 and 31 exceeded all standards in yield under unfavorable conditions (1.5–2.5 times).

A correlation analysis was carried out to determine the traits that significantly impacted the grain yield of cultivars

and ILs under stress conditions. The closest linkage was identified between grain yield and the number of productive tiller number, seed number per main ear, and main ear grain yield ($r = 0.55-0.75$) (Table 4). The linkage between the number of main ear spikelets and 1000 grain weight was much weaker (0.26–0.43 and 0.20–0.37, respectively). The low correlation of grain yield with 1000 grain weight can be explained by the negative influence of foliar and stem diseases, which were maximally developed in August and reduced grain filling (Plotnikova, 2016, 2019; Belan et al., 2021). The analysis of yield trait data showed that most ILs (except for Nos. 374 and 5) had productive tiller number higher than that of the cultivars (Table 5). Previously, it was shown that a large number of tillers (up to 8) is typical for WWHs, but when breeding the tillering was reduced (Plotnikova et al., 2014). The regularities for other traits were not established.

To determine the effect of droughts on the development of the most significant yield traits of the ILs, ecological plasticity and stability coefficients were calculated. The greatest polymorphism in the plasticity of the ILs was noted in their productive tiller number and 1000 grain weight (see Table 5, Figure 2, a, d). As for seed number and grain yield per main ear, the ILs were divided into two groups (see Figure 2, b, c). The

Table 4. Correlation coefficients (*r*) between grain yield per plant and yield traits of spring common wheat cultivars and introgressive lines with genetic material of *Thinopyrum ponticum* (Podp.) Z.-W. Liu & R.-C. Wang (Omsk, 2012–2014, and 2017)

Таблица 4. Коэффициенты корреляции между массой зерна с растения и элементами структуры урожая сортов и линий яровой мягкой пшеницы с генетическим материалом *Thinopyrum ponticum* (Podp.) Z.-W. Liu & R.-C. Wang (Омск, 2012–2014 и 2017 г.)

Yield traits	Years			
	2012	2013	2014	2017
Total tiller number, No.	0.56*	0.56*	0.43*	0.55*
Productive tiller number, No.	0.61*	0.66*	0.55*	0.58*
Spikelet number per ear, No.	0.26	0.42*	0.31	0.43*
Seed number per ear, No.	0.60*	0.59*	0.64*	0.53*
Main ear grain weight, g	0.58*	0.59*	0.75*	0.64*
1000 grain weight, g	0.37*	0.23	0.27	0.20

* – significant ($p \leq 0.05$)

* – достоверно ($p \leq 0,05$)

Table 5. Ecological plasticity of spring common wheat cultivars and introgressive lines with genetic material of *Thinopyrum ponticum* (Podp.) Z.-W. Liu & R.-C. Wang by yield traits (Omsk, 2012–2014, and 2017)

Таблица 5. Экологическая пластичность сортов и линий яровой мягкой пшеницы с генетическим материалом *Thinopyrum ponticum* (Podp.) Z.-W. Liu & R.-C. Wang по элементам структуры урожая (Омск, 2012–2014 и 2017 г.)

Cultivar, line	Productive tiller number			Seed number/main ear			Grain weight/main ear			1000 grain weight		
	average, pcs.*	b_i	σ_d^2	average pcs.	b_i	σ_d^2	average, g*	b_i	σ_d^2	average, g*	b_i	σ_d^2
Medium-early												
Рамыати Azieva	1.53 ± 0.08	0.46	0.23	20.8 ± 1.2	0.37	27.8	0.90 ± 0.06	1.12	0.03	40.4 ± 4.1	0.08	65.0
364	2.12 ± 0.10	0.88	0.37	23.8 ± 1.3	0.87	69.2	1.06 ± 0.05	2.38	0.15	41.8 ± 3.9	0.28	68.2
374	1.65 ± 0.08	0.78	0.35	25.1 ± 1.4	0.18	7.5	0.78 ± 0.04	0.12	0.30	39.4 ± 2.8	0.71	55.6
Medium-ripening												
Duet	1.98 ± 0.11	0.19	0.81	24.3 ± 3.1	1.41	5.3	0.91 ± 0.13	1.82	0.03	40.9 ± 4.8	1.47	14.5
17	2.12 ± 0.11	0.68	0.15	21.8 ± 1.2	0.92	6.0	0.91 ± 0.05	0.83	0.01	41.3 ± 2.8	0.13	41.3
359	2.22 ± 0.11	0.81	0.12	19.8 ± 3.1	1.15	34.8	0.87 ± 0.16	1.69	0.04	38.8 ± 3.5	1.21	16.6
375	2.50 ± 0.36	1.57	0.15	19.7 ± 4.1	0.79	51.3	0.80 ± 0.16	1.66	0.10	39.0 ± 6.9	0.13	60.9
Medium-late												
Erythrospermum 59	1.83 ± 0.11	0.17	0.98	22.6 ± 3.1	1.14	32.7	0.88 ± 0.13	1.54	0.13	38.3 ± 2.2	0.77	10.4
11	2.29 ± 0.19	1.16	0.24	20.9 ± 4.4	1.41	28.6	0.82 ± 0.12	2.45	0.03	37.4 ± 3.9	0.76	24.9
15	2.16 ± 1.20	0.24	0.14	25.9 ± 2.5	0.17	30.2	0.85 ± 0.09	1.16	0.02	35.7 ± 4.3	0.64	28.8
Late-ripening												
10	2.50 ± 0.16	1.60	0.08	22.8 ± 2.5	1.27	16.8	0.85 ± 0.03	1.27	0.01	36.6 ± 2.8	0.23	19.4
12	2.26 ± 0.10	0.65	0.22	21.6 ± 1.2	0.24	28.9	0.88 ± 0.03	0.29	0.19	35.8 ± 1.5	0.87	15.4
20	3.00 ± 0.55	2.48	0.76	24.2 ± 5.2	0.10	51.5	1.05 ± 0.09	1.19	0.16	37.4 ± 3.3	1.37	14.6
31	2.21 ± 0.45	2.40	4.55	22.6 ± 5.2	2.00	61.5	0.95 ± 0.07	0.78	0.21	40.5 ± 8.9	4.37	73.1
37	2.00 ± 0.48	2.28	3.48	19.7 ± 5.8	1.99	48.3	0.78 ± 0.06	0.74	0.17	35.0 ± 7.1	3.56	52.0

Table 5. The end
Таблица 5. Окончание

Cultivar, line	Productive tiller number			Seed number/ main ear			Grain weight/ main ear			1000 grain weight		
	average, pcs.*	b_i	σ_d^2	average pcs.	b_i	σ_d^2	average, g*	b_i	σ_d^2	average, g*	b_i	σ_d^2
Late-ripening												
5	1.78 ± 0.25	2.21	3.12	21.2 ± 6.1	2.27	69.7	0.92 ± 0.08	0.93	0.14	41.5 ± 8.5	4.37	71.2
6	2.40 ± 0.46	3.02	4.74	23.4 ± 4.0	2.35	86.1	0.96 ± 0.06	0.86	0.44	38.3 ± 8.0	4.17	64.8
Average	2.06 ± 0.43	-	-	20.8 ± 3.6	-	-	0.81 ± 0,17	-	-	35.8 ± 7.2	-	-

Note: * average for 2012–2014, and 2017; b_i – coefficient of ecological plasticity; σ_d^2 – stability

Примечание: * среднее за 2012–2014 и 2017 г.; b_i – коэффициент экологической пластичности; σ_d^2 – стабильность

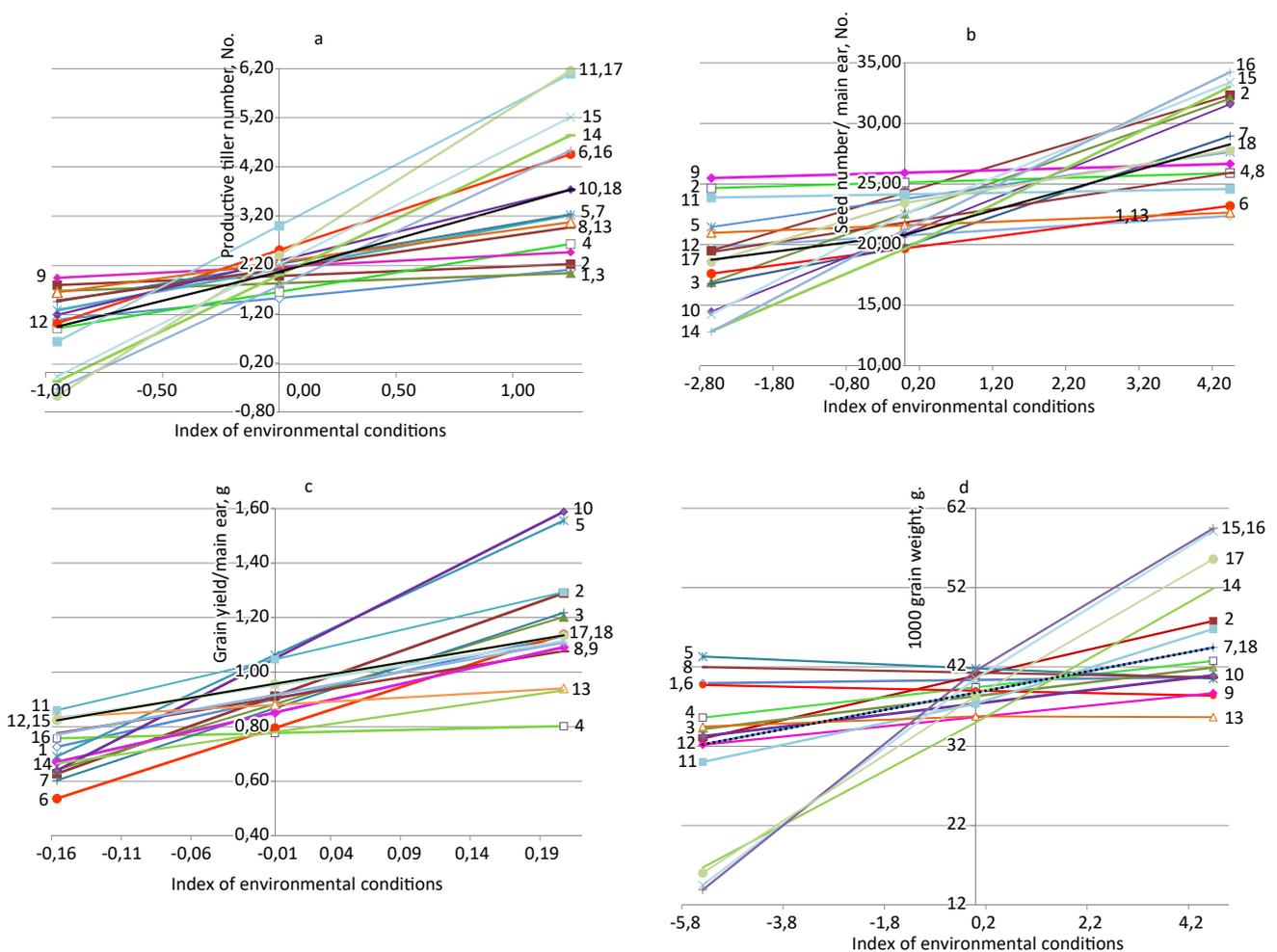


Fig. 2. Regression lines of yield traits of spring common wheat cultivars and introgressive lines with genetic material of *Thinopyrum ponticum* (Podp.) Z.-W. Liu & R.-C. Wang (Omsk, 2012–2014, and 2017): a – productive tiller number, pcs.; b – seed number per main ear, pcs.; c – grain yield per main ear, g; d – 1000 grain weight, g; 1 – ‘Pamyati Azieva’; 2 – ‘Duet’; 3 – ‘Erythrospermum 59’; 4 – No. 374; 5 – No. 364; 6 – No. 375; 7 – No. 359; 8 – No. 17; 9 – No. 15; 10 – No. 11; 11 – No. 20; 12 – No. 10; 13 – No. 12; 14 – No. 37; 15 – No. 31; 16 – No. 5; 17 – No. 6; 18 – average

Рис. 2. Линии регрессии сортов и линий яровой мягкой пшеницы с генетическим материалом *Thinopyrum ponticum* (Подп.) Z.-W. Liu & R.-C. Wang по элементам структуры урожая (Омск, 2012–2014 и 2017 г.):

a – число продуктивных стеблей, шт.; **b** – число зерен главного колоса, шт.; **c** – масса зерна главного колоса, г; **d** – масса 1000 зерен, г; 1 – ‘Памяти Азиева’; 2 – ‘Дуэт’; 3 – ‘Эритроспермум 59’; 4 – № 374; 5 – № 364; 6 – № 375; 7 – № 359; 8 – № 17; 9 – № 15; 10 – № 11; 11 – № 20; 12 – № 10; 13 – № 12; 14 – № 37; 15 – № 31; 16 – № 5; 17 – № 6; 18 – среднее

extensive cv. 'Pamyati Azieva' and the ILs Nos. 364 and 15 showed plasticity of the grain weight per main ear ($b_i = 1.12, 2.38$ and 1.16 , respectively), but as for other yield traits (productive tiller number, seed number per main ear, and 1000 grain weight), plasticity was lower ($b_i < 1$). Lines Nos. 374 and 12 showed low plasticity and good stability of all four yield components. This indicates that the cv. 'Pamyati Azieva' and the listed lines formed most yield traits in a stable manner, despite the stress conditions. The intensive cultivars showed high ecological plasticity of several yield traits. Cv. 'Erythrosperrum 59' showed the plasticity of seed number and grain yield per main ear, and cv. 'Duet' of three traits (additionally 1000 grain weight). The intensive ILs showed adaptive variability through three yield components in different combinations. The greatest plasticity of productive tiller number, seed number per main ear, and 1000 grain weight was noticed in the late-ripening group.

The best eight lines were further studied in 2017 and 2018 in plot trials. The 2018 season differed from the previous ones by regular heavy precipitation ($HTC = 3.1$). Under favorable conditions of 2018, the ILs significantly increased tiller density, as well as grain yield per plant by 3-4 yield traits. All lines, both extensive and intensive, significantly exceeded the standards in grain yield m^{-2} for two years (Table 6). The highest yield was formed by ILs Nos. 364 and 374 (medium-early), 17 and 375 (medium-ripening), and 20 and 31 (medium-late). These results show that the selected lines are able to form high yields under various moisture conditions.

Discussion

Water deficit significantly limits the plant's potential productivity and decreases the crop yield. The breeding of drought-resistant cultivars for Southwest Siberia is extremely difficult, since the rhythms of droughts are unstable. Spring-early summer droughts are typical for the region. They coincide with the phases of germination, tillering, and early tiller development for spring common wheat. In the Altai region, spring-early summer droughts resulted in the loss of up to 34% of durum wheat crop yield, and the durable drought in 2012 caused losses of up to 78% (Ereshchenko, Khlebova, 2017). In Omsk Oblast, a severe drought in 2012 led to the loss of 50% of the wheat crop, and after shorter droughts, losses reached 20% (Belan et al., 2021).

Cvs. 'Pamyati Azieva', 'Duet', and 'Erythrosperrum 59' have been cultivated in Omsk Oblast for a long time and used as standards. They were included in the State Register for Selection Achievements of the Russian Federation in 2000, 2004, and 1994, respectively (<https://reestr.gossortrf.ru>). According to the set of field resistance indices under drought conditions, cvs. 'Pamyati Azieva' and 'Duet' were among the best cultivars of the South Ural and West Siberian breeding (Vasilevsky, 2019).

The introgressive lines with genetic material of *T. ponticum* originated at Omsk SAU were analyzed from the point of view of adaptability to drought for the first time. Under contrasting humid conditions, cv. 'Pamyati Azieva', as well as two ILs, were characterized by a stable development of the majority of yield traits, with the exception of the main ear grain weight, which showed low plasticity. In this regard, it is possible to assume that there are similar adaptive mechanisms both in the cultivar and ILs. Three ILs from different maturity groups exceeded the standards in unfavorable seasons and stably formed all studied yield traits. But the high productivity of IL No. 374 was provided by a large seed number per ear, and that of Nos. 17 and 12 by an increased productive tiller

number. The stable development of plant organs under stressful conditions is considered a manifestation of tolerance to drought (Sallam et al., 2019).

The intensive cvs. 'Duet' and 'Erythrosperrum 59' under contrasting moisture conditions maintained their grain yield due to a compensatory development of some yield traits when favorable conditions occurred. Intensive ILs showed ecological plasticity in terms of yield traits, which was similar to that of intensive cultivars or caused by other combinations of yield traits. It is possible that the differences in adaptive responses were associated with a different distribution of alien loci controlling drought resistance among the ILs.

It was previously shown that the cultivars characterized by stable morphogenesis in tissue cultures combined high potential productivity with increased drought resistance in Omsk Oblast (Rosseyev et al., 2016). Pollen resistance to low humidity and high temperatures may be of great importance while increasing the seed number per ear (Passioura, 2007; David, 2012). The important role in drought resistance at all stages of development is played by the water-retaining capacity of plants, associated with the accumulation of osmolytes (Kosová et al., 2014; Sallam et al., 2019).

Currently, the synthetic wheat with the D genome from *Aegilops tauschii* Coss. is considered an important source of genes for improving wheat resistance to abiotic factors. The high yield of such synthetics and common wheat cultivars originated on their basis in the dry regions of the world was associated with the intensive development of the root system and leaf apparatus, and the resistance to high temperatures during grain filling. The cultivars made on the basis of synthetics ensured good harvests in the arid regions of Australia, India, and South America (Li et al., 2018). It is of interest to compare our results with the study of synthetics (from the CIMMYT and Kyoto University collections) carried out simultaneously at the Omsk SAU experimental field in 2017. The synthetics surpassed cvs. 'Pamyati Azieva' and 'Serebristaya' in root development, height, leaf size, and 1000 grain weight. However, they were significantly worse than the standards in terms of spike-bearing stem density, productive tiller number, seed number, and grain weight per main ear (Pototskaya et al., 2019). It indicates that the synthetics had lower field seed germination, weaker tillering and seed setting than the standards. As a result, the synthetics were significantly inferior to standards in grain yield m^{-2} . At the same time, the ILs with the genetic material of *Thinopyrum ponticum*, exceeded cvs. 'Pamyati Azieva', 'Duet', and 'Serebristaya' in grain yield (1.1–1.3 times). Obviously, the standard cultivars adapted to the climate of Western Siberia and the ILs have additional or enhanced drought adaptation mechanisms compared to the synthetics. Additional research is needed to understand the complex system of protective mechanisms in cultivars and ILs against drought.

Conclusion

For the first time, the drought resistance of fourteen ILs of spring common wheat with *T. ponticum* genetic material was studied in comparison with cultivars adapted to the conditions of Southwest Siberia. The main part of ILs exceeded the cultivars in productivity (1.1–2.2 times) in dry seasons. Five ILs showed adaptive morphogenesis similar to the extensive cv. 'Pamyati Azieva'. They stably formed the productive tiller number, seed number, and grain weight per main ear, and three ILs also stably formed 1000 grain weight. Nine ILs showed ecological plasticity similar to the intensive cvs. 'Duet' and 'Erythrosperrum 59', due to adaptive variability in three

Table 6. Analysis results for yield traits of spring common wheat cultivars and introgressive lines with genetic material of *Thinopyrum ponticum* (Подр.) Z.-W. Liu & R.-C. Wang (Omsk, 2017 and 2018)

Таблица 6. Результаты анализа элементов структуры урожая сортов и линий яровой мягкой пшеницы с генетическим материалом *Thinopyrum ponticum* (Подр.) Z.-W. Liu & R.-C. Wang (Омск, 2017 и 2018 г.)

Cultivar, line	Vegetation period, days ^a	Grain yield, g/m ²		Productive tiller number, pcs./m		Grain yield, g/plant		Productive tiller number, pcs./ plant		Seed number/ main ear, pcs.		Grain weight/ main ear, g		1000 grain weight, g	
		2017	2018	2017	2018	2017	2018	2017	2018	2017	2018	2017	2018	2017	2018
Medium-early															
Рамыати Azieva	77 ± 3.2	351	485	84	96	1.36	1.55	1.25	1.60	25.4	30.5	1.18	1.13	45.7	35.3
364	76 ± 2.0	627*	670*	100*	123*	2.15*	2.58*	1.35	1.63	32.5*	36.4*	1.67*	1.56*	50.0*	45.6*
374	76 ± 2.2	647*	686*	112*	143*	1.66*	2.53*	1.40*	1.90*	28.1*	40.3*	1.58*	1.83*	41.3*	44.9*
SSD ₀₅	-	24	35	9	12,5	0.22	0.28	0.13	0.15	2.3	3.3	0.19	0.22	3.2	3.5
Medium-ripening															
Duet	82 ± 3.1	441	557	85	115	1.02	2.44	1.20	1.75	24.3	38.6	0.85	1.73	34.4	43.7
17	81 ± 4.6	678*	658*	106*	123*	1.53*	2.12	1.45*	1.66	21.9	35.4	1.04*	1.65	47.3*	46.8*
375	80 ± 6.5	627*	653*	125*	118	2.22*	2.89*	1.85*	2.50*	26.8*	40.0*	1.26*	2.23*	46.1*	54.8*
SSD ₀₅	-	36	41	8	6	0.15	0.21	0.17	0.15	1.8	1.3	0.13	0.18	2.9	3.0
Medium-late															
Serebristaya	86 ± 4.1	513	410	125	118	1.40	1.92	1.90	1.72	19.9	35.5	0.82	1.43	39.1	36.8
15	83 ± 3.6	565*	548*	115	159*	1.68*	1.79	1.70	1.75	20.6	28.6	0.94*	1.12	35.7	36.2
20	84 ± 3.2	655*	748*	133	167*	1.57*	2.32*	2.21*	2.33*	31.8*	39.6*	1.22*	1.74*	36.7	42.6*
31	85 ± 4.4	672*	683*	108	138*	2.44*	2.25*	1.70	2.32*	27.9*	41.4*	1.45*	1.85*	52.0*	44.6*
37	84 ± 4.1	581*	626*	118	123	1.51	2.31*	1.85	1.95*	22.4*	32.4*	1.09*	1.69*	48.1*	54.2*
SSD ₀₅	-	22	26	11	15	0.12	0.19	0.15	0.17	1.4	2.1	0.11	0.12	1.9	2.4

Note: ^a - average for 2017-2018; * - significantly exceeded the standard ($p \leq 0.05$)

Примечание: ^a - среднее за 2017-2018 гг.; * - достоверное превышение стандарта ($p \leq 0.05$)

grain traits in different combinations. ILs are likely to possess different sets of drought resistance mechanisms. Introgressive lines with the genetic material of *T. ponticum* are of interest for breeding drought-resistant cultivars for rain-deficient areas.

References / Литература

- Baker L., Grewal S., Yang C.Y., Hubbart-Edwards S., Scholefield D., Ashling S., et al. Exploiting the genome of *Thinopyrum elongatum* to expand the gene pool of hexaploid wheat. *Theoretical and Applied Genetics*. 2020;133(7):2213-2226. DOI: 10.1007/s00122-020-03591-3
- Belan I.A., Rosseeva L.P., Blokhina N.P., Grigoriev Y.P., Mukhina Y.V., Trubacheeva N.V. et al. Resource potential of soft spring wheat varieties for the conditions of Western Siberia and Omsk region (analytical review). *Agricultural Science Euro-North-East*. 2021;22(4):449-465. [in Russian] (Белан И.А., Росеева Л.П., Блохина Н.П., Григорьев Ю.П., Мухина Я.В., Трубочеева Н.В. и др. Ресурсный потенциал сортов пшеницы мягкой яровой для условий Западной Сибири и Омской области (аналитический обзор). *Аграрная наука Евро-Северо-Востока*. 2021;22(4):449-465). DOI: 10.30766/2072-9081.2021.22.4.449-465
- Ceoloni C., Kuzmanović L., Forte P., Gennaro A., Bitti A. Targeted exploitation of gene pools of alien Triticeae species for sustainable and multi-faceted improvement of the durum wheat crop. *Crop Pasture Science*. 2014;65(1):96-111. DOI: 10.1071/CP13335
- Chen Q., Conner R.L., Laroche A., Thomas J.B. Genome analysis of *Thinopyrum intermedium* and *Thinopyrum ponticum* using genomic in situ hybridization. *Genome*. 1998;41(4):580-586. DOI: 10.1139/G98-055
- Colmer T.D., Flowers T.J., Munns R. Use of wild relatives to improve salt tolerance in wheat. *Journal of Experimental Botany*. 2006;57(5):1059-1078. DOI: 10.1093/JXB/ERJ124
- David M. Pollen grain expression of intrinsic and osmolyte induced osmotic adjustment in a set of wheat cultivars. *Romanian Agricultural Research*. 2012;29(7):45-52.
- Eberhart S.A., Russell W.A. Stability parameters for comparing varieties. *Crop Science*. 1966;6(1):36-40. DOI: 10.2135/crops.c1966.0011183X000600010011x
- Ereshchenko D.V., Khlebova L.P. The use of pollen analysis to assess the drought resistance of spring durum wheat (Ispolzovaniye pyltsevogo analiza dlya otsenki zasukhoustoychivosti yarovoy tverdoy pshenitsy). *Trudy molo-dykh uchennykh Altayskogo gosudarstvennogo universiteta = Works of Young Scientists of Altai State University*. 2017;(14):6-9. [in Russian] (Ерещенко Д.В., Хлебова Л.П. Использование пыльцевого анализа для оценки засухоустойчивости яровой твердой пшеницы. *Труды молодых ученых Алтайского государственного университета*. 2017;(14):6-9).
- Goncharov N.P. Scientific support to plant breeding and seed production in Siberia in the XXI century. *Russian Journal of Genetics: Applied Research*. 2021;25(4):448-459. DOI: 10.18699/VJ21.050
- Koishybaev M. Wheat diseases. Ankara: FAO; 2018. [in Russian] (Койшыбаев М. Болезни пшеницы. Анкара: ФАО; 2018). URL: <http://old.belal.by/elib/fao/1032.pdf> [дата обращения: 05.09.2022].
- Kosová K., Vítámvás P., Urban M.O., Kholová J., Prášil I.T. Breeding for enhanced drought resistance in barley and wheat – drought-associated traits, genetic resources and their potential utilization in breeding programmes. *Czech Journal of Genetics and Plant Breeding*. 2014;50(4):247-261. DOI: 10.17221/118/2014-CJGPB
- Kuzmanović L., Ruggeria R., Ableb J.A., Bassic F.M., Maccaferri M., Tuberosad R. et al. Yield of chromosomally engineered durum wheat–*Thinopyrum ponticum* recombinant lines in a range of contrasting rain-fed environments. *Field Crops Research*. 2018;228:147-157. DOI: 10.1016/j.fcr.2018.08.014
- Lepekhov S.B. About assessment of heat and drought resistance (Ob otsenke zharo- i zasukhoustoychivosti rasteniy). In: *Current state and prospects of agricultural development and crop production (dedicated to the 60 years of Tselina): collection of scientific works (Sovremennoye sostoyaniye i perspektivy razvitiya zemledeliya i rasteniyevodstva [k 60-letiyu Tseliny]: sbornik nauchnykh trudov)*. Barnaul; 2014. p.82-97. [in Russian] (Лепехов С.Б. Об оценке жаро- и засухоустойчивости растений. В кн.: *Современное состояние и перспективы развития земледелия и растениеводства (к 60-летию Целины): сборник научных трудов*. Барнаул; 2014. С.82-97).
- Li A., Liu D., Yang W., Kishii M., Mao L. Synthetic hexaploid wheat: yesterday, today, and tomorrow. *Engineering*. 2018;4(4):552-558. DOI: 10.1016/j.eng.2018.07.001
- Passioura I.J. The drought environment: physical, biological and agricultural perspectives. *Journal of Experimental Botany*. 2007;58(2):113-117. DOI: 10.1093/jxb/erl212
- Plotnikova L.Ya., Kuzmina S.P., Aydosova A.T., Degtyarev A.I. Changing agronomic characters of wheat–*Agropyron elongatum* hybrids when creating donors for wheat breeding adapted to forest-steppe zone of West Siberia. *Omsk Scientific Bulletin*. 2014;2(134):155-159. [in Russian] (Плотникова Л.Я., Кузьмина С.П., Айдосова А.Т., Дегтярев А.И. Изменение агрономических свойств пшенично-пырейных гибридов при создании доноров для селекции пшеницы, адаптированных к условиям лесостепной зоны Западной Сибири. *Омский научный вестник*. 2014;2(134):155-159).
- Plotnikova L.Ya., Kuzmina S.P., Frizen Yu.V. Biochemical indicators of grain quality of promising mild wheat lines with genes of *Agropyron elongatum*, resistant to stem rust. *Advances in Current Natural Sciences*. 2019;(12):20-26. [in Russian] (Плотникова Л.Я., Кузьмина С.П., Фризен Ю.В. Биохимические показатели качества зерна перспективных линий мягкой пшеницы с генами *Agropyron elongatum* устойчивых к стеблевой ржавчине. *Успехи современного естествознания*. 2019;(12):20-26). DOI: 10.17513/use.37263
- Plotnikova L.Ya., Sagendykova A.T., Kuzmina S.P. Estimation of ecological plasticity and resistance to the leaf rust of introgressive lines of common wheat with *Agropyron elongatum* genes. *Agrarian Russia*. 2016;(9):5-13. [in Russian] (Плотникова Л.Я., Сагендыкова А.Т., Кузьмина С.П. Оценка устойчивости к бурой ржавчине и экологической пластичности интрогрессивных линий мягкой пшеницы с генами *Agropyron elongatum*. *Аграрная Россия*. 2016;(9):5-13).
- Plotnikova L.Ya., Seryukov G.M., Schvarts Yu.K. Cytophysiological resistance mechanisms to leaf rust in wheat–*Agropyron* hybrids created on the base of *Agropyron elongatum*. *Mikologia i fitopatologia = Mycology and Phytopathology*. 2011;45(5):443-454. [in Russian] (Плотникова Л.Я., Серюков Г.М., Шварц Ю.К. Цитофизиологические механизмы устойчивости к бурой ржавчине у пшенично-пырейных гибридов, созданных на основе *Agropyron elongatum*. *Микология и фитопатология*. 2011;45(5):443-454).

- Pototskaya I.V., Shamanin V.P., Shepelev S.S., Morgounov A.I. Synthetic hexaploid wheat as a parent material for drought resistance breeding in the conditions of Western Siberia. *Vestnik of Omsk SAU*. 2019;1(33):38-46. [in Russian] (Потоцкая И.В., Шаманин В.П., Шепелев С.С., Моргунов А.И. Синтетическая гексаплоидная пшеница как исходный материал для селекции на засухоустойчивость в условиях Западной Сибири. *Вестник Омского ГАУ*. 2019;1(33):38-46).
- Rosseyev V.M., Belan I.A., Rosseyeva L.P. The use of *in vitro* method in spring soft wheat selective breeding. *Bulletin of Altai State Agricultural University*. 2016;2(136):5-9. [in Russian] (Россеев В.М., Белан И.А., Россеева Л.П. Использование метода *in vitro* в селекции пшеницы мягкой яровой. *Вестник Алтайского государственного аграрного университета*. 2016;2(136):5-9).
- Salina E., Adonina I., Badaeva E., Kroupin P., Stasyuk A., Leonova I. et al. *Thinopyrum intermedium* chromosome in bread wheat cultivars as a source of genes conferring resistance to fungal diseases. *Euphytica*. 2015;204(1):91-101. DOI: 10.1007/s10681-014-1344-5
- Sallam A., Alqudah A.M., Dawood M.F.A., Baenziger P.S., Börner A. Drought stress tolerance in wheat and barley: Advances in physiology, breeding and genetics research. *International Journal of Molecular Science*. 2019;20(13):3137. DOI: 10.3390/ijms20133137
- Sibikeev S.N., Druzhin A.E. Prebreeding research of near-isogenic lines of spring bread wheat with a combination of translocations from *Agropyron elongatum* (Host.) P.B. and *Aegilops ventricosa* Tausch. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2015;19(3):310-315. [in Russian] (Сибикеев С.Н., Дружин А.Е. Пребридинговые исследования почти изогенных линий яровой мягкой пшеницы с комбинацией транслокаций от *Agropyron elongatum* (Host.) P.B. и *Aegilops ventricosa* Tausch. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2015;19(3):310-315). DOI: 10.18699/VJ15.040
- State Register for Selection Achievements Admitted for Usage: [website]. [in Russian] (Государственный реестр селекционных достижений, допущенных к использованию: [сайт]). URL: <https://reestr.gossortrf.ru> [дата обращения 01.02.2023].
- Taeb M., Koebner R.M., Forster B.P. Genetic variation for waterlogging tolerance in the Triticeae and the chromosomal location of genes conferring waterlogging tolerance in *Thinopyrum elongatum*. *Genome*. 1993;36(5):825-830. DOI: 10.1139/G93-110
- Turner N.C. Adaptation to water deficits: a changing perspective. *Australian Journal of Plant Physiology*. 1986;13(1):175-190. DOI: 10.1071/PP9860175
- Upeľniek V.P., Belov V.I., Ivanova L.P., Dolgova S.P., Demidov A.S. Heritage of Academician N.V. Tsitsin: state-of-the-art and potential of the collection of intermediate wheat × couch-grass hybrids. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2012;16(3):667-674. [in Russian] (Упелниек В.П., Белов В.И., Иванова Л.П., Долгова С.П., Демидов А.С. Наследие академика Н.В. Цицина – современное состояние и перспективы использования коллекции промежуточных пшенично-пырейных гибридов. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2012;16(3):667-674).
- Vasilevsky V.D. Index assessment of drought resistance in spring bread wheat cultivars of different maturity groups in the southern forest-steppe of Western Siberia (Индексная оценка засухоустойчивости сортов мягкой яровой пшеницы разных групп спелости в южной лесостепи Западной Сибири). In: *Agrarian Science to Agriculture. Proceedings of the XIV International Scientific and Practical Conference. In 2 books. Book 1 (Agrarnaya nauka – selskomu khozyaystvu. Sbornik materialov XIV Mezhdunarodnoy nauchno-prakticheskoy konferentsii. V 2-kh knigakh. Kniga 1)*. Barnaul: Altai State Agricultural University; 2019. p.159-161. [in Russian] (Василевский В.Д. Индексная оценка засухоустойчивости сортов мягкой яровой пшеницы разных групп спелости в южной лесостепи Западной Сибири. В кн.: *Аграрная наука – сельскому хозяйству. Сборник материалов XIV Международной научно-практической конференции. В 2-х книгах. Книга 1*. Барнаул: Алтайский государственный аграрный университет; 2019. С.159-161).
- Zhang X., Dong Y., Wang R.R. Characterization of genomes and chromosomes in partial amphiploids of the hybrid *Triticum aestivum* × *Thinopyrum ponticum* by in situ hybridization, isozyme analysis, and RAPD. *Genome*. 1996;39(6):1062-1071. DOI: 10.1139/g96-133

Information about the authors

Lyudmila Ya. Plotnikova, Dr. Sci. (Biology), Professor, Omsk State Agrarian University named after P.A. Stolypin, 1 Institut'skaya Sq., Omsk 644008, Russia, lya.plotnikova@omgau.org, <https://orcid.org/0000-0002-9287-9870>

Ainura T. Sagendykova, Cand. Sci. (Agriculture), Leading Specialist, Omsk Agricultural Scientific Center, 26 Koroleva Ave., Omsk, 644012, Russia, aaidosova@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0003-1477-371X>

Svetlana P. Kuzmina, Cand. Sci. (Agriculture), Associate Professor, Omsk State Agrarian University named after P.A. Stolypin, 1 Institut'skaya Sq., Omsk 644008, Russia, sp.kuzmina@omgau.org, <https://orcid.org/0000-0002-2256-0434>

Информация об авторах

Людмила Яковлевна Плотникова, доктор биологических наук, профессор, Омский государственный аграрный университет имени П.А. Столыпина, 644008 Россия, Омск. Институтская пл., 1, lya.plotnikova@omgau.org, <https://orcid.org/0000-0002-9287-9870>

Айнура Темирбулатовна Сагендыкова, кандидат сельскохозяйственных наук, ведущий специалист, Омский аграрный научный центр, 644012 Россия, Омск, пр. Королева, 26, aaidosova@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0003-1477-371X>

Светлана Петровна Кузьмина, кандидат сельскохозяйственных наук, доцент, Омский государственный аграрный университет имени П.А. Столыпина, 644008 Россия, Омск. Институтская пл., 1, sp.kuzmina@omgau.org, <https://orcid.org/0000-0002-2256-0434>

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

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

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

Конфликт интересов: авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

The article was submitted on 22.03.2023; approved after reviewing on 04.04.2023; accepted for publication on 01.06.2023
Статья поступила в редакцию 22.03.2023; одобрена после рецензирования 04.04.2023; принята к публикации 01.06.2023

ИЗУЧЕНИЕ И ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ГЕНЕТИЧЕСКИХ РЕСУРСОВ РАСТЕНИЙ

Научная статья

УДК 631.527.8

DOI: 10.30901/2227-8834-2023-2-52-65



Повышенная стабильность образцов овса, ячменя и пшеницы по массе 1000 зерен не связана с меньшей крупностью зерна

В. И. Полонский^{1,3}, А. В. Сумина^{1,2}, С. А. Герасимов⁴, А. А. Количенко⁵

¹ Красноярский государственный аграрный университет, Красноярск, Россия

² Хакасский государственный университет им. Н.Ф. Катанова, Абакан, Россия

³ Сибирский федеральный университет, Красноярск, Россия

⁴ Федеральный исследовательский центр «Красноярский научный центр Сибирского отделения Российской академии наук», Красноярский научно-исследовательский институт сельского хозяйства, Красноярск, Россия

⁵ Государственная комиссия Российской Федерации по испытанию и охране селекционных достижений, филиал по Красноярскому краю, Республике Хакасия и Республике Тыва, Красноярск, Россия

Автор, ответственный за переписку: Сергей Александрович Герасимов, g-s-a2009@yandex.ru

Актуальность. Информация о том, будет ли сопровождаться отбор на увеличение уровня стабильности сортов по массе 1000 зерен значимым изменением крупности зерна является важной и актуальной. Целью исследования является анализ связи между массой 1000 зерен сортов овса, ячменя и пшеницы, с одной стороны, и показателями их адаптивности по этому признаку – с другой.

Материал и методы. Изучали 10 сортов овса, 12 сортов образцов ячменя и 11 сортов пшеницы из коллекции ВИР. Растения выращивали в 2021 г. в пяти экологических пунктах, расположенных в Восточной Сибири (Красноярский край, Республика Хакасия и Республика Тыва). После уборки растений у каждого сорта измеряли массу 1000 зерен. По данному признаку определяли коэффициент экологической вариации C_v , показатель стрессоустойчивости d , параметр гомеостатичности $Ном$, показатель уровня и стабильности сорта ПУСС, показатель селекционной ценности сорта C_s .

Результаты и обсуждение. Установлено, что овес проявлял существенно меньшую пластичность и наиболее высокую стабильность по массе 1000 зерен. Наилучшими характеристиками адаптивности по массе 1000 зерен обладали сорта овса 'Аргумент' и 'Кросс', ячменя 'Красноярский 91' и 'Биом', сорта пшеницы 'Новосибирская 49' и 'Новосибирская 75'. Сорта овса 'Кросс' и 'Аргумент', а также сорт ячменя 'Биом' обладали одновременно наибольшей крупностью зерна и величиной параметров стабильности по данному признаку. Корреляция между крупностью зерна сортов овса и пшеницы и обоими показателями пластичности по этому признаку была отрицательной, а всеми параметрами стабильности – положительной, но для показателей ПУСС и C_s – существенной. В случае с ячменем корреляция между массой 1000 зерен и показателем пластичности d образцов по указанному признаку была отрицательной и существенной.

Заключение. Полученные результаты свидетельствуют, что при отборе овса, ячменя и пшеницы на повышенную стабильность по массе 1000 зерен крупность зерна снижаться не будет. Более того, она может иметь тенденцию роста.

Ключевые слова: *Avena sativa*, *Hordeum vulgare*, *Triticum aestivum*, образцы, оценка, адаптивность, пластичность, ранг

Благодарности: работа выполнена в рамках Государственного задания согласно тематическому плану по проекту № FWES-2021-0039 «Изучение, подбор генетического материала для создания новых адаптивных сортов и разработка технологий первичного и промышленного семеноводства новых сортов зерновых культур».

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

Для цитирования: Полонский В.И., Сумина А.В., Герасимов С.А., Количенко А.А. Повышенная стабильность образцов овса, ячменя и пшеницы по массе 1000 зерен не связана с меньшей крупностью зерна. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2023;184(2):52-65. DOI: 10.30901/2227-8834-2023-2-52-65

STUDYING AND UTILIZATION OF PLANT GENETIC RESOURCES

Original article

DOI: 10.30901/2227-8834-2023-2-52-65

Higher stability of oat, barley and wheat accessions in their 1000 grain weight is not associated with a smaller grain size

Vadim I. Polonsky^{1,3}, Alena V. Sumina^{1,2}, Sergey A. Gerasimov⁴, Aleksandr A. Kolichenko⁵

¹ Krasnoyarsk State Agrarian University, Krasnoyarsk, Russia

² Khakassian State University named after N.F. Katanov, Abakan, Russia

³ Siberian Federal University, Krasnoyarsk, Russia

⁴ Krasnoyarsk Science Center of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Krasnoyarsk Research Institute of Agriculture, Krasnoyarsk, Russia

⁵ State Commission of the Russian Federation for Testing and Protection of Breeding Achievements, Branch for Krasnoyarsk Territory, the Republic of Khakassia, and the Republic of Tyva, Krasnoyarsk, Russia

Corresponding author: Sergey A. Gerasimov, g-s-a2009@yandex.ru

Background. It is important and relevant to know whether the selection among cultivars for increased stability in the weight of 1000 grains involves a significant change in grain size. The aim of the study was to analyze the relationship between the 1000 grain weight in oat, barley and wheat accessions, on the one hand, and their adaptability indicators for this trait, on the other.

Material and methods. The studied material included 10 cultivars of oat, 12 of barley, and 11 of wheat from the VIR collection. Plants were grown in 2021 at five different sites over Eastern Siberia (Krasnoyarsk Territory, and the Republic of Khakassia and Tyva). After harvesting, the weight of 1000 grains was measured for each cultivar. The coefficient of environmental variation (Cv), stress tolerance index (d), homeostasis parameter (Hom), stability level index (CSL), and breeding value index (Cs) were determined to assess the cultivars for the analyzed character.

Results. Oat cultivars exhibited significantly lower plasticity and higher stability in their 1000 grain weight. The best adaptability characteristics were recorded for oat cvs. 'Argument' and 'Kross', barley cvs. 'Krasnoyarsky 91' and 'Biom', and wheat cvs. 'Novosibirskaya 49' and 'Novosibirskaya 75'. Cvs. 'Kross' and 'Argument' (oat). and 'Biom' (barley) had the largest grain size and maximum values of the character's stability parameters. Correlations of oat and wheat grain size with both plasticity indices were negative, and positive with all stability parameters, being significant for CSL and Cs. In the case of barley cultivars, the correlation between the weight of 1000 grains and the plasticity index was negative and statistically significant.

Conclusion. The results demonstrate that when selecting oat, barley and wheat for increased stability of their 1000 grain weight, the grain size will not decrease. Moreover, it may have a tendency to increase.

Keywords: *Avena sativa*, *Hordeum vulgare*, *Triticum aestivum*, assessment, adaptability, plasticity, rank

Acknowledgements: the work was done within the framework of the state task according to the thematic plan under Project No. FWES-2021-0039 "Studying and selection of genetic material to produce new adaptable cultivars and development of technologies for initial and industrial seed production of new cereal crop cultivars".

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

For citation: Polonsky V.I., Sumina A.V., Gerasimov S.A., Kolichenko A.A. Higher stability of oat, barley and wheat accessions in their 1000 grain weight is not associated with a smaller grain size. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2023;184(2):52-65. DOI: 10.30901/2227-8834-2023-2-52-65

Введение

В связи с происходящим сегодня реальным изменением климата на планете, а также для территорий с резко континентальными погодными условиями, к которым относится Восточная Сибирь, актуально наличие сортов сельскохозяйственных культур, проявляющих не только высокую продуктивность и качество урожая, но и повышенную стабильность хозяйственно полезных признаков. Для указанного региона основными являются зерновые культуры, среди которых к приоритетным относятся яровые пшеница, овес и ячмень, в зерне которых содержится значительное количество биологически активных веществ, полезных для здоровья человека (Polonskiy et al., 2019; Loskutov, Khlestkina, 2021; Polonskiy et al., 2021; Shvachko et al., 2021; Shewry et al., 2022).

В настоящее время стратегия селекции зерновых культур, в том числе пшеницы, овса и ячменя, направлена на реализацию потенциала как величины урожая, так и его стабильности. В литературе имеются многочисленные данные об адаптивности различных сортов этих видов по величине урожайности (Gómez-Vecerra et al., 2006; Volkova, Shchennikova, 2020; Yusova et al., 2020). Описаны результаты, дающие косвенное подтверждение как повышению уровня урожайности сортов зерновых культур при селекции на повышенный уровень стабильности по данному признаку, так и его снижению. В пользу первого говорят отмеченные существенные корреляционные связи между средней урожайностью образцов ячменя и показателями их пластичности (отрицательные) и стабильности (положительные) по этому признаку для условий Северного Зауралья (Tetyannikov, Vome, 2021). В пользу второго свидетельствуют данные выполненных опытов с яровой пшеницей, в которых показана отрицательная взаимосвязь между средней величиной урожайности зерна и ее стабильностью в разных условиях выращивания (Du et al., 2020).

Высокая изменчивость степени выполненности зерна является основным источником неопределенности для его переработчиков и фермеров. Понимание механизмов, регулирующих массу зерна в стрессовых условиях, и наличие информации о потенциальных высокоадаптивных источниках поможет селекционерам повысить стабильность вновь создаваемых сортов по крупности зерна. Подчеркнем, что результатов, посвященных исследованию адаптивности образцов зерновых культур по отдельным элементам продуктивности, в частности по массе 1000 зерен, опубликовано сравнительно небольшое количество (Aniskov, Safonova, 2020; Goncharenko et al., 2020; Nikolaev et al., 2019; Serebrennikov, 2020; Tulyakova et al., 2021; Vahamidis et al., 2022). Представляется важной информация о том, будет ли сопровождаться отбор на повышение уровня стабильности сортов пшеницы, овса и ячменя по крупности зерна существенным изменением величины данного признака. В этом плане отметим недавно вышедшую работу (Polonskiy et al., 2022a), в которой для голозерного овса, выращенного в одном географическом пункте в течение трех лет, найдены сильные существенные корреляционные связи между средними величинами массы 1000 зерен образцов и значениями параметров их пластичности (отрицательная корреляция) либо показателей их стабильности (положительная корреляция) по данному физическому признаку зерна.

Сегодня на актуальный для практики вопрос, каков существующий риск получения форм пшеницы, овса и ячменя с зерном меньшей крупности при селекции этих культур на повышенную стабильность по массе 1000 зерен, однозначного и четкого ответа пока нет. Сведений о возможной корреляционной связи между массой зерновки указанных культур и стабильностью проявления этого ценного признака в различных климатических (пункт) и погодных (год) условиях их выращивания в доступной научной литературе нам встретить не удалось.

Целью исследования является анализ связи между массой 1000 зерен сортов овса, ячменя и пшеницы, с одной стороны, и показателями их адаптивности по этому признаку – с другой.

Материалы и методы

В качестве объекта изучения использовали 10 сортов овса, 12 ячменя и 11 сортов пшеницы из коллекции Федерального исследовательского центра Всероссийского института генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова (ВИР). Зерновые культуры выращивали в соответствии с Методикой государственного сортоиспытания сельскохозяйственных культур (Methodology of state crop..., 1989) в 2021 г. в пяти экологических пунктах, расположенных в Восточной Сибири на выщелоченных черноземах. Учетная площадь делянок – 25 м², повторность четырехкратная. Норма высева семян овса и ячменя – 5,0 млн всхожих семян на 1 га, пшеницы – 6,0 млн. Указанный дизайн эксперимента использовали исходя из литературных данных (Nettevich et al., 1985), согласно которым для повышения точности оценки по показателям адаптивности ее рекомендуется проводить параллельно в нескольких пунктах. Экологические пункты представляли собой поля государственных сортоучастков: Каратузского, Краснотуранского и Назаровского ГСУ (Красноярский край), Бейского ГСУ (Республика Хакасия) и Пий-Хемского ГСУ (Республика Тыва).

После уборки растений у каждого сорта измеряли массу 1000 зерен согласно ГОСТ 12042-80 (GOST 12042-80..., 2011). Повторность анализов трехкратная. По данному хозяйственно ценному признаку определяли 2 показателя пластичности и 3 параметра стабильности всех образцов. Они включали коэффициент экологической вариации Cv (Dospikhov, 1985), показатель стрессоустойчивости d (Rosielle, Hemblin, 1981), параметр гомеостатичности Hom (Hangildin, Litvinenko, 1981), показатель уровня и стабильности сорта ПУСС (Nettevich et al., 1985), показатель селекционной ценности сорта Cs (Hangildin, Litvinenko, 1981).

В работе использовали прием ранжирования образцов по уровню их адаптивности. Для определения последнего вычисляли суммы рангов в соответствии с применяемым в данном исследовании критерием оценки адаптивности сортов овса, ячменя и пшеницы, заключающимся в наименьшей изменчивости уровня изучаемой физической характеристики зерна по географическим пунктам выращивания. Высшие ранги присваивали сортам с минимальными значениями показателей пластичности Cv, d и наибольшими значениями параметров стабильности Hom, ПУСС, Cs.

Статистическую обработку данных проводили с помощью стандартных компьютерных программ Microsoft Excel. Достоверность результатов оценивали по *t*-критерию при $p \leq 0,05$.

Результаты

В таблице 1 приведены средние значения гидротермического коэффициента по месяцам вегетационного периода в пяти экологических пунктах выращивания исследуемых зерновых культур. Можно видеть, что наиболее близкие усредненные значения ГТК за вегетационный период среди пунктов (1,35–1,38) были характерны для Назаровского и Бейского ГСУ.

Таблица 1. Значения ГТК по месяцам вегетационного периода 2021 года в пяти пунктах Восточной Сибири
Table 1. HTC values by months during the 2021 growing season at five sites in Eastern Siberia

Месяц / Month	Значение ГТК по пунктам (ГСУ) / HTC values for five sites				
	1*	2	3	4	5
Май / May	2,6	1,3	1,6	1,6	1,9
Июнь / June	2,1	2,5	1,9	1,4	1,2
Июль / July	1,6	1,1	0,8	1,4	1,6
Август / August	1,0	1,5	1,2	1,0	1,4
Среднее / Mean	1,83	1,60	1,38	1,35	1,53

Примечание: * 1 – Каратузский ГСУ; 2 – Краснотуранский ГСУ; 3 – Назаровский ГСУ; 4 – Бейский ГСУ; 5 – Пий-Хемский ГСУ

Note: * 1 – Karatuzsky State Variety Trial Site (SVTS); 2 – Krasnoturansky SVTS; 3 – Nazarovsky SVTS; 4 – Baysky SVTS; 5 – Piy-Khemsky SVTS

Средние данные по результатам выполненных измерений массы 1000 зерен сортов овса, ячменя и пшеницы, выращенных на территориях Красноярского края, Республики Хакасии и Республики Тыва, представлены в таблице 2. Наблюдается четкое влияние экологических условий на изучаемый признак зерновых культур: минимальное значение массы 1000 зерен было характерно при исследовании ячменя и пшеницы в Пий-Хемском ГСУ, а овса, кроме того, и в Каратузском ГСУ; наибольшая крупность зерна у ячменя и пшеницы была зарегистрирована в Бейском ГСУ, а таковая у овса – в Бейском и Назаровском ГСУ. Различия в усредненной массе 1000 зерен для образцов овса и ячменя были существенными между контрастными пунктами выращивания (Пий-Хемский ГСУ – Бейский ГСУ) или даже между всеми пунктами выращивания в случае с пшеницей. Выполненные расчеты коэффициентов корреляции между усредненным значением ГТК за вегетационный период и массой 1000 зерен по пунктам исследования и видам показали наличие средней и сильной отрицательной связи: $-0,815$ (овес), $-0,597$ (ячмень), $-0,508$ (пшеница).

Генотипические различия в массе 1000 зерен также имели место, наибольшие уровни указанной физической характеристики зерна наблюдались у сортов овса 'Аргумент', 'Иртыш 33' и 'Кросс', сортов ячменя 'Биом' и 'Эней Уа', а также сортов пшеницы 'Алтайская 70' и 'Новосибирская 49' (табл. 2).

Результаты найденных показателей адаптивности сортов овса, ячменя и пшеницы по массе 1000 зерен приведены в таблице 3. Из них следует, что средние значения параметров пластичности, характерные для сортов овса, были ниже, чем аналогичные для ячменя и пшеницы. И наоборот, средние величины показателей стабильности сортов овса превосходили таковые образцов и ячменя, и пшеницы. Подчеркнем, что почти по всем параметрам адаптивности различия между видами были статистически значимыми.

Если рассмотреть сортовую специфичность в уровне адаптивности, то среди овсов по показателям пластичности уверенно лидировали сорта 'Кросс' и 'Саян', а по стабильности – сорта 'Кросс' и 'Аргумент'. Что касается ячменя, то минимальная величина пластичности была зафиксирована у сорта 'Красноярский 91', а максимальными значениями стабильности характеризовался стандарт 'Биом'. Среди пшениц по параметрам пластичности положительно отличался сорт 'Новосибирская 75', а наи-

большие значения показателей стабильности были отмечены у сорта 'Новосибирская 49'. Подчеркнем, что из сортов овса одновременно и минимальной пластичностью, и максимальной стабильностью по массе 1000 зерен обладал 'Кросс'. Среди ячменей и пшениц подобных сортов обнаружено не было.

На основании полученной сортами минимальной суммы рангов (табл. 4) следует заключить, что среди овсов по уровню адаптивности заметно опередили всех 'Аргумент' и 'Кросс'. Что касается сортов ячменя, то здесь по сумме рангов выделились 'Красноярский 91' и 'Биом', среди пшениц к лидерам следует отнести сорта 'Новосибирская 49' и 'Новосибирская 75'.

Анализ данных таблицы 4 позволяет говорить о совпадении результатов ранжирования сортов по их адаптивности по массе 1000 зерен, вычисленных на базе разных показателей пластичности и стабильности. Это подтверждается существенными значениями всех коэффициентов корреляции Спирмена между рангами по отдельным параметрам адаптивности и суммой рангов.

Рассмотрим возможную связь между средними значениями массы 1000 зерен сортов изучаемых культур, с одной стороны, и показателями их адаптивности, определенными по этому ценному признаку – с другой. Результаты выполненного корреляционного анализа представлены в таблице 5. Можно видеть, что для сортов овса и пшеницы связь между крупностью зерна и обоими показателями пластичности по данному признаку была отрицательной, а между всеми параметрами стабильности положительной. При этом для показателей ПУСС и Cs статистически доказана ее существенность. В случае с сортами ячменя полученные результаты довольно противоречивы. Несмотря на это, следует отметить, что корреляционная связь между массой 1000 зерен и показателем стрессоустойчивости d по указанному признаку была отрицательной и существенной.

Таблица 2. Значения массы 1000 зерен различных сортов овса, ячменя и пшеницы, выращенных в пяти пунктах Восточной Сибири**Table 2. 1000 grain weight values of various oat, barley and wheat cultivars grown at five sites in Eastern Siberia**

№ по каталогу ВИР / VIR catalogue No.	Название сорта / Cultivar name	Масса 1000 зерен по пунктам, г / 1000 grain weight by sites, g					Среднее / Mean
		1*	2	3	4	5	
Овес / Oat							
15008	Тубинский (ст.) / Tubinsky (ref.)	32,2	31,9	34,6	34,5	37,5	34,1
15013	Аргумент / Argument	40,1	42,3	38,9	41,1	36,2	39,7
-	Кросс / Kross	38,1	43,9	40,7	41,7	-	41,1
-	Радужный / Raduzny	34,0	36,8	40,6	38,0	38,9	37,7
14043	Саян / Sayan	35,1	37,1	38,4	37,5	32,8	36,2
-	Урал 2 / Ural 2	34,3	42,7	37,4	42,2	34,6	38,2
-	Браслет / Braslet	33,0	35,3	43,9	34,4	-	36,7
15335	Сиг / Sig	32,8	26,8	-	33,5	34,9	32,0
-	Иртыш 33 / Irtysh 33	36,1	44,7	41,4	43,4	33,3	39,8
-	Тобояк / Tobolyak	29,1	33,9	37,8	34,7	33,8	33,9
$x \pm S_x$		34,5 ± 1,0 а	37,5 ± 1,8 аб	39,3 ± 0,9 б	38,1 ± 1,2 б	35,3 ± 0,8 а	-
Ячмень / Barley							
30984	Биом (ст.) / Biom (ref.)	47,9	43,7	47,7	62,2	42,6	48,8
30201	Абалак / Abalak	42,3	49,2	42,3	59,1	39,7	46,5
30243	Ача / Acha	40,4	44,7	36,9	60,3	-	45,6
31198	Буян / Buyan	41,5	42,3	47,1	63,4	37,4	46,3
31586	Емеля / Emelya	31,6	41,7	46,6	44,2	31,8	39,2
31308	Красноярский 91 / Krasnoyarsky 91	32,5	42,2	39,4	46,3	34,5	39,0
31199	Оленек / Olenek	36,4	42,9	42,6	61,8	36,6	44,1
-	Такмак / Takmak	35,9	41,3	48,1	60,4	38,2	44,8
31604	Танай / Tanai	43,1	52,2	39,2	58,5	36,3	45,9
-	Эней Уа / Eney Ua	44,0	49,8	42,1	64,7	35,9	47,3
-	Тулунский янтарь / Tulunsky yantar	33,8	44,6	46,3	51,4	36,2	42,5
-	Дивный / Divny	38,9	51,7	42,3	58,0	33,3	44,8
$x \pm S_x$		39,0 ± 1,5 а	45,5 ± 1,2 б	43,4 ± 1,1 б	57,5 ± 1,9 в	36,6 ± 0,9 а	-

Таблица 2. Окончание

Table 2. The end

№ по каталогу ВИР / VIR catalogue No.	Название сорта / Cultivar name	Масса 1000 зерен по пунктам, г / 1000 grain weight by sites, g					Среднее / Mean
		1*	2	3	4	5	
Пшеница / Wheat							
64986	Алтайская 70 (ст.) / Altaiskaya 70 (ref.)	39,3	46,1	36,3	50,7	32,9	41,1
-	Даганская / Daganskaya	30,5	42,9	36,4	44,1	31,2	37,0
-	Ишимская 12 / Ishimskaya 12	30,9	41,8	33,7	46,5	32,3	37,0
-	Канская / Kanskaya	31,6	36,8	37,8	45,3	26,6	35,6
64986	Новосибирская 29 / Novosibirskaya 29	36,7	41,9	35,0	44,3	28,3	37,2
64988	Новосибирская 31 / Novosibirskaya 31	30,5	33,3	37,0	44,3	27,8	34,6
-	Новосибирская 41 / Novosibirskaya 41	31,7	37,9	33,2	44,6	28,8	35,2
-	Новосибирская 49 / Novosibirskaya 49	36,3	43,2	40,2	49,6	33,9	40,6
-	Новосибирская 75 / Novosibirskaya 75	30,2	38,2	39,1	44,5	32,5	36,9
65132	Памяти Вавенкова / Pamyati Vavenkova	34,2	39,4	32,5	49,1	29,9	37,0
-	Спектра / Spektra	32,8	42,0	36,3	44,9	30,2	37,2
$\bar{x} \pm S_x$		33,2 ± 0,9 а	40,3 ± 1,1 г	36,1 ± 0,7 в	46,2 ± 0,7 д	30,4 ± 0,7 б	-

Примечание: * 1 – Каратузский ГСУ; 2 – Краснотуранский ГСУ; 3 – Назаровский ГСУ; 4 – Бейский ГСУ; 5 – Пий-Хемский ГСУ; значения средних в колонках в пределах каждого вида с разными буквами различаются между собой существенно по *t*-критерию при $p \leq 0,05$

Note: * 1 – Karatuzsky State Variety Trial Site (SVTS); 2 – Krasnoturansky SVTS; 3 – Nazarovsky SVTS; 4 – Baysky SVTS; 5 – Piy-Khemsy SVTS; the values of the means in the columns within each species with different letters significantly differ according to the *t*-criterion at $p < 0.05$

Таблица 3. Показатели адаптивности по массе 1000 зерен сортов овса, ячменя и пшеницы, среднее по всем пяти пунктам Восточной Сибири**Table 3. Adaptability indicators for 1000 grain weight in oat, barley and wheat cultivars, average for all five sites in Eastern Siberia**

№ по каталогу ВИР / VIR catalogue No.	Название сорта / Cultivar name	Показатели адаптивности / Adaptability indicators				
		Cv, %	d	Hom	ПУСС, % / CSL, %	Cs
Овес / Oat						
15008	Тубинский (ст.) / Tubinsky (ref.)	6,7	-5,6	0,91	100,0	29,0
15013	Аргумент / Argument	5,8	-6,1	1,12	156,2	34,0
-	Кросс / Kross	5,8	-5,8	1,22	167,4	35,7
-	Радужный / Raduzny	6,6	-6,6	0,87	123,8	31,6
14043	Саян / Sayan	6,1	-5,6	1,06	123,5	30,9
-	Урал 2 / Ural 2	10,5	-8,4	0,43	79,9	30,7
-	Браслет / Braslet	13,4	-10,9	0,25	57,8	25,8
15335	Сиг / Sig	11,3	-8,1	0,35	52,1	24,6
-	Иртыш 33 / Irtysh 33	12,3	-11,4	0,28	76,7	29,6
-	Тоболяк / Tobolyak	9,1	-8,7	0,43	72,6	26,1
$\bar{x} \pm S_x$		8,8 ± 0,9 а	-7,7 ± 0,7 а	0,69 ± 0,12 а	101,0 ± 12,8 а	29,8 ± 1,1 а
Ячмень / Barley						
30984	Биом (ст.) / Biom (ref.)	16,0	-19,6	0,16	100,0	33,4
30201	Абалак / Abalak	17,0	-19,4	0,14	85,4	30,9
30243	Ача / Acha	22,6	-23,4	0,09	61,7	27,9
31198	Буян / Buyan	21,8	-26,0	0,08	66,0	27,3
31586	Емеля / Emelya	17,9	-15,0	0,15	57,6	26,6
31308	Красноярский 91 / Krasnoyarsky 91	14,4	-13,8	0,20	70,9	27,4
31199	Оленек / Olenek	23,6	-25,4	0,07	55,3	26,0
-	Такмак / Takmak	22,1	-24,5	0,08	61,0	28,3
31604	Танай / Tanai	20,3	-22,2	0,10	69,7	28,5
-	Эней Уа / Eney Ua	23,0	-28,8	0,07	65,3	26,2
9-	Тулу́нский янтарь / Tulunsky yantar	17,2	-17,6	0,14	70,5	27,9
-	Дивный / Divny	22,1	-24,7	0,08	61,0	25,7
$\bar{x} \pm S_x$		19,8 ± 0,9 б	-21,7 ± 1,3 б	0,11 ± 0,01 б	68,7 ± 3,6 б	28,0 ± 0,6 а

Таблица 3. Окончание

Table 3. The end

№ по каталогу ВИР / VIR catalogue No.	Название сорта / Cultivar name	Показатели адаптивности / Adaptability indicators				
		Cv, %	d	Hom	ПУСС, % / CSL, %	Cs
Пшеница / Wheat						
64986	Алтайская 70 (ст.) / Altaiskaya 70 (ref.)	17,8	-17,8	0,13	100,0	26,7
-	Даганская / Daganskaya	17,3	-13,6	0,16	83,4	25,6
-	Ишимская 12 / Ishimskaya 12	18,4	-15,6	0,13	78,4	24,6
-	Канская / Kanskaya	19,7	-18,7	0,10	67,8	20,9
64986	Новосибирская 29 / Novosibirskaya 29	16,9	-16,0	0,14	86,3	23,8
64988	Новосибирская 31 / Novosibirskaya 31	18,5	-16,5	0,11	68,2	21,7
-	Новосибирская 41 / Novosibirskaya 41	17,6	-15,8	0,13	74,2	22,7
-	Новосибирская 49 / Novosibirskaya 49	15,3	-15,7	0,17	113,5	27,7
-	Новосибирская 75 / Novosibirskaya 75	15,4	-14,3	0,17	93,2	25,0
65132	Памяти Вавенкова / Pamyati Vavenkova	20,5	-19,2	0,09	70,4	22,5
-	Спектра / Spektra	16,7	-14,7	0,15	87,3	25,0
$\bar{x} \pm S_x$		17,6 ± 0,5 в	-16,2 ± 0,5 в	0,14 ± 0,01 в	83,9 ± 4,3 в	24,2 ± 0,6 в

Примечание: значения средних с разными буквами в пределах одной колонки различаются между видами существенно по *t*-критерию при $p \leq 0,05$

Note: the values of the means with different letters within one column significantly differ between the species according to the *t*-criterion at $p < 0.05$

Таблица 4. Результаты ранжирования сортов овса, ячменя и пшеницы по показателям адаптивности по массе 1000 зерен, среднее по всем пяти пунктам Восточной Сибири**Table 4.** Results of the ranking of oat, barley and wheat cultivars according to their adaptability in 1000 grain weight, average for all five sites in Eastern Siberia

№ по каталогу ВИР / VIR catalogue No.	Название сорта / Cultivar name	Значения рангов / Rank values					Сумма рангов / Sum of ranks
		Cv, %	d	Hom	ПУСС, % / CSL, %	Cs	
Овес / Oat							
15008	Тубинский (ст.) / Tubinsky (ref.)	5	1,5	4	5	7	22,5
15013	Аргумент / Argument	1,5	4	2	2	2	11,5
-	Кросс / Kross	1,5	3	1	1	1	7,5
-	Радужный / Raduzny	4	5	5	3	3	20
14043	Саян / Sayan	3	1,5	3	4	4	15,5
-	Урал 2 / Ural 2	7	7	6,5	6	5	31,5
-	Браслет / Braslet	10	9	10	9	9	47
15335	Сиг / Sig	8	6	8	10	10	42
-	Иртыш 33 / Irtysh 33	9	10	9	7	6	41
-	Тоболяк / Tobolyak	6	8	6,5	8	8	36,5
Коэффициент корреляции Спирмена / Spearman's correlation coefficient		0,974*	0,831*	0,979*	0,957*	0,890*	-
Ячмень / Barley							
30984	Биом (ст.) / Biom (ref.)	2	5	2	1	1	11
30201	Абалак / Abalak	3	4	4,5	2	2	15,5
30243	Ача / Acha	10	7	7	8	5,5	37,5
31198	Буян / Буян	8	11	9	6	8	42
31586	Емеля / Emelya	5	2	3	11	9	30
31308	Красноярский 91 / Krasnoyarsky 91	1	1	1	3	7	13
31199	Оленек / Olenek	12	10	11,5	12	11	56,5
-	Такмак / Takmak	9	8	9	9,5	4	39,5
31604	Танай / Tanai	6	6	6	5	3	26
-	Эней Уа / Eney Ua	11	12	11,5	7	10	51,5
-	Тулунский янтарь / Tulunsky yantar	4	3	4,5	4	5,5	21
-	Дивный / Divny	7	9	9	9,5	12	46,5
Коэффициент корреляции Спирмена / Spearman's correlation coefficient		0,936*	0,857*	0,938*	0,833*	0,775*	-

Таблица 4. Окончание

Table 4. The end

№ по каталогу ВИР / VIR catalogue No.	Название сорта / Cultivar name	Значения рангов / Rank values					Сумма рангов / Sum of ranks
		Cv, %	d	Hom	ПУСС, % / CSL, %	Cs	
Пшеница / Wheat							
64986	Алтайская 70 (ст.) / Altaiskaya 70 (ref.)	7	9	7	2	2	27
-	Даганская / Dagan'skaya	5	1	3	6	3	18
-	Ишимская 12 / Ishim'skaya 12	8	4	7	7	6	32
-	Канская / Kanskaya	10	10	10	11	11	52
64986	Новосибирская 29 / Novosibirskaya 29	4	7	5	5	7	28
64988	Новосибирская 31 / Novosibirskaya 31	9	8	9	10	10	46
-	Новосибирская 41 / Novosibirskaya 41	6	6	7	8	8	35
-	Новосибирская 49 / Novosibirskaya 49	1	5	1,5	1	1	9,5
-	Новосибирская 75 / Novosibirskaya 75	2	2	1,5	3	4,5	13
65132	Памяти Вавенкова / Pamyati Vavenkova	11	11	11	9	9	51
-	Спектра / Spektra	3	3	4	4	4,5	18,5
Коэффициент корреляции Спирмена / Spearman's correlation coefficient		0,940*	0,813*	0,973*	0,898*	0,898*	-

Примечание: * значения коэффициентов ранговой корреляции Спирмена являются существенными по t -критерию при $p \leq 0,05$

Note: * the values of Spearman's rank correlation coefficients are statistically significant according to the t -criterion at $p < 0.05$

Таблица 5. Корреляционная связь между средней массой 1000 зерен сортов овса, ячменя и пшеницы и показателями их адаптивности по этому признаку в пяти пунктах Восточной Сибири

Table 5. Correlations between the average 1000 grain weight of oat, barley and wheat cultivars and their adaptability indicators for this character at five sites in Eastern Siberia

Вид зерновой культуры / Cereal crop species	Значения коэффициентов корреляции / Correlation coefficient values				
	Cv, %	d	Hom	ПУСС, % / CSL, %	Cs
Овес / Oat	-0,216	-0,007	0,369	0,634*	0,819*
Ячмень / Barley	0,376	-0,678*	-0,492	0,458	0,473
Пшеница / Wheat	-0,396	-0,033	0,416	0,871*	0,856*

Примечание: * значения коэффициентов корреляции существенны при $p \leq 0,05$

Note: * the values of the correlation coefficients are significant at $p < 0.05$

Обсуждение

При изучении влияния экологических условий выращивания на величину массы 1000 зерен было показано, что значение этого признака у ячменя и пшеницы было минимальным в условиях Пий-Хемского ГСУ (Республика Тыва), а овса, кроме того, и Каратузском ГСУ (Красноярский край). Зарегистрированный у всех культур однонаправленный эффект снижения крупности зерна на территории Тувы, вероятно, связан с повышенной степенью аридности климатических условий этих мест произрастания растений. Наибольшая масса 1000 зерен у ячменя и пшеницы была найдена при их выращивании в Бейском ГСУ, а таковая у овса – и в Бейском, и в Назаровском ГСУ. Зафиксированный результат можно объяснить наличием климатических условий последних двух пунктов, характеризующихся минимальной величиной ГТК за вегетационный период. Предполагается следующее из существования средней и сильной отрицательной корреляционной связи между усредненным значением ГТК за вегетационный период и массой 1000 зерен по пунктам исследования: $-0,815$ (овес), $-0,597$ (ячмень), $-0,508$ (пшеница). По-видимому, условия Бейского ГСУ с минимальным по сравнению со всеми пунктами значением ГТК за вегетационный период способствовали формированию у всех исследуемых культур максимально крупного зерна. Подчеркнем, что различия в усредненной массе 1000 зерен сортов, выращенных в различных экологических пунктах, были для большинства из них существенными.

В работе установлена сортовая специфика исследуемой физической характеристики зерна трех культур. Наибольшие значения массы 1000 зерен наблюдались у сортов овса 'Аргумент', 'Иртыш 33' и 'Кросс', сортов ячменя – 'Биом' и 'Эней Уа', а также сортов пшеницы 'Алтайская 70' и 'Новосибирская 49'.

Показано, что средние значения параметров пластичности, характерные для сортов овса, были существенно ниже, чем аналогичные для ячменя и пшеницы. И наоборот, средние величины показателей стабильности образцов овса статистически значимо превосходили таковые сортов и ячменя, и пшеницы. Следовательно, овес проявляет более высокий уровень адаптивности к экологическим факторам по сравнению с двумя другими зерновыми культурами. В литературе при сравнении адаптивности сортов овса и ячменя по массе 1000 зерен при проведении опытов в условиях Восточной Сибири была показана противоположная закономерность. Установлено, что параметры пластичности C_v и d для образцов ячменя имели меньшие значения, чем таковые у сортов овса, а показатели стабильности, наоборот, характеризовались более высокими величинами (Baykalova, Serebrennikov, 2020; Serebrennikov, 2020).

Исследование сортовой специфичности уровня адаптивности рассматриваемых культур по массе 1000 зерен позволило заключить, что среди овсов по минимальному значению показателей пластичности уверенно лидировали сорта 'Кросс' и 'Саян', а по максимальной величине параметров стабильности – соответственно сорта 'Кросс' и 'Аргумент'. Что касается ячменя, то наименьшая величина показателей пластичности была отмечена у сорта 'Красноярский 91', а наибольшими значениями параметров стабильности характеризовался стандарт 'Биом'. Среди пшениц по параметрам пластичности положительно отличался сорт 'Новосибирская 75', а наибольшие значения показателей стабильности были зафиксирова-

ны у сорта 'Новосибирская 49'. Подчеркнем, что из овсов наилучшими характеристиками адаптивности, то есть одновременно и минимальной пластичностью, и максимальной стабильностью по массе 1000 зерен, обладал сорт 'Кросс'. Среди ячменей и пшениц подобных образцов найдено не было. Сопоставление массы 1000 зерен сортов изучаемых культур с уровнем их адаптивности показало, что сорта овса 'Кросс' и 'Аргумент', а также сорт ячменя 'Биом' обладали одновременно наибольшей крупностью зерна и максимальной величиной параметров стабильности по данному признаку. Среди пшениц таких сортов обнаружить не удалось.

Выполненное ранжирование сортов и вычисление суммы рангов подтвердили полученные результаты по уровню адаптивности сортов овса, ячменя и пшеницы по массе 1000 зерен. В этом заметно опередили всех сорта овса 'Аргумент' и 'Кросс', ячменя 'Красноярский 91' и 'Биом', сорта пшениц 'Новосибирская 49' и 'Новосибирская 75'. Такая объективная оценка пластичности и стабильности исследуемых культур стала возможной благодаря наличию четкого совпадения результатов ранжирования сортов по их адаптивности, вычисленных на базе разных показателей пластичности и стабильности. Указанный факт статистически доказан наличием существенных значений коэффициентов ранговой корреляции Спирмена между рангами по отдельным параметрам адаптивности и суммой рангов. На основании последнего можно предположить, что практически все используемые в работе параметры адаптивности по массе 1000 зерен оценивают один и тот же сорт овса, ячменя и пшеницы практически одинаково. Другими словами, повышенный уровень пластичности образца предполагает наличие пониженной величины его стабильности и наоборот. Зарегистрированный эффект подтверждает полученный ранее в литературе результат для овса (Tulyakova et al., 2021), согласно которому показатель стабильности (Nom) отрицательно коррелирует с параметром пластичности (C_v).

Каким образом в контрастных по климатическим условиям географических пунктах обеспечивается стабильность сортов по массе 1000 зерен? В литературе на примере двурядного ячменя показано, что стабильность рассматриваемого ценного признака в разных условиях сохраняется за счет: а) регулирования количества завязываемых в колосе зерен, б) поддержания пропорций между различными классами крупности зерен. Размер зерна регулируется и числом зерен, и условиями формирования урожайности (Vahamidis et al., 2022). Полученные в этом исследовании результаты подтверждают следующую иерархию экологической пластичности: доля крупных зерен (% зерен $> 2,5$ мм) $>$ число зерен/м² $>$ потенциальная урожайность зерна $>$ число колосьев/м² $>$ масса 1000 зерен $>$ число зерен в колосе. Видно, что признак крупности зерна проявляет относительно малую пластичность. Выполненная авторами оценка взаимосвязи между массой 1000 зерен и различными классами размера зерна показала, что у ячменя наибольшая пластичность характерна для признака «доля крупных зерен».

В настоящей работе была изучена корреляционная связь между средними значениями массы 1000 зерен сортов овса, ячменя и пшеницы, с одной стороны, и показателями их адаптивности, определенными по этому признаку, – с другой. Установлено, что корреляционная связь между крупностью зерна сортов овса и пшеницы и обоими показателями пластичности по этому призна-

ку была отрицательной, а всеми параметрами стабильности – положительной. При этом для показателей ПУСС и Cs удалось доказать ее существенность. В случае с ячменем корреляция между массой 1000 зерен и одним из показателей пластичности (d) сортов по указанному признаку была отрицательной и существенной. Продемонстрированные результаты свидетельствуют в пользу того, что при отборе овса, ячменя и пшеницы на повышенную стабильность по массе 1000 зерен крупность зерна снижаться не будет. Более того, она может иметь тенденцию роста.

Для анализа полученных в настоящем исследовании результатов были выполнены следующие вычисления. (1) По данным, представленным авторами публикации (Baykalova, Serebrennikov, 2020), была определена связь между средним значением массы 1000 зерен у пленчатых сортов овса и показателями их адаптивности по этому признаку для условий Восточной Сибири. Найденная величина коэффициента корреляции признака крупности зерна с показателем уровня и стабильности сорта (ПУСС), равная $0,778 \pm 0,466$, указывала на тенденцию существования сильной положительной связи между ними. На это же указывало отрицательное значение одного из параметров пластичности (стрессоустойчивость d). (2) По нашим результатам (Polonsky et al., 2022b) была рассчитана величина параметра стабильности (селекционная ценность сорта Cs) по массе 1000 зерен для 24 сортов яровой пшеницы, которую выращивали в трех различных экологических пунктах Восточной Сибири. Полученное значение коэффициента корреляции между указанными параметрами оказалось существенным и равным $0,726 \pm 0,202$. При этом два показателя пластичности (коэффициент вариации Cv и стрессоустойчивость d) были отрицательными. (3) На основании информации, приведенной в другой работе (Nikolaev et al., 2019), посвященной изучению ярового пленчатого ячменя, была найдена слабая положительная связь между массой 1000 зерен, с одной стороны, и показателем стабильности (гомеостатичность Hom) – с другой, а также слабая отрицательная связь с параметром пластичности (стрессоустойчивость d). (4) По данным Н. И. Аниськова и И. В. Сафоновой (Aniskov, Safonova, 2020), было вычислено значение коэффициента корреляции между массой 1000 зерен и параметром уровня и стабильности сорта ПУСС для озимой ржи, которое было положительным и средним, равным $0,523 \pm 0,322$.

Таким образом, результаты выполненных расчетов, основанных на литературных экспериментальных данных, подтвердили полученный в настоящем исследовании эффект наличия минимального риска получения менее крупного зерна овса, ячменя и пшеницы при их отборе на повышенную стабильность по массе 1000 зерен.

Заключение

Наибольшая крупность зерна у овса, ячменя и пшеницы была найдена при их выращивании в Бейском ГСУ (Республика Хакасия), а наименьшая – в Пий-Хемском ГСУ (республика Тыва). Максимальные значения массы 1000 зерен отмечены у сортов овса 'Аргумент', 'Иртыш 33', 'Кросс', ячменя 'Биом' и 'Эней Уа', а также сортов пшеницы 'Алтайская 70' и 'Новосибирская 49'.

Показано, что в контрастных экологических условиях овес проявляет существенно более высокий уровень адаптивности по массе 1000 зерен в сравнении с ячменем и пшеницей. Наилучшими характеристиками адап-

тивности, то есть одновременно и минимальной пластичностью, и максимальной стабильностью по массе 1000 зерен, обладал сорт овса 'Кросс'. Сорта овса 'Кросс' и 'Аргумент', а также сорт ячменя 'Биом' демонстрировали одновременно наибольшую крупность зерна и максимальную величину параметров стабильности по данному признаку.

Установлено, что корреляционная связь между крупностью зерна сортов овса и пшеницы и обоими показателями пластичности по этому признаку была отрицательной, а всеми параметрами стабильности – положительной, причем для показателей ПУСС и Cs – существенной. В случае с ячменем корреляция между массой 1000 зерен и показателем пластичности d сортов по указанному признаку была отрицательной и существенной. Продемонстрированные результаты свидетельствуют в пользу того, что при отборе овса, ячменя и пшеницы на повышенную стабильность по массе 1000 зерен крупность зерна снижаться не будет. Более того, она может иметь тенденцию роста.

References / Литература

- Aniskov N.I., Safonova I.V. Comparative assessment of plasticity, stability and homeostasis based on '1000 grain weight' in winter rye cultivars developed at VIR. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2020;181(3):56-63. [in Russian] (Анисков Н.И., Сафонова И.В. Сравнительная оценка показателей пластичности, стабильности и гомеостатичности сортов озимой ржи селекции ВИР по признаку «масса 1000 зерен». *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2020;181(3):56-63). DOI: 10.30901/2227-8834-2020-3-56-63
- Baykalova L.P., Serebrennikov Yu.I. The plasticity and stability of spring oats in yield and the mass of and 1000 grains. *Bulletin of KrasGAU*. 2020;4(157):37-44. [in Russian] (Байкалова Л.П., Серебренников Ю.И. Пластичность и стабильность ярового овса по урожайности и массе 1000 зерен. *Вестник КрасГАУ*. 2020;4(157):37-44). DOI: 10.36718/1819-4036-2020-4-37-44
- Dospikhov B.A. Methodology of field trial (Metodika polevogo opyta). Moscow: Agropromizdat; 1985. [in Russian] (Доспехов Б.А. Методика полевого опыта. Москва: Агропромиздат; 1985).
- Du Y.L., Xi Y., Cui T., Anten N.P.R., Weiner J., Li X. et al. Yield components, reproductive allometry and the tradeoff between grain yield and yield stability in dryland spring wheat. *Field Crops Research*. 2020;257(10):107930. DOI: 10.1016/j.fcr.2020.107930
- Gómez-Becerra H.F., Morgounov A., Abugaliev A. Evaluation of grain yield stability, reliability and cultivar recommendations in spring wheat (*Triticum aestivum* L.) from Kazakhstan and Siberia. *Journal of Central European Agriculture*. 2006;7(4):649-659.
- Goncharenko A.A., Makarov A.V., Kuzmich M.A., Ermakov S.A., Semenova T.V., Tochilin V.N. et al. Assessment of ecological variability, stability and plasticity of varieties of winter rye on traits of quality of grain. *Russian Agricultural Sciences*. 2020;(4):3-9. [in Russian] (Гончаренко А.А., Макаров А.В., Кузьмич М.А., Ермаков С.А., Семенова Т.В., Точилин В.Н. и др. Оценка экологической устойчивости, стабильности и пластичности сортов озимой ржи по признакам качества зерна. *Российская сельскохозяйственная наука*. 2020;(4):3-9). DOI: 10.31857/S2500262720040018
- GOST 12042-80. Interstate standard. Seeds of farm crops. Methods of determination of 1000 seed weight. Moscow: Stan-

- dardinform; 2011. [in Russian] (ГОСТ 12042-80. Межгосударственный стандарт. Семена сельскохозяйственных культур. Методы определения массы 1000 семян. Москва: Стандартинформ; 2011). URL: <https://files.stroyinf.ru/Data2/1/4294838/4294838872.pdf> [дата обращения: 01.12.2022].
- Hangildin V.V., Litvinenko N.A. Homeostasis and adaptability of winter wheat cultivars (Gomeostatichnost i adaptivnost sortov ozimoyu pshenitsy). *Nauchno-tekhnicheskiy byulleten Vsesoyuznogo selekcionno-geneticheskogo instituta = Scientific and Technical Bulletin of the All-Union Institute of Breeding and Genetics*. 1981;1(39):8-14. [in Russian] (Хангильдин В.В., Литвиненко Н.А. Гомеостатичность и адаптивность сортов озимой пшеницы. *Научно-технический бюллетень Всесоюзного селекционно-генетического института*. 1981;1(39):8-14).
- Loskutov I.G., Khlestkina E.K. Wheat, barley, and oat breeding for health benefit components in grain. *Plants*. 2021;10(1):86. DOI: 10.3390/plants10010086
- Methodology of state crop variety trials. Second issue. Cereals, groats, legumes, maize, and fodder crops (Metodika gosudarstvennogo sortoispytaniya sel'skokhozyaystvennykh kultur. Vypusk vtoroy. Zernovye, krupyanye, zernobobovye, kukuruza i kormovye kultury). Moscow: Gosagroprom SSSR; 1989. [in Russian] (Методика государственного сортоиспытания сельскохозяйственных культур. Выпуск второй. Зерновые, крупяные, зернобобовые, кукуруза и кормовые культуры. Москва: Госагропром СССР; 1989).
- Nettevich E.D., Morgunov A.I., Maksimenko M.I. Improving the efficiency of spring wheat selection for stability, yield and quality of grain (Povysheniye effektivnosti otbora yarovoy pshenitsy na stabilnost, urozhaynost i kachestvo zerna). *Vestnik sel'skokhozyaystvennoy nauki = Bulletin of Agricultural Science*. 1985;(1):66-73. [in Russian] (Неттевич Э.Д., Моргунов А.И., Максименко М.И. Повышение эффективности отбора яровой пшеницы на стабильность, урожайность и качество зерна. *Вестник сельскохозяйственной науки*. 1985;(1):66-73).
- Nikolaev P.N., Yusova O.A., Aniskov N.I., Safonova I.V. Assessment of varieties of spring barley of selection of Omsk Agrarian Research Center for adaptivity of mass of 1000 grains. In: *International Scientific and Practical Conference "AgroSMART – Smart solutions for agriculture"*. Dubai: KnE Life Sciences; 2019. p.1232-1241. DOI: 10.18502/kl.v4i14.5721
- Polonskiy V.I., Gerasimov S.A., Sumina A.V., Zute S.A. Adaptive potential of oat accessions in the context of their chemical and physical grain characteristics. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2022a;183(1):57-75. [in Russian] (Полонский В.И., Герасимов С.А., Сумина А.В., Зюте С.А. Адаптивный потенциал образцов овса по химическим и физическим характеристикам зерна. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2022a;183(1):9-27). DOI: 10.30901/2227-8834-2022-1-57-75
- Polonskiy V.I., Surin N.A., Gerasimov S.A., Lipshin A.G., Sumina A.V., Zute S. The study of oat varieties (*Avena sativa* L.) of various geographical origin for grain quality and productivity. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2019;23(6):53-60. [in Russian] (Полонский В.И., Сурин Н.А., Герасимов С.А., Липшин А.Г., Сумина А.В., Зюте С. Изучение сортов овса (*Avena sativa* L.) различного географического происхождения по качеству зерна и продуктивности. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2019;23(6):683-690). DOI: 10.18699/VJ19.541
- Polonskiy V.I., Surin N.A., Gerasimov S.A., Lipshin A.G., Sumina A.V., Zute S.A. Evaluation of barley genotypes for the content of β -glucans in grain and other valuable features in Eastern Siberia. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2021;182(1):48-58. [in Russian] (Полонский В.И., Сурин Н.А., Герасимов С.А., Липшин А.Г., Сумина А.В., Зюте С.А. Оценка образцов ячменя на содержание β -глюканов в зерне и другие ценные признаки в условиях Восточной Сибири. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2021;182(1):48-58). DOI: 10.30901/2227-8834-2021-1-48-58
- Polonskiy V.I., Sumina A.V., Kolichenko A.A. Spring wheat accessions adaptability by productivity elements under the Yenisei Siberia conditions. *Bulletin of KrasGau*. 2022b;(3):30-37. [in Russian] (Полонский В.И., Сумина А.В., Количенко А.А. Адаптивность образцов яровой пшеницы по элементам продуктивности в условиях Приенисейской Сибири. *Вестник КрасГАУ*. 2022b;(3):30-37). DOI: 10.36718/1819-4036-2022-3-30-37
- Rosielle A.A., Hamblin J. Theoretical aspects of selection for yield in stress and non-stress environment. *Crop Science*. 1981;21(6):943-946. DOI: 10.2135/cropsci1981.0011183X002100060033x
- Serebrennikov Yu.I. Plasticity and stability of spring barley in terms of grain yield and weight of 1000 grains. *Bulletin of NSAU (Novosibirsk State Agrarian University)*. 2020;(2):50-59. [in Russian] (Серебренников Ю.И. Пластичность и стабильность ярового ячменя по урожаю зерна и массе 1000 зерен. *Вестник НГАУ (Новосибирский государственный аграрный университет)*. 2020;(2):50-59). DOI: 10.31677/2072-6724-2020-55-2-50-59
- Shewry P.R., Lovegrove A., Wingen L.U., Griffiths S. Opinion Exploiting genomics to improve the benefits of wheat: Prospects and limitations. *Journal of Cereal Science*. 2022;105:103444. DOI: 10.1016/j.jcs.2022.103444
- Shvachko N.A., Loskutov I.G., Semilet T.V., Popov V.S., Kovaleva O.N., Konarev A.V. Bioactive components in oat and barley grain as a promising breeding trend for functional food production. *Molecules*. 2021;26(8):2260. DOI: 10.3390/molecules26082260
- Tetyannikov N.V., Bome N.A. Analysis of the genotype \times 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. [in Russian] (Тетяников Н.В., Боме Н.А. Анализ взаимодействия «генотип \times 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
- Tulyakova M.V., Batalova G.A., Loskutov I.G., Permyakova S.V., Krotova N.V. Assessment of adaptability parameters in hulled oat germplasm accessions in terms of their yield in the environments of Kirov Province. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2021;182(1):72-79. [in Russian] (Тулякова М.В., Баталова Г.А., Лоскутов И.Г., Пермякова С.В., Кротова Н.В. Оценка адаптивных параметров коллекционных образцов овса пленчатого по урожайности в условиях Кировской области. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2021;182(1):72-79). DOI: 10.30901/2227-8834-2021-1-72-79
- Vahamidis P., Stefopoulou A., Kotoulas V., Bresta P., Nikolopoulos D., . Grain size variation in two-rowed malt barley under Mediterranean conditions: Phenotypic plasticity and relevant trade-offs. *Field Crops Research*. 2022;279:108454. DOI: 10.1016/j.fcr.2022.108454

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

Yusova O.A., Nikolaev P.N., Bendina Y.B., Safonova I.V., Aniskov N.I. Stress resistance in barley cultivars of various

agroecological origin under extreme continental climate conditions. *Proceedings on Applied botany, Genetics and Breeding*. 2020;181(4):44-55. [in Russian] [Юсова О.А., Николаев П.Н., Бендина Я.Б., Сафонова И.В., Анисков Н.И. Стрессоустойчивость сортов ячменя различного агроэкологического происхождения для условий резко континентального климата. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2020;181(4):44-55]. DOI: 10.30901/2227-8834-2020-4-44-55

Информация об авторах

Вадим Игоревич Полонский, доктор биологических наук, профессор, Красноярский государственный аграрный университет, 660049 Россия, Красноярск, пр. Мира, 90, Сибирский федеральный университет, 660062 Россия, Красноярск, пр. Свободный, 79, vadim.polonskiy@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-7183-0912>

Алена Владимировна Сумина, кандидат сельскохозяйственных наук, доцент, Красноярский государственный аграрный университет, 660049 Россия, Красноярск, пр. Мира, 90, Хакасский государственный университет им. Н.Ф. Катанова, 655017 Россия, Абакан, ул. Ленина, 90, alenasumina@list.ru, <https://orcid.org/0000-0002-0466-6833>

Сергей Александрович Герасимов, кандидат сельскохозяйственных наук, ведущий научный сотрудник, заведующий лабораторией, Федеральный исследовательский центр «Красноярский научный центр Сибирского отделения Российской академии наук», Красноярский научно-исследовательский институт сельского хозяйства – обособленное подразделение ФИЦ КНЦ СО РАН, 660041 Россия, Красноярск, пр. Свободный, 66, g-s-a2009@yandex.ru, <https://orcid.org/0000-0003-1273-3212>

Александр Александрович Количенко, директор, Государственная комиссия Российской Федерации по испытанию и охране селекционных достижений, филиал по Красноярскому краю, Республике Хакасия и Республике Тыва, 660001 Россия, Красноярск, ул. Советская, 21, inspectorate24@yandex.ru, <https://orcid.org/0000-0001-9826-7210>

Information about the authors

Vadim I. Polonsky, Dr. Sci. (Biology), Professor, Krasnoyarsk State Agrarian University, 90 Mira Ave., Krasnoyarsk 660049, Russia, Siberian Federal University, 79 Svobodny Ave., Krasnoyarsk 660041, Russia, vadim.polonskiy@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-7183-0912>

Alena V. Sumina, Cand. Sci. (Agriculture), Associate Professor, Krasnoyarsk State Agrarian University, 90 Mira Ave., Krasnoyarsk 660049, Russia, Khakassian State University named after N.F. Katanov, 90 Lenina Ave., Abakan 655000, Russia, alenasumina@list.ru, <https://orcid.org/0000-0002-0466-6833>

Sergey A. Gerasimov, Cand. Sci. (Agriculture), Leading Researcher, Head of a Laboratory, Krasnoyarsk Science Center of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Krasnoyarsk Research Institute of Agriculture, a subdivision of the KSC SB RAS, 66 Svobodny Ave., Krasnoyarsk 660041, Russia, g-s-a2009@yandex.ru, <https://orcid.org/0000-0003-1273-3212>

Aleksandr A. Kolichenko, Director, State Commission of the Russian Federation for Testing and Protection of Breeding Achievements, Branch for Krasnoyarsk Territory, the Republic of Khakassia, and the Republic of Tyva, 21 Sovetskaya St., Krasnoyarsk 660001, Russia, inspectorate24@yandex.ru, <https://orcid.org/0000-0001-9826-7210>

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

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

Конфликт интересов: авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

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

Статья поступила в редакцию 23.09.2022; одобрена после рецензирования 18.01.2023; принята к публикации 01.06.2023. The article was submitted on 23.09.2022; approved after reviewing on 18.01.2023; accepted for publication on 01.06.2023.

ИЗУЧЕНИЕ И ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ГЕНЕТИЧЕСКИХ РЕСУРСОВ РАСТЕНИЙ

Научная статья
УДК 631.527.14
DOI: 10.30901/2227-8834-2023-2-66-75



Эффективность использования некоторых критериев определения адаптивности на примере сортов озимой ржи

И. В. Сафонова, Н. И. Аниськов

*Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений
имени Н.И. Вавилова, Санкт-Петербург, Россия*

Автор, ответственный за переписку: Ирина Владимировна Сафонова, i.safonova@vir.nw.ru

Актуальность. Для большинства регионов России озимая рожь является незаменимым хлебным и кормовым злаком. В последнее время посевы озимой ржи сокращаются. Улучшить это положение возможно за счет создания сортов, обеспечивающих стабильно высокую продуктивность зерна в различных условиях выращивания. Поэтому измерение уровня адаптивности урожайности в разных математических величинах с использованием разнообразных методов – настоятельная необходимость.

Материалы и методы. Для объективной оценки сортов озимой ржи были рассчитаны и проанализированы параметры адаптивности: коэффициент интенсивности (И) и величина устойчивости индекса стабильности (У) по Удачину, Головченко; индекс стабильности (ИС) по Хангильдину; широта ареала (Jsp) по Eberhart, Russell; селекционная ценность (Sc) по Хангильдину; коэффициент отзывчивости (Кр.) по Зыкину; генотипический эффект (Ei) по Гурьеву; коэффициент выравненности (В) по Доспехову; коэффициент мультипликативности (КМ) по Драгавцеву; эффект реакции (Эр.) по Новохатину. Полевые опыты и изучение 8 сортов озимой ржи проводили согласно методическим указаниям ВИР в 2012–2017 гг.

Результаты и заключение. Выявлено значительное варьирование урожайности зерна, которое обусловлено высокой долей вклада фактора «год» – 79,4%. Лучшие условия для формирования высокой урожайности складывались в 2012 (6,2 т/га) и 2015 г. (6,6 т/га). Анализ шестилетней средней урожайности показал, что сорта 'Рушник 2' (к-11820), 'Берегиня' (к-11822), 'Новая Эра' (к-11814) превысили 'Ильмень' (к-11000) на 5–22%. Показано, что из десяти примененных показателей необходимо отметить коэффициент мультипликативности (КМ), величину устойчивости индекса стабильности (У), показатель селекционной ценности (Sc), эффект реакции сорта (Эр.), показатель широты ареала (Jsp), которые более достоверно устанавливают уровень адаптивности сорта. Высокоадаптивными из проанализированного набора сортов являются сорта 'Новая Эра', 'Янтарная' (к-11804), 'Берегиня', 'Вавиловская'.

Ключевые слова: экологическая пластичность, изменчивость, мультипликативность, ранг, индекс условий, генотипический эффект, урожайность, ареал распространения

Благодарности: работа выполнена в рамках государственного задания согласно тематическому плану ВИР по проекту № 0481-2022-0001 «Структурирование и раскрытие потенциала наследственной изменчивости мировой коллекции зерновых и крупяных культур ВИР для развития оптимизированного генбанка и рационального использования в селекции и растениеводстве».

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

Для цитирования: Сафонова И.В., Аниськов Н.И. Эффективность использования некоторых критериев определения адаптивности на примере сортов озимой ржи. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2023;184(2):66-75. DOI: 10.30901/2227-8834-2023-2-66-75

STUDYING AND UTILIZATION OF PLANT GENETIC RESOURCES

Original article

DOI: 10.30901/2227-8834-2023-2-66-75

The effectiveness of using some criteria for determining adaptability on the example of winter rye cultivars

Irina V. Safonova, Nikolay I. Aniskov

*N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, St. Petersburg, Russia***Corresponding author:** Irina V. Safonova, i.safonova@vir.nw.ru

Background. For most regions of Russia, winter rye is an indispensable grain and fodder cereal. Recently, winter rye crops have been declining. It is possible to improve this situation by releasing cultivars that ensure consistently high grain productivity under various growing conditions. Therefore, measuring the level of adaptability for yields in different mathematical quantities using a variety of methods is an urgent need.

Materials and methods. For an unprejudiced assessment of winter rye cultivars, the following adaptability parameters were calculated and analyzed: the intensity coefficient (I) and constancy of the stability index (Y) according to Udachin and Golovchenko; stability index (IS) according to Hangildin; range breadth (Jsp) according to Eberhart and Russell; breeding value (Sc) according to Hangildin; responsiveness coefficient (Cr.) according to Zykin; genotypic effect (Ei) according to Guryev; equalization coefficient (B) according to Dospikhov; multiplicativity coefficient (KM) according to Dragavtsev; and reaction effect (Er.) according to Novokhatin. Field experiments and the study of 8 winter rye cultivars were carried out according to VIR's guidelines in 2012–2017.

Results and conclusion. A significant variation was found in grain yield; it was induced by the high contribution of the “year” factor (79.4%). The best conditions for higher yields were formed in 2012 and 2015. An analysis of the six-year average yield showed that cvs. ‘Rushnik 2’, ‘Bereginya’, and ‘Novaya Era’ exceeded ‘Ilmen’ by 5–22%. It was shown that among the selected ten indicators, worth attention were the multiplicativity coefficient, the stability index, the breeding value index, the reaction effect of a cultivars, and the range breadth index: they established the adaptability level of a cultivar with higher statistical significance. Cvs. ‘Novaya Era’, ‘Yanrarnaya’, ‘Bereginya’, and ‘Vavilovskaya’ from the analyzed set demonstrated high adaptability.

Keywords: environmental plasticity, variability, multiplicativity, rank, index of conditions, genotypic effect, yield, area of distribution

Acknowledgements: the research was performed within the framework of the state task according to the theme plan of VIR, Project No. 0481-2022-0001 “Structuring 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”.

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

For citation: Safonova I.V, Aniskov N.I. The effectiveness of using some criteria for determining adaptability on the example of winter rye cultivars. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2023;184(2):66-75. DOI: 10.30901/2227-8834-2023-2-66-75

Введение

В России озимая рожь обладает высокой способностью использовать природно-климатические ресурсы зоны для получения высокой продуктивности. Она способна произрастать в неблагоприятных условиях выращивания и позволяет получать качественную, дешевую продукцию. Рожь – культура с высоким потенциалом урожайности, высокая адаптивность которой позволяет давать хорошие урожаи на почвах с низким уровнем плодородия (Goncharenko, 2014). В 2018 г., по данным Росстата, площадь посева составляла 980,0 тыс. га. Валовой сбор ржи в 2019 г. составил 1429 тыс. тонн, что на 25,4% меньше чем в 2018 г. Это положение связано со снижением площади посева (на 13,0%) и с низкой урожайностью из-за погодных условий (Rye cropping areas..., 2019).

В связи с резким уменьшением площади посева, валовых сборов и урожайности новые сорта, наряду с высокой продуктивностью, должны иметь устойчивость к отрицательным условиям возделывания, то есть быть способными обеспечить высокую стабильность урожая. Многочисленными исследованиями отечественных и зарубежных авторов установлено, что урожайность – это наследуемый признак, который имеет полигенную систему и, несмотря на это, подвержен большой изменчивости в зависимости от метеорологических условий, минерального питания, предшественника и других не менее важных факторов. Создаваемые сорта чаще не требуются производством не из-за сниженного уровня потенциала продуктивности, а вследствие недостаточной экологической стабильности. На этапе подбора сорта определяющими признаками являются урожайность и возможность выращивания в разных почвенно-климатических условиях, устойчивость к болезням, вредителям и сорнякам, морозо- и зимостойкость, засухоустойчивость, устойчивость к полеганию, то есть приспособительные адаптивные возможности сорта к неблагоприятным условиям возделывания.

Адаптивные свойства и устойчивость к основным стрессовым факторам окружающей среды имеют самое большое значение в получении высокой и стабильной урожайности. Причем следует иметь в виду, что при равной урожайности преимущество будет иметь сорт с максимальной экологической приспособленностью (Utkina, Kedrova, 2018; Aniskov, Safonova, 2020). В соответствии с большим научно-практическим значением определения стабильности и пластичности предлагаемых производству сортов и популяций постоянно увеличивается количество подходов к оценкам этих свойств, возрастают различия в объяснении значений вычисляемых величин, что вызывает определенную трудность для ученых при выборе способов расчета. Разная биологическая трактовка одного и того же статистического показателя снижает эффективность использования.

Для интерпретации результатов испытаний и отбора перспективных фенотипов по многолетним данным в настоящее время предложены разные способы определения приспособительных возможностей, позволяющие оценить специфику проявления генотипических способностей статистическими величинами. Исследования, направленные на поиск более информативных методов оценки генотипа, показали, что не существует универсального показателя, способного оценить адаптивность сорта, и наиболее эффективным является использование комплекса приемов (Shakirzyanov et al., 2010).

Цель исследования – определить рациональное использование разноплановых статистических методов вычисления уровня адаптивности урожайности и выявить сорта ржи, сочетающие продуктивность и устойчивость в контрастных условиях.

Материалы и методы

Экспериментальная работа проведена в 2012–2017 гг. на опытных полях научно-производственной базы (НПБ) «Пушкинские и Павловские лаборатории ВИР». Материалом для изучения служили сорта 'Ильмень' (к-11000, стандарт), 'Красноярская универсальная' (к-11818), 'Берегиня' (к-11822), 'Ника 3' (к-11823), 'Новая Эра' (к-11814), 'Рушник 2' (к-11820), 'Вавиловская' (к-11819), 'Янтарная' (к-11804) озимой ржи (*Secale cereale* L. var. *vulgare* Koern.).

Почвы опытного участка дерново-подзолистые, легкосуглинистые, супесчаные, хорошо или средне окультуренные, с нейтральной или слабокислой реакцией, предшественник – пар. Образцы сеяли селекционной сеялкой из расчета 400 всхожих зерен на 1 м² в двукратной повторности в оптимальные для озимой ржи сроки. Уборка проводилась в фазу полной спелости. Фенологические наблюдения, оценки и учеты проводили в соответствии с методическими указаниями ВИР (Kobylyansky et al., 2015).

Во время полевого изучения с 2012 по 2017 г., по данным гидрометеорологического центра, наблюдалось варьирование погодных условий (рис. 1).

Благодаря оптимальным климатическим условиям, сложившимся в 2012, 2015 г. по осадкам и сумме активных температур, опытные образцы сформировали хороший урожай зерна. Значительные различия метеорологических условий по годам способствовали резкому варьированию урожайности зерна, что позволило выделить наиболее ценные генотипы ржи, приспособленные к климатическим условиям Северо-Западного региона.

Для объективной оценки сортов озимой ржи были рассчитаны и проанализированы параметры адаптивности, а именно: коэффициент интенсивности (И) и величина устойчивости индекса стабильности (У) по Р. А. Удачину, А. П. Головченко (Udachin, Golovchenko, 1990); индекс стабильности (ИС) вычисляли по В. В. Хангильдину (Hangildin, Asfondiyarova, 1977); широту ареала (Jsp) – по методике S. A. Eberhart, W. A. Russell (Eberhart, Russell, 1966); селекционную ценность (Sc) – по В. В. Хангильдину (Hangildin, 1979); коэффициент отзывчивости (Кр.) – по В. А. Зыкину (Zykin et al., 1984); генотипический эффект (Ei) – по Б. П. Гурьеву (Guryev et al., 1991), коэффициент выравненности (В) – по Б. А. Доспехову (Dospikhov, 2011); коэффициент мультипликативности (КМ) – по В. А. Драгавцеву (Dragavtsev et al., 1984); эффект реакции (Эр.) – по В. В. Новохатину (Novokhatin, 2019).

Результаты и обсуждение

Основной характеристикой достоинства сорта выступает урожайность как результат компромисса между продуктивностью и приспособленностью к меняющимся условиям возделывания. За шесть лет исследования установлено, что варьирования урожайности по годам находится в пределах от 3,3 т/га в 2013 г. до 6,6 т/га в 2015 г. Разница продуктивности по годам составила 3,3 т/га. Наиболее низкая урожайность (2,2 т/га) была выявлена у сорта 'Рушник 2' в 2013 г., высокая уро-

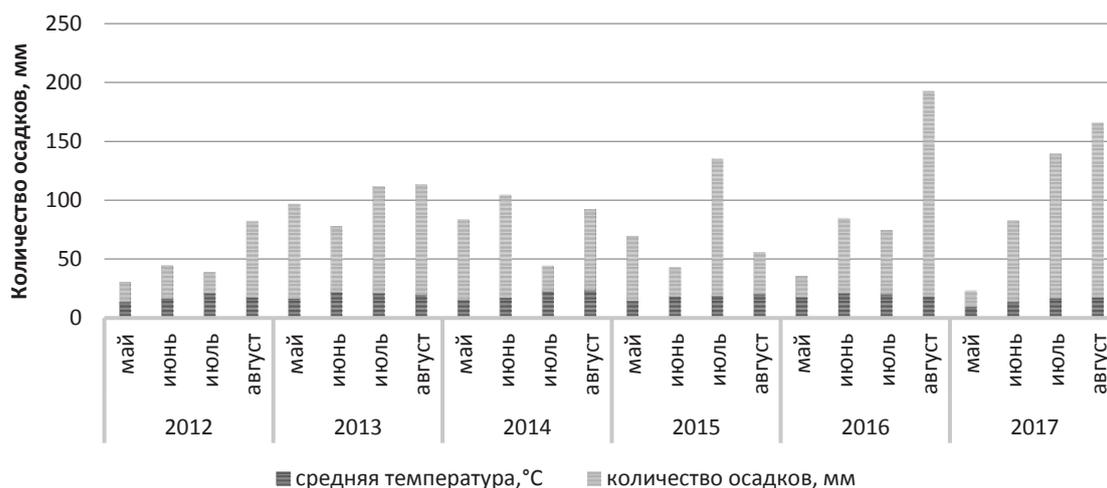


Рис. 1. Многолетние данные метеорологических условий проведения опытов (г. Пушкин, 2012–2017 гг.)

Fig. 1. Long-term data of weather conditions during the experiments (Pushkin, 2012–2017)

жайность (7,5 т/га) была получена у сорта 'Новая Эра' в 2015 г. Разница по продуктивности между образцами составила 5,3 т/га. Самая высокая средняя продуктивность за 2012–2017 гг. испытания была получена у образцов 'Новая Эра', 'Берегиня' и 'Янтарная' (5,4; 5,3 и 5,1 т/га соответственно); превышение над стандартном 'Ильмень' составило (22%, 18% и 13% соответственно). Наиболее благоприятные условия возделывания были отмечены в 2015 и 2012 г ($J_j = +1,8; +1,4$ соответственно), худшие условия – в 2013, 2016, 2014 и 2017 г. ($J_j = -1,5; -1,4; -0,2; -0,2$ соответственно) (табл. 1)

На начальном этапе, с целью расчета существенности и величины доли популяций и условий выращивания, необходимо использовать дисперсионный анализ. Выявлена достоверная значимость влияния эффектов генотипов и среды на величину «урожайность зерна» ($F_{\text{факт.}} > F_{\text{теор.}}$). При этом большое влияние на этот показатель оказывают годы изучения – 79,4%. Доля влияния факторов сорта – 7,4% (табл. 2).

Данный факт позволяет продолжить определение параметров адаптивности по исследуемому показателю для этого набора сортов. Для определения степени адап-

Таблица 1. Урожайность зерна популяций ржи (г. Пушкин, 2012–2017 гг.)

Table 1. Grain yield of the rye populations (Pushkin, 2012–2017)

Годы изучения	Сорта								Среднее по году	Jj
	А	Б	В	Г	Д	Е	Ж	З		
Благоприятные годы испытания										
2012	5,9	6,3	6,2	5,4	6,3	7,3	5,2	7,2	6,2	+1,4
2015	6,3	6,3	6,5	6,9	7,5	6,6	6,4	6,4	6,6	+1,8
Неблагоприятные годы испытания										
2013	2,8	3,0	4,5	3,0	5,4	2,2	2,6	2,9	3,3	-1,5
2014	4,3	4,6	5,1	3,3	4,8	4,2	4,7	6,0	4,6	-0,2
2016	3,3	2,5	4,1	3,4	3,5	3,1	3,7	3,2	3,4	-1,4
2017	4,3	4,2	5,2	4,2	5,1	4,3	4,5	5,0	4,6	-0,2
Средняя по сорту	4,5	4,5	5,3	4,4	5,4	4,6	4,5	5,1	4,8	-
%, к стандарту	100	100	118	98	122	105	100	113	-	-

Примечание: А – 'Ильмень'; Б – 'Красноярская универсальная'; В – 'Берегиня'; Г – 'Ника 3'; Д – 'Новая Эра'; Е – 'Рушник 2'; Ж – 'Вавиловская'; З – 'Янтарная'

Note: А – 'Ilmen'; Б – 'Krasnoyarskaya Universalnaya'; В – 'Bereginya'; Г – 'Nika 3'; Д – 'Novaya Era'; Е – 'Rushnik 2'; Ж – 'Vavilovskaya'; З – 'Yantarnaya'

Таблица 2. Изменчивость продуктивности популяций ржи (г. Пушкин, 2012–2017 гг.)**Table 2. Variability in the rye population productivity (Pushkin, 2012–2017)**

Изменчивость	F _{факт.}	F _{теор.}	Доля влияния факторов, %
Общая	–	–	–
Годы	41,8	2,5	79,4
Сорта	2,9	2,3	7,4
Остаток	–	–	–

тивного потенциала сортов в настоящее время селекционерами используется ряд методов математического анализа, позволяющих оценить этот параметр, но нужно учитывать, что большинство из них имеют преимущества и недостатки, поэтому, применяя один метод, невозможно получить полную оценку приспособительных возможностей сорта. Только при использовании серии показателей, оценка может быть достоверной и объективной.

По мнению Р. А. Удачина (Udachin, Golovchenko, 1990), коэффициент интенсивности (И) следует вычислять как отношение разности величин признака в контрастных условиях к средней его величине, выраженной в процентах. Для выявления отзывчивости подсчитывали коэффициент интенсивности (И):

$$И = \frac{X_{\text{опт}} - X_{\text{лим}}}{X_{\text{ср}}} \times 100\% \quad (1),$$

где $X_{\text{ср}}$ – среднее значение показателей урожайности;

$X_{\text{опт}}$, $X_{\text{лим}}$ – урожайность на оптимальном и неблагоприятном фонах.

Нами было выделено три типа ржи по степени интенсивности – интенсивные, полунтенсивные, экстенсивные. К интенсивному типу по результатам нашего эксперимента относятся ‘Рушник 2’ (И = 111,0%), ‘Ника 3’ (И = 88,1%), ‘Вавиловская’ (И = 84,4%), ‘Янтарная’ (И = 84,3%). Популяции ‘Красноярская универсальная’, ‘Новая Эра’, ‘Ильмень’ относятся к типу полунтенсивных (И = 73,8; 74,1; 77,8% соответственно). К экстенсивным относится ‘Берегиня’ (И = 45,2%) (рис. 2).

Большое значение для характеристики сортов, наряду с интенсивностью и средней урожайностью, является их стабильность. Одним из положительных способов оценки этого параметра также предложен Р. А. Удачным (Udachin, Golovchenko, 1990). В его методике она оценивается через величину устойчивости индекса стабильности (У). Индекс устойчивости стабильности определяли по формуле:

$$У = \left(1 - \frac{ИС_{\text{опт.}} - ИС_{\text{лимит}}}{ИС_{\text{ср}}}\right) \times 100\% \quad (2),$$

где У – величина устойчивости индекса стабильности;

$ИС_{\text{ср}}$ – среднее значение индекса стабильности;

$ИС_{\text{опт.}}$, $ИС_{\text{лимит}}$ – значение ИС на оптимальном и лимитированном фонах (Udachin, Golovchenko, 1990).

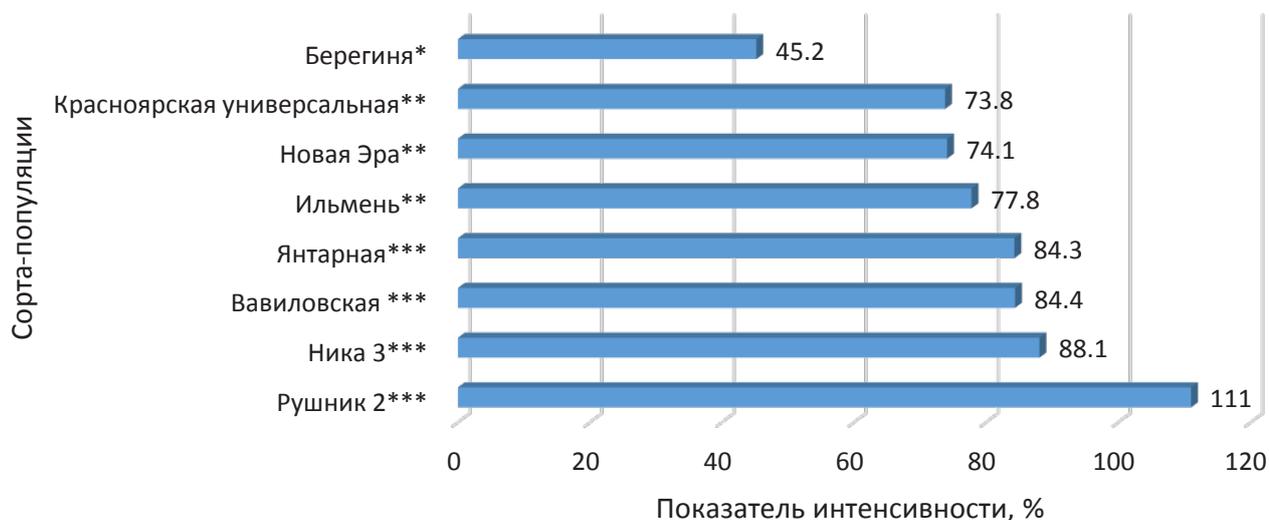
Индекс стабильности (Hangildin, Asfondiyarova, 1977) выявили по формуле:

$$ИС = \bar{x}^2/S \quad (3),$$

где \bar{x}^2 – средний показатель величины урожайности номера в определенных условиях;

S – квадратическое отклонение.

Проведенные исследования выявили, что к высокостабильным относятся: ‘Янтарная’, ‘Вавиловская’, ‘Новая Эра’ (У = 84,7%; 84,3% и 74,05% соответственно). В группу стабильных вошли ‘Берегиня’ (У = 45,1%) и ‘Ильмень’ (У = 22,2%), в группу нестабильных – ‘Красноярская универсальная’ (У = 13,5%), ‘Ника 3’ (У = 11,3%). Образец озимой ржи ‘Рушник 2’, имевший отрицательное значение индекса стабильности, был статистически недостоверен (табл. 3).

**Рис. 2. Интенсивность сортов-популяций ржи озимой**

(* – экстенсивные; ** – полунтенсивные; *** – интенсивные)

Fig. 2. Intensity of winter rye cultivar populations (* – extensive; ** – semi-intensive; * – intensive)**

Таблица 3. Продуктивность и стабильность популяций ржи озимой (г. Пушкин, 2012–2017 гг.)**Table 3. Productivity and stability of the winter rye populations** (Pushkin, 2012–2017)

Параметры	Продуктивность зерна, т/га							
	1	2	3	4	5	6	7	8
\bar{x}	4,5	4,5	5,3	4,4	5,4	4,6	4,5	5,1
X min	2,8	2,5	4,1	3,0	3,5	2,2	2,6	2,9
X max	6,3	6,3	6,5	6,9	7,5	7,3	6,4	7,2
Стабильность, ИСср	3,26	2,81	5,69	2,91	3,97	2,3	3,9	2,89
ИСлим	2,03	3,93	4,41	1,98	2,57	1,12	2,25	1,64
ИСопт.	4,56	1,5	6,98	5,56	5,51	3,7	5,54	4,09
У, %	22,2	13,5	45,1	11,3	74,05	-12,2	84,3	84,7

Примечание: 1 – ‘Ильмень’; 2 – ‘Красноярская универсальная’; 3 – ‘Берегиня’; 4 – ‘Ника 3’; 5 – ‘Новая Эра’; 6 – ‘Рушник 2’; 7 – ‘Вавиловская’; 8 – ‘Янтарная’

Note: 1 – ‘Ilmen’; 2 – ‘Krasnoyarskaya Universalnaya’; 3 – ‘Bereginya’; 4 – ‘Nika 3’; 5 – ‘Novaya Era’; 6 – ‘Rushnik 2’; 7 – ‘Vavilovskaya’; 8 – ‘Yantarnaya’

Для определения пластичности и района распространения сорта периодически используют индекс экологической пластичности (J_{sp}). Данный показатель учитывает отношение урожайности сорта к средней урожайности всех сортов выборки. Район распространения рассчитывали по (Eberhart, Russell, 1966):

$$J_{sp} = \frac{S_s}{S_k} \quad (4),$$

где J_{sp} – показатель пластичности;

S_s – урожайность линий в год изучения;

S_k – средняя урожайность всех линий эксперимента.

Изучаемые сорта были разделены на 4 группы (табл. 4):

1 – образцы очень низкого района распространения: ‘Ильмень’;

2 – образцы низкого района выращивания: ‘Красноярская универсальная’, ‘Ника 3’, ‘Рушник 2’, ‘Вавиловская’;

3 – образцы среднего района использования: ‘Янтарная’;

4 – образцы высокого района применения: ‘Новая Эра’, ‘Берегиня’.

Одним из первостатейных параметров в оценке сорта является его селекционная ценность (S_c). Селекционную ценность образцов (Hangildin, 1979) вычисляли по формуле:

$$S_c = \bar{x} \times \frac{x_{lim}}{x_{opt}} \quad (5),$$

где S_c – селекционная ценность;

\bar{x} – средняя урожайность сорта;

x_{lim} и x_{opt} – урожайность на лимитированном и оптимальном фоне.

Лучшими для возделывания в Северо-Западном регионе РФ по результатам наших исследований данного признака являются сорта ржи: ‘Ильмень’, ‘Янтарная’, ‘Новая Эра’, ‘Берегиня’ ($S_c = 2,0; 2,05; 2,52; 3,3$ соответственно) (табл. 5).

При выявлении адаптивной способности сортов часто применяют коэффициент отзывчивости к благоприятным условиям возделывания. Коэффициент отзывчи-

вости (Кр.) на условия выращивания, определяли следующим образом:

$$K_p = \frac{X_{max}}{X_{min}} \quad (6),$$

где X_{max} – урожай в лучших условиях;

X_{min} – урожай в неблагоприятных условиях (Zykin et al., 1984).

В нашем опыте величина этого коэффициента варьировала в пределах от 1,6 у сорта ‘Берегиня’, до 3,3 у ‘Рушник 2’. Следует отметить, что наибольшим значением коэффициента отзывчивости к благоприятным условиям возделывания характеризовались ‘Рушник 2’, ‘Красноярская универсальная’, ‘Вавиловская’, ‘Янтарная’ ($K_p = 3,3; 2,5; 2,5; 2,5$ соответственно).

Анализ показателей генотипического эффекта определяли по формуле:

$$\epsilon_i = \bar{x}_i - \bar{x} \quad (7),$$

где \bar{x}_i – средняя урожайность популяций по годам испытания;

\bar{x} – средняя урожайность по опыту (Guryev et al., 1991).

Высоким генотипическим эффектом обладают: ‘Новая Эра’, ‘Берегиня’, ‘Янтарная’ ($\epsilon_i = +0,6...+0,3$), низким – ‘Рушник 2’, ‘Ильмень’, ‘Красноярская универсальная’, ‘Вавиловская’, ‘Ника 3’ ($\epsilon_i = -0,2...-0,4$).

В виде меры относительной стабильности сорта возможно использовать показатель коэффициента выравнивания:

$$B = 100 - V \quad (8),$$

где B – коэффициент выравнивания;

V – коэффициент вариации признака (Dospikhov, 2011).

Анализ результатов испытания показал, что высокий уровень стабильности присущ сортам ‘Берегиня’, ‘Новая Эра’, ‘Янтарная’, ‘Ильмень’ ($B = 82,4; 74,8; 70,5; 69,2\%$ соответственно). Низкий уровень стабильности урожая отмечен у сортов ‘Рушник 2’, ‘Вавиловская’, ‘Красноярская универсальная’, ‘Ника 3’ ($B = 57,1; 60,8; 64,1; 65,6\%$).

Таблица 4. Индекс экологической пластичности и широта области возделывания популяций ржи озимой
(г. Пушкин, 2012–2017 гг.)

Table 4. The index of environmental plasticity and the breadth of the area of cultivation of the winter rye populations
(Pushkin, 2012–2017)

Индекс экологической пластичности (Jsp)	Сорта							
	1	2	3	4	5	6	7	8
2012	0,95	1,02	1,0	0,87	1,02	1,18	0,84	1,16
2013	0,85	0,91	1,36	0,91	1,64	0,67	0,79	0,88
2014	0,93	1,0	1,11	0,72	1,04	0,91	1,02	1,3
2015	0,95	0,95	0,98	1,04	1,14	1,0	0,97	0,97
2016	0,97	0,74	1,21	1,0	1,03	0,91	1,09	0,94
2017	0,91	0,91	1,13	0,91	1,11	0,93	0,98	1,09
Среднее	0,94	0,94	1,10	0,92	1,12	0,96	0,94	1,06
Широта области возделывания	ОУ	У	Ш	У	Ш	У	У	С

Примечание: 1 – ‘Ильмень’; 2 – ‘Янтарная’; 3 – ‘Вавиловская’; 4 – ‘Ника 3’; 5 – ‘Новая Эра’; 6 – ‘Рушник 2’; 7 – ‘Берегиня’; 8 – ‘Красноярская универсальная’

Note: 1 – ‘Ilmen’; 2 – ‘Yantarnaya’; 3 – ‘Vavilovskaya’; 4 – ‘Nika 3’; 5 – ‘Novaya Era’; 6 – ‘Rushnik 2’; 7 – ‘Bereginya’; 8 – ‘Krasnoyarskaya Universalnaya’

Таблица 5. Показатели адаптивной способности популяций ржи (г. Пушкин, 2012–2017 гг.)

Table 5. Adaptability indicators of the rye populations (Pushkin, 2012–2017)

Сорта	Показатели параметров адаптивности					
	Sc	Kp.	xi	B, %	KM	Эр.
Ильмень	2,0	2,2	-0,3	69,2	2,01	0
Янтарная	2,05	2,5	+0,3	70,5	2,04	+0,2
Вавиловская	1,82	2,5	-0,3	60,8	1,9	+0,2
Ника 3	1,91	2,3	-0,4	65,6	2,01	-0,1
Новая Эра	2,52	2,1	+0,6	74,8	1,84	+0,3
Рушник 2	1,38	3,3	-0,2	57,1	2,4	+0,2
Берегиня	3,3	1,6	+0,5	82,4	1,6	-0,1
Красноярская универсальная	1,8	2,5	-0,3	64,4	2,16	+0,1

Примечание: Sc – селекционная ценность; Kp. – коэффициент отзывчивости; xi – генотипический эффект; B – коэффициент выравнивания (%); KM – коэффициент мультипликативности; Эр. – эффект реакции сортов на условия среды

Note: Sc – breeding value; Kp. – responsiveness coefficient; xi – genotypic effect; B – equalization coefficient (%); KM – multiplicativity coefficient; Эр. – effect of a cultivar’s reaction to environmental conditions

Как справедливо отмечает В. А. Драгавцев (Dragavtsev et al., 1984), для определения адаптивности сорта часто используют коэффициент мультипликативности (KM), который позволяет сравнить устойчивость показателя:

$$KM = \frac{Y_i + b_i x_i}{\bar{Y}_i} \quad (9),$$

где KM – коэффициент мультипликативности;
Y_i – средняя урожайность по годам исследования;

b_i – коэффициент линейной регрессии;
x_i – среднее значение признака в опыте (Dragavtsev et al., 1984). Чем он выше, тем больше отзывчивость сорта на улучшение условий выращивания.

В этом случае сортам ‘Берегиня’ (1,6), ‘Новая Эра’ (1,84), ‘Вавиловская’ (1,9) свойственна слабая, а сортам ‘Ильмень’ (2,01), ‘Ника 3’ (2,01), ‘Янтарная’ (2,04) – средняя отзывчивость на благоприятные условия возделывания. У сортов ‘Рушник 2’ (2,4), ‘Красноярская универсальная’ (2,16) отмечена высокая отзывчивость.

В. В. Новохатин (Novokhatin, 2019) ввел показатель эффекта реакции сортов на условия среды (Эр.):

$$\text{Эр.} = (A_i - \bar{A}_{fi}) - J_i \quad (10),$$

где A_i – величина используемого признака сорта в год изучения;

\bar{A}_{fi} – средняя величина признака в опыте за годы изучения;

J_i – индекс условий среды.

Показатель эффекта реакции сортов определяется разницей между величиной признака сорта в год изучения (A_i), средней величиной признака в опыте за годы изучения (\bar{A}_{fi}) и величиной индекса условий (J_i). Автором установлено, что чем больше степень величины эффекта реакции отдельного сорта, тем сильнее реакция сорта на изменяющиеся условия среды, чем оно ниже, тем хуже реагирует сорт на изменение условий среды. Отрицательные значения характеризуют образцы ржи с низкой адаптационной способностью. Результаты нашего изучения показали, что высокий уровень эффекта реакции наблюдается у ржи 'Новая Эра', 'Рушник 2', 'Вавиловская', 'Янтарная' и 'Красноярская универсальная' (Эр. = +0,3; +0,2; +0,2; +0,2; +0,1 соответственно).

Многочисленными опытами отмечено, что расчет адаптивной способности сортов небольшим количеством методов математического анализа не дает достоверной оценки сортов. Чем меньше сумма рангов изучаемого сорта, тем он имеет большую хозяйственную ценность (рис. 3). Анализ ранжированной оценки сортов по параметрам пластичности, стабильности по сумме рангов позволил выделить сорта, обладающие высокой степенью адаптации в условиях Северо-Западного региона. К таковым можно отнести сорта 'Янтарная', 'Новая Эра', 'Берегиня', 'Вавиловская' (рис. 3).

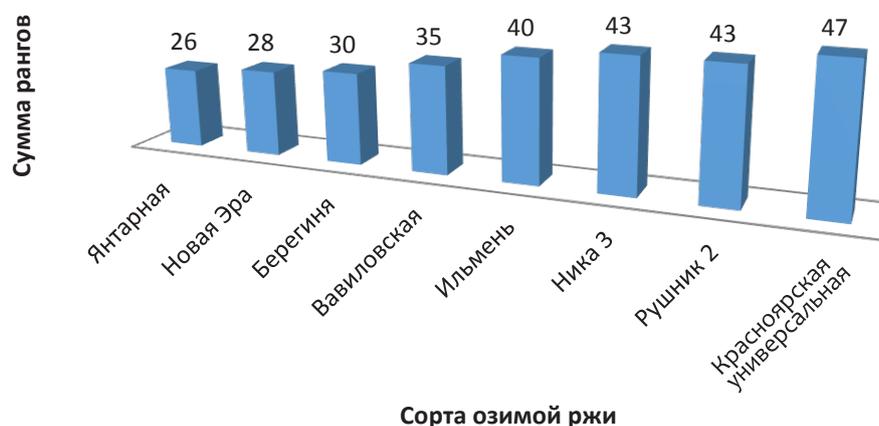


Рис. 3. Распределение популяций ржи озимой по меньшей сумме рангов параметров адаптивности

Fig. 3. Distribution of winter rye populations according to a smaller sum of ranks of adaptability parameters

Озимая рожь является одной из важнейших культур в Российской Федерации. В связи с этим повышение уровня ее урожайности имеет важнейшее значение для продовольственной безопасности государства. Поэтому на первый план выдвигается изучение адаптивного потенциала сортов, к которому относятся стабильность, гомеостатичность и пластичность. Стабильность – способность сорта сохранять относительное постоянство признаков при изменении условий среды. Гомеостатичность – способность растений слабо реагировать на ухуд-

шение их выращивания. Пластичность – это реакция сорта на различные условия возделывания.

На практике для выявления этих свойств проводятся исследования, рассредоточенные во времени (в одном пункте в течение ряда лет) или пространстве (в нескольких пунктах) при использовании разных методов оценки параметров пластичности, стабильности и гомеостатичности. К сожалению, эти вопросы в условиях Северо-Западного региона РФ исследованы недостаточно.

Изученные популяции озимой ржи были оценены на экологическую пластичность, адаптивность и стабильность, и выделены сорта озимой ржи селекции ВИР с высоким уровнем урожайности, которые могут быть использованы в качестве исходного материала для селекции.

Заключение

С целью выявления адаптивных возможностей сортов рекомендуется использовать следующие показатели:

а) Коэффициент мультипликативности (КМ) по В. А. Драгавцеву (Dragavtsev et al., 1984). Этот параметр позволяет избежать линейного артефакта коэффициента регрессии – чем он выше, тем сильнее изменяется урожайность в различных условиях. Являясь безразмерной величиной, он позволяет сравнивать изменчивость признаков.

б) Величина устойчивости индекса стабильности (У) по Р. А. Удачину, А. П. Головченко (Udachin, Golovchenko, 1990). Для его определения используется уровень стабильности сорта в благоприятных, неблагоприятных и средних условиях среды. Чем этот показатель больше, тем стабильнее сорт.

в) Индекс стабильности (ИС) по В. В. Хангильдину (Hangildin, Asfondiyarova, 1977). Он характеризует отзывчивость образца на ухудшение условий возделывания и способность удерживать довольно высокий уровень стабильности.

г) Показатель гомеостатичности (Ном). Он выявляет стойкость сортов на действие отрицательных условий среды – гомеостаз, который представляет собой способность сорта понизить результат влияния воздействия неблагоприятных условий среды.

д) Величина эффекта реакции сортов на условия среды (ЭР) по В. В. Новохатину (Novokhatin, 2019). Этот показатель выявляется разницей между величиной признака в год изучения и средней величиной за годы испытания, а также величиной индекса среды. Чем ниже степень эффекта реакции, тем хуже сорт реагирует на изменение условий среды. Отрицательные значения характеризуют образцы с низкой адаптационной способностью.

е) Индекс экологической пластичности (JSP) по S. A. Eberhart, W. A. Russell (1966) позволяет выделить сорта с широким районом возделывания и определить сорта, которые будут иметь большую площадь выращивания.

В результате комплексной оценки сортами, способными формировать высокий уровень урожайности и наиболее адаптивными в условиях Северо-Западного региона РФ, являются сорта озимой ржи, созданные в ВИР – ‘Янтарная’ (к-11804; $\Sigma p = 26$); ‘Новая Эра’ (к-11814; $\Sigma p = 28$); ‘Берегиня’ (к-11822; $\Sigma p = 30$); ‘Вавилонская’ (к-11819; $\Sigma p = 35$) (см. рис. 3).

References / Литература

- Aniskov N.I., Safonova I.V. Productivity and adaptability of winter rye varieties of VIR breeding in the conditions of the North-Western region (Produktivnost i adaptivnost sortov ozimoy rzhi selektsii VIR v usloviyakh Severo-Zapadnogo regiona). *Tendentsii razvitiya nauki i obrazovaniya = Trends in the Development of Science and Education*. 2020;(58-3):5-9. [in Russian] [Аниськов Н.И., Сафонова И.В. Продуктивность и адаптивность сортов озимой ржи селекции ВИР в условиях Северо-Западного региона. *Тенденции развития науки и образования*. 2020;(58-3):5-9]. DOI: 10.18411/lj-02-2020-38
- Dospikhov V.A. Methodology of field trial (Metodika polevogo opyta). 6th ed. Moscow: Alyans; 2011. [in Russian] [Доспихов В.А. Методика полевого опыта. 6-е изд. Москва: Альянс; 2011].
- Dragavtsev V.A., Zilke V.A., Reyter B.G. Genetics of productivity traits in spring wheat in Western Siberia (Genetika priznakov produktivnosti yarovoy pshenitsy v Zapadnoy Sibiri). Novosibirsk: Nauka; 1984. [in Russian] [Драгавцев В.А., Цильке В.А., Рейтер Б.Г. Генетика признаков продуктивности яровой пшеницы в Западной Сибири. Новосибирск: Наука; 1984].
- Eberhart S.A., Russell W.A. Stability parameters for comparing varieties. *Crop Science*. 1966;6(1):36-40. DOI: 10.2135/cropsci1966.0011183X000600010011x
- Goncharenko A.A. Topical issues of winter rye breeding (Aktualnye voprosy selektsii ozimoy rzhi). Moscow; 2014. [in Russian] [Гончаренко А.А. Актуальные вопросы селекции озимой ржи. Москва; 2014].
- Hangildin V.V. Homeostasis of grain harvest components and prerequisites for creating a model of a spring wheat variety (Gomeostaz komponentov urozhaya zerna i predposylki k sozdaniyu modeli sorta yarovoy pshenitsy). In: *Genetic Analysis of Quantitative Plant Characteristics (Geneticheskiy analiz kolichestvennykh priznakov rasteniy)*. Ufa: BF ANSSSR; 1979. p.5-39. [in Russian] [Хангильдин В.В. Гомеостаз компонентов урожая зерна и предпосылки к созданию модели сорта яровой пшеницы. В кн.: *Генетический анализ количественных признаков растений*. Уфа: БФ АН СССР; 1979. с.5-39].
- Hangildin V.V., Asfondiyarova R.R. Manifestation of homeostasis in pea hybrids (Proyavleniye gomeostaza u gibridov gorokha posevnogo). *Biologicheskiiye nauki = Biological Sciences*. 1977;(1):116-121. [in Russian] [Хангильдин В.В., Асфондиярова Р.Р. Проявление гомеостаза у гибридов гороха посевного. *Биологические науки*. 1977;(1):116-121].
- Kobylyansky V.D., Safonova I.V., Solodukhina O.V., Aniskov N.I. Guidelines for the study and preservation of the world collection of rye (Metodicheskiye ukazaniya po izucheniyu i sokhraneniyu mirovoy kollektsii rzhi). St. Petersburg: VIR; 2015. [in Russian] [Кобылянский В.Д., Сафонова И.В., Солодухина О.В., Аниськов Н.И. Методические указания по изучению и сохранению мировой коллекции ржи. Санкт-Петербург: ВИР; 2015].
- Novokhatin V.V. Ecological selection of soft spring wheat. In: *Optimization of the breeding process as a factor of stabilization and growth of crop production in Siberia OSP – 2019 (Optimizatsiya selektsionnogo protsesssa – faktor stabilizatsii i rosta produktivnosti rasteniyevodstva Sibiri OSP – 2019)*. Krasnoyarsk; 2019. p.92-101. [in Russian] [Новохатин В.В. Экологическая селекция мягкой яровой пшеницы, оптимизация селекционного процесса – фактор стабилизации и роста продукции растениеводства Сибири. В кн.: *Оптимизация селекционного процесса – фактор стабилизации и роста продукции растениеводства Сибири OSP – 2019*. Красноярск; 2019. С.92-101]. URL: <https://ksc.krasn.ru/upload/medialibrary/0b9/0b94c6cee3826ba952f4edfd6be23c98.pdf> [дата обращения: 15.11.2022].
- Rye cropping areas, bulk harvests, and yield in Russia. Tallies for 2018 (Posevnye ploshchadi, valovye sbory i urozhaynost rzhi v Rossii. Itogi 2018 goda). *Agrovestnik*. 2019. [in Russian] [Посевные площади, валовые сборы и урожайность ржи в России. Итоги 2018 года. *Агровестник*. 2019]. URL: <https://agrovesti.net/lib/industries/cereals/posevnye-ploshchadi-valovye-sbory-i-urozhajnost-rzhi-v-rossii-itogi-2018-goda.html> [дата обращения: 03.04.2020].
- Shakirzyanov A.H., Leschenko N.I., Myzgaeva V.A. Kolesnikova N.V. Adaptation of grades winter rye of selection the Bashkir Scientifically Research Institute of an Agriculture. *Achievements of Science and Technology of AIC*. 2010;(1):11-12. [in Russian] [Шакирзянов А.Х., Лещенко Н.И., Мызгаева В.А., Колесникова Н.В. Адаптивность сортов озимой ржи селекции Башкирского НИИСХ. *Достижения науки и техники АПК*. 2010;(1):11-12].
- Udachin R.A., Golovchenko A.P. Methods for assessing the ecological plasticity of wheat varieties (Metodika otsenki ekologicheskoy plastichnosti sortov pshenitsy). *Selektsiya 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].
- Utkina E.I., Kedrova L.I. Winter hardiness in winter rye: problems and solutions. *Agricultural Science Euro-North-East*. 2018;1(62):11-18. [in Russian] [Уткина Е.И., Кедрова Л.И. Зимостойкость озимой ржи: проблемы и решения. *Аграрная наука Евро-Северо-Востока*. 2018;1(62):11-18]. DOI: 10.30766/2072-9081.2018.62.1.11-18
- Zykin V.A., Meshkov V.V., Saepa V.A. Parameters of environmental plasticity in crop plants, their calculation and analysis: guidelines (Parametry ekologicheskoy plastichnosti selskohozyaystvennykh rasteniy, ikh raschet i analiz: metodicheskiye rekomendatsii). Novosibirsk: Siberian Branch of VASKhNIL; 1984. [in Russian] [Зыкин В.А., Мешков В.В., Сапега В.В. Параметры экологической пластичности сельскохозяйственных растений, их расчет и анализ: методические рекомендации. Новосибирск: Сибирское отделение ВАСХНИЛ; 1984].

Информация об авторах

Ирина Владимировна Сафонова, кандидат сельскохозяйственных наук, старший научный сотрудник, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44, i.safonova@vir.nw.ru, <https://orcid.org/0000-0001-8138-930X>

Николай Иванович Аниськов, доктор сельскохозяйственных наук, старший научный сотрудник, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44, n.aniskov@vir.nw.ru, <https://orcid.org/0000-0002-7819-8286>

Information about the authors

Irina V. Safonova, Cand. Sci. (Agriculture), Senior Researcher, N.I Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, i.safonova@vir.nw.ru, <https://orcid.org/0000-0001-8138-930X>

Nikolay I. Aniskov, Dr. Sci. (Agriculture), Senior Researcher, N.I Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, n.aniskov@vir.nw.ru, <https://orcid.org/0000-0002-7819-8286>

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

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

Конфликт интересов: авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

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

Статья поступила в редакцию 22.03.2021; одобрена после рецензирования 25.03.2022; принята к публикации 01.06.2023.
The article was submitted on 22.03.2021; approved after reviewing on 25.03.2022; accepted for publication on 01.06.2023.

ИЗУЧЕНИЕ И ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ГЕНЕТИЧЕСКИХ РЕСУРСОВ РАСТЕНИЙ

Научная статья
УДК 633.2/3:633.262/31/32
DOI: 10.30901/2227-8834-2023-2-76-86



Сроки хранения семян многолетних трав для селекционных питомников

Н. А. Феоктистова

Федеральный исследовательский центр Тюменский научный центр Сибирского отделения Российской академии наук,
Научно-исследовательский институт сельского хозяйства Северного Зауралья, Тюменская область, Россия

Автор, ответственный за переписку: Наталья Александровна Феоктистова, nata_feo@mail.ru

Актуальность. В селекции многолетних трав большое значение имеет наличие достаточного количества посевного материала, поэтому сохраняется потребность в поддержании страхового фонда получаемых семян и контроле их посевного качества. Изучение изменений лабораторной всхожести семян в процессе хранения позволяет определить максимальный период их использования.

Материалы и методы. Материалом исследования служили 140 селекционных образцов семян кострца безостого (*Bromopsis inermis* (Leys.) Holub), 300 – клевера лугового (*Trifolium pratense* L.), 88 – люцерны изменчивой (*Medicago varia* Martyn), выращенных в условиях Тюменской области в 2008–2018 гг. и постоянно хранившихся в помещении лаборатории при комнатной температуре 18–22°C. Лабораторную всхожесть семян определяли по ГОСТ 12038-84 ежегодно с февраля по апрель в течение шести лет (2017–2022). Полученные значения всхожести образцов семян были сгруппированы по срокам их хранения.

Результаты и выводы. Семена большинства образцов кострца безостого и клевера лугового, хранившиеся без специальных условий, оставались кондиционными по показателю «всхожесть» (не менее 80%) 1,5 года после сбора, люцерны изменчивой – до 5,5 лет. Разница между всхожестью семян, полученных в разные годы, и семян одного года урожая при увеличении срока хранения возрастала ($V = 3,6–29,8\%$), что указывало на большую неоднородность исследуемого материала и могло быть обусловлено наличием и развитием на семенах патогенной микрофлоры.

Селекционные и коллекционные образцы, представляющие ценность, с лабораторной всхожестью от 79 до 50% для размножения могут высеиваться с повышенной нормой высева на отдельных участках, при этом возможность максимального практического использования для семян кострца безостого составляет до 3,5 лет; клевера лугового – до 5,5 лет; люцерны изменчивой – до 8,5 лет.

Ключевые слова: кострец безостый, клевер луговой, люцерна изменчивая, лабораторная всхожесть

Благодарности: исследования выполнялись в соответствии с тематическим планом НИОКТР № 121041600036-6 Проект 1-3 «Управление селекционным процессом создания новых генотипов культурных растений с высокими признаками продуктивности и качества, устойчивости к био- и абиострессорам; методы и способы реализации генетического потенциала новых генотипов сельскохозяйственных, лекарственных и ароматических культур».

Автор благодарит лаборанта-исследователя С. И. Копцеву за участие в практической работе на протяжении всего времени, когда она проводилась.

Автор благодарит рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы.

Для цитирования: Феоктистова Н.А. Сроки хранения семян многолетних трав для селекционных питомников. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2023;184(2):76-86. DOI: 10.30901/2227-8834-2023-2-76-86

STUDYING AND UTILIZATION OF PLANT GENETIC RESOURCES

Original article

DOI: 10.30901/2227-8834-2023-2-76-86

Storage life for seeds of perennial grasses for breeding nurseries

Natalya A. Feoktistova

*Tyumen Scientific Center of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Research Institute of Agriculture for the Northern Trans-Ural Region, Tyumen Province, Russia***Corresponding author:** Natalya A. Feoktistova, nata_feo@mail.ru

Background. In the breeding of perennial grasses, the availability of a sufficient amount of seed material is of great importance, therefore, there remains a need to maintain a safety reserve of the seeds obtained and monitor their seeding quality. Studying changes in the laboratory seed germination during storage makes it possible to define the maximum period of their use.

Materials and methods. The study employed 140 seed samples of awnless brome grass (*Bromopsis inermis* (Leyss.) Holub), 300 of red clover (*Trifolium pratense* L.), and 88 of changeable alfalfa (*Medicago varia* Martyn), grown in Tyumen Province in 2008–2018. Seeds were permanently stored in a laboratory at a room temperature of 18–22°C. Laboratory seed germination was assessed according to GOST 12038-84 annually from February to April for six years (2017–2022). The obtained seed germination rates were grouped according to the seed storage duration.

Results and conclusions A majority of awnless brome grass and red clover seed samples, stored without applying any special conditions, remained viable in terms of their germination (at least 80%) for 1.5 years after harvesting, and those of changeable alfalfa up to 5.5 years. Variations in seed germination rates among the seeds obtained in different years and those harvested within the same year changed with an increase of the storage period duration ($V = 3.6–29.8\%$), which attested to a greater heterogeneity of the material under study and could be caused by the presence and development of pathogenic microflora on seeds.

Promising seed samples for breeding or for storage, with laboratory germination rates from 79 to 50%, can be sown with an increased seeding rate on certain plots; meanwhile, the estimated maximum practical use for the seeds of awnless brome grass is up to 3.5 years; for red clover up to 5.5 years; and for changeable alfalfa up to 8.5 years.

Keywords: awnless brome grass, red clover, changeable alfalfa, laboratory germination

Acknowledgements: the study was performed in accordance with the thematic plan of the Research Institute of Agriculture for the Northern Trans-Ural Region, branch of the TSC SB RAS, No. 121041600036-6, Project 1–3 “Management of the breeding process for developing new crop genotypes with high productivity and quality traits, resistance to bio- and abiostressors; methods and means of implementing the genetic potential of new genotypes of agricultural, medicinal and aromatic crops”.

The author is grateful to S. I. Koptseva, Laboratory Research Assistant, for her participation in the practical work during the entire time it was carried out.

The author thanks the reviewers for their contribution to the peer review of this work.

For citation: Feoktistova N.A. Storage life for seeds of perennial grasses for breeding nurseries. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2023;184(2):76-86. DOI: 10.30901/2227-8834-2023-2-76-86

Введение

Возможность длительного хранения семян имеет большое значение для поддержания и восстановления коллекций растений в ботанических садах, для интродукции, для создания страховых фондов, генных банков (Roberts, 1978; Genebank Standards..., 2014; Tkachenko, 2021). Также это наиболее актуально в селекционной работе с многолетними травами, где каждый выделенный образец представляет ценность, а небольшая урожайность семян препятствует ускоренному размножению. Сохранение всхожести семян во многом зависит от их биологических свойств: у семян люцерны, клевера и других бобовых (Fabaceae) культур способность к прорастанию отмечалась через 10–40 лет хранения (Barton, 1964; Lyushinsky, Prizhukov, 1973; Fotev, Belousova, 2015; Rakovskaya et al, 2019). В сравнении с этим, небольшой срок хранения отмечается у семян злаковых трав (Poaceae): наиболее быстро снижается всхожесть у семян костреца безостого – способность к прорастанию утрачивается через 5 лет (Filimonov, 1961). Семена бобовых хранятся дольше других культур ввиду своей характерной особенности – твердосемянности. Образующаяся на семенах плотная и непроницаемая оболочка позволяет им находиться в состоянии покоя долгие годы. Процент твердых семян в популяции зависит от вида растений, условий их созревания и хранения. Возникновению твердосемянности способствует сухость воздуха, поэтому их процент выше у растений из пустынных и полупустынных районов. Большое влияние на данный признак имеет введение растений в культуру: у диких форм люпина процент прорастающих семян не достигал 10%, в то же время всхожесть семян селекционных форм была свыше 85% (Nikolaeva et al, 1999). У разных форм и сортов люцерны твердосемянность имеет большое варьирование и сильную генотипическую обусловленность, у хорошо окультуренных сортов признак выражен слабо (Glubsheva, 2009).

Продолжительность хранения семян, как правило, связана с их начальной всхожестью: чем она ниже, тем быстрее происходит утрата жизнеспособности всего образца (Fomina, 2008). Особенностью многих видов кормовых растений является то, что созревание семян у них происходит неодновременно, что приводит к разнокачественности по ряду признаков (Filimonov, 1961; Tkachenko, 2021). Качество семян также в значительной мере зависит от погодных условий, во время которых происходило их формирование, созревание и уборка (Stepanov, Prokhorova, 2010). Замечено, что семена одного вида, выращенные одновременно в разных регионах, имеют разные значения всхожести. Районы, где в период созревания семян стоит жаркая и сухая погода, признаны наиболее благоприятными для их производства (Austin, 1978; Tkachenko, 2021). Семена вызревшие, сухие, без механических повреждений, не зараженные вредителями и болезнями, помещенные в надлежащие условия, сохраняют жизнеспособность длительное время, и напротив – не достигшие полной спелости раньше теряют посевные качества (Nikolaeva et al, 1999; Storage of forage..., 2010).

При хранении семян важным фактором является присутствие патогенной микрофлоры. Питательные вещества семенных оболочек благоприятствуют развитию микроорганизмов, приводящих к ухудшению посевных качеств. На семенах, взятых с поля, обнаруживаются полевые грибы – *Alternaria*, *Helmintosporium*, *Fusarium*,

а позднее дополнительно появляются сапрофитные плесневые грибы (плесени хранения) – *Penicillium*, *Aspergillus*, *Rhizopus*, *Mucor*, которые в своем развитии нетребовательны к влажности. Во время хранения они со временем вытесняют полевые грибы и являются одной из основных причин снижения всхожести семян. Начальный период их развития протекает внешне незаметно, и качество семян может значительно ухудшиться прежде, чем появятся явные признаки порчи (Christensen, 1978; Semenov, Fedorova, 1984).

Семена бобовых культур при одинаковых условиях содержат на поверхности меньше микрофлоры, чем семена злаковых, так как они лучше защищены до самого обмолота и имеют гладкую оболочку. Шероховатость семян злаковых культур способствует оседанию и развитию на их поверхности значительного числа микроорганизмов (Moore, 1978). Продление жизни семян возможно при создании специальных условий, таких как герметичность, пониженные температура и влажность (Storage of forage..., 2010; Genebank Standards..., 2014), однако в отсутствие этого семена большинства изучаемых видов растений хорошо сохранялись при комнатной температуре (Barton, 1964; Fotev, Belousova, 2015; Rakovskaya et al., 2019; Androsova et al., 2019).

Целью настоящего исследования является изучение изменений лабораторной всхожести семян селекционных образцов многолетних трав, выращенных в условиях Тюменской области, для прогноза их посевной годности при хранении без специальных условий.

Материалы и методы

Исследование проводили в лаборатории селекции кормовых культур Научно-исследовательского института сельского хозяйства Северного Зауралья – филиала Федерального Тюменского научного центра СО РАН (НИИСХ Северного Зауралья – филиал ТюмНЦ СО РАН), находящегося на территории п. Московский, в 5 км от г. Тюмени. Материалом исследования служили образцы семян страхового фонда многолетних трав – клевера лугового (*Trifolium pratense* L.), люцерны изменчивой (гибридной) (*Medicago varia* Martyn), костреца безостого (*Bromopsis inermis* (Leys.) Holub). Семена получены с растений коллекционного, селекционного питомников и питомника конкурсного сортоиспытания в полевых опытах 2008–2018 гг.

Климатические условия Тюменской области хорошо подходят для выращивания многолетних трав на кормовые цели, но для получения семян являются рискованными. В период созревания семян (конец лета – начало осени) часто наблюдаются продолжительные осадки, что увеличивает вегетацию, затягивает уборку семян, приводит к потерям их количества и качества. В рассматриваемые годы в период созревания и уборки семян (август – сентябрь) погода в большинстве лет по количеству тепла была типичной для региона. Существенное превышение нормы эффективных температур (> 5°C), составляющей для августа и сентября г. Тюмени 1275 и 1415°C соответственно, на 18–42% было в начале осени 2008 г., в уборку 2010–2012 гг. и 2016 г. По количеству осадков отклонение ниже нормы (для августа – сентября – 58–54 мм соответственно) отмечалось в 7 случаях и составляло 22–77%. Самые засушливые условия были в 2013, 2014, 2017 г., что способствовало своевременному сбору семян костреца безостого и созреванию семян бобовых трав. Избыточное увлажнение отмечали в 2008,

2012 г., когда выпало осадков на 25–140% сверх нормы. В 2015 и 2018 г. в последние месяцы вегетации отмечался сильный контраст – переувлажнение в августе сменялось засухой в сентябре и наоборот – засуха сменялась переувлажнением в 2016 г. (рис. 1).

Питомники, в которых получены семена, представлены образцами с длительным периодом селекционной работы – сортами – отобранными по ряду признаков гибридными популяциями. Семена исследуемых многолетних трав имеют небольшой размер и вес: масса 1000 семян клевера лугового составляет 1,67–1,89 г; люцерны изменчивой – 1,75–2,0 г; кострца безостого – 3,0–4,0 г (рис. 2).

Уборка семян с опытных делянок осуществлялась методом прямого комбайнирования с последующей сушкой методом активного вентилирования в открытой напольной сушилке, соединенной с теплоносителем. Семена в мешочках укладывались в 1 слой и продувались теплым воздухом до достижения ими влажности $10 \pm 2\%$, после чего сортировались. В период хранения семена размещались в лаборатории при комнатной температуре

(18–22°C). Влажность в помещении не проверялась и не контролировалась, ощущалась сухость воздуха, периодически проводилось проветривание. Партии образцов из разных питомников каждого отдельного года урожая были сложены на стеллаже в полипропиленовые мешки, сами образцы упакованы в мешочки из хлопковой ткани. План проведения исследований появился в 2015 г., когда во время проверки некоторых образцов страхового фонда, в частности семян кострца безостого урожая 2010 г., отмечалась их хорошая сохранность; кроме того, необходимо было убрать из хранения партии семян низкого качества.

Основная часть данных представлена анализами за 2017–2022 гг., в 2016 г. проверялись преимущественно семена нового урожая. Сохранившиеся первоначальные значения и данные до 2015 г. взяты из лабораторных журналов предыдущих лет. Определение всхожести проводилось в соответствии с ГОСТ 12038-84 (ГОСТ 12038-84..., 2011) в период с февраля по апрель каждого года. Выводы о качестве семян по показателю «всхожесть» сделаны для оригинальных семян по ГОСТ Р 52325-2005

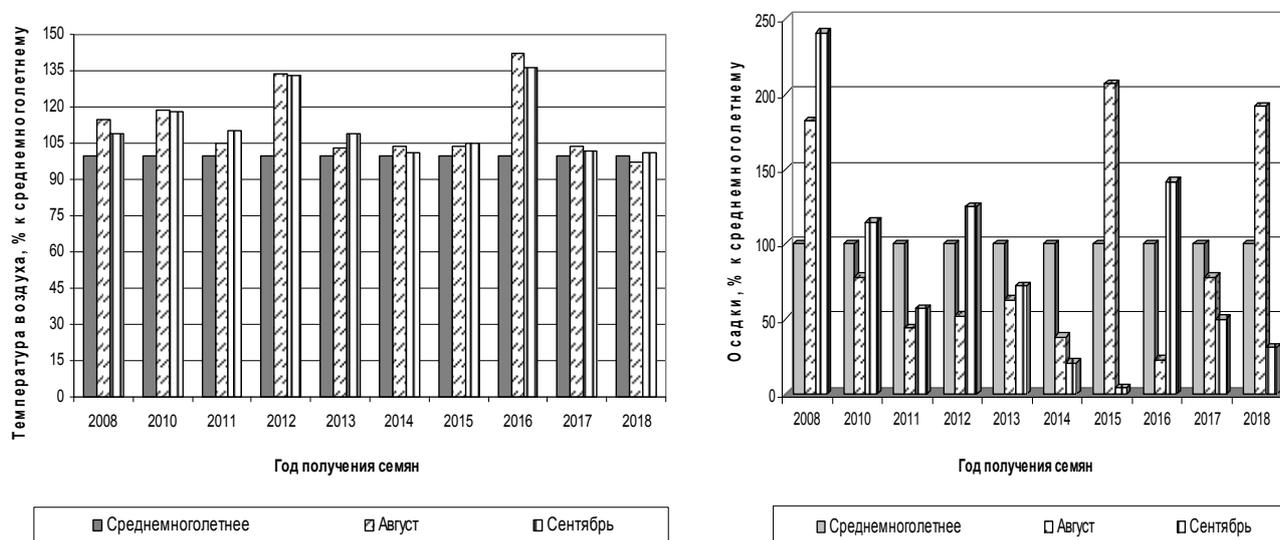


Рис. 1. Режим температуры воздуха и влагообеспеченности в период созревания семян, % к среднеголетнему значению (2008–2018 гг., Тюмень)

Fig. 1. Air temperature and moisture supply regimes during the seed maturation period, % of the long-term mean value (2008–2018, Tyumen)

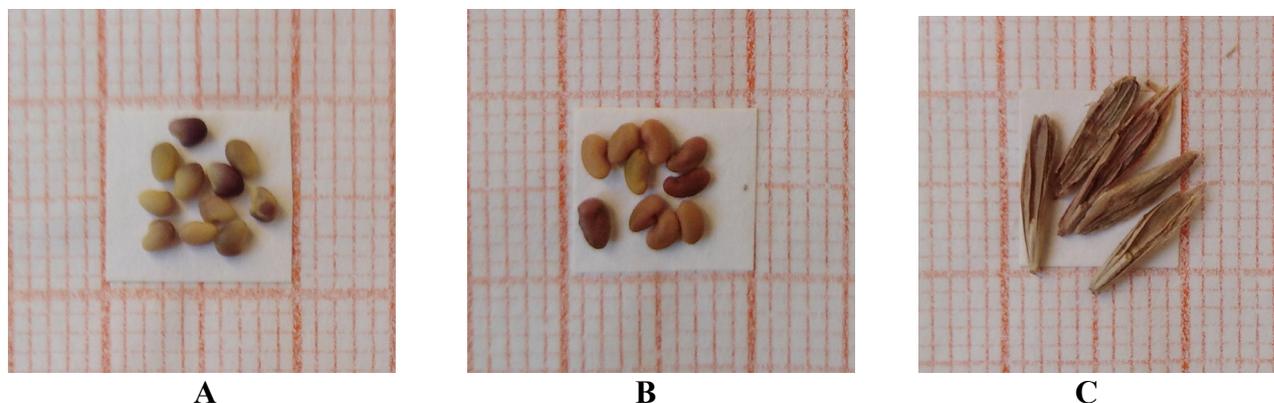


Рис. 2. Семена многолетних трав: А – клевер луговой (*Trifolium pratense* L.); В – люцерна изменчивая (*Medicago varia* Martyn); С – кострца безостый (*Bromopsis inermis* (Leyss.) Holub)

Fig. 2. Seeds of perennial grasses: А – red clover (*Trifolium pratense* L.); В – changeable alfalfa (*Medicago varia* Martyn); С – awnless bromegrass (*Bromopsis inermis* (Leyss.) Holub)

«Сортовые и посевные качества» (GOST R 52325-2005..., 2009). Для данной категории семян кондиционность (пригодность для посева в полевых условиях) ограничена значением лабораторной всхожести в 80%. Содержание твердых семян у бобовых не учитывалось исходя из того, что образцы представлены зарегистрированными сортами и популяциями, созданными из окультуренных форм с неоднократным отбором и их первоначальная всхожесть была высокой.

Для анализа использовали семена одних и тех же партий, которые в процессе хранения были проверены от 1 до 4 раз. Количество образцов (n) подбиралось исходя из их наличия; выборки со сроком хранения 0,5 года включали наибольшее число образцов (32–100) в зависимости от культуры, но оно с каждым годом снижалось и к окончанию испытаний включало 7–10 образцов. Все значения всхожести для исследованных 140 образцов костреца безостого, 300 клевера лугового, 88 люцерны изменчивой были сгруппированы по срокам хранения семян от 0,5 года до 9,5 лет. В итоговых таблицах показаны вариационные ряды средних значений показателя из небольших выборок. Для статистической характеристики их разнообразия применяли указание наименьшей и наибольшей величин из всех отмеченных значений (lim min÷max) (Plokhinsky, 1978), а также определяли основные показатели – средняя арифметическая (\bar{x}); ошибка средней арифметической ($\pm s_x$); стандартное отклонение (s) и коэффициент вариации (V) (Dospikhov, 1985).

Результаты и обсуждение

Bromopsis inermis (Leys.) Holub

Среди многолетних трав, изучаемых в Северном Зауралье, наиболее распространены и являются перспективными для селекции кострец безостый и клевер луговой (Lipovtyna, 2016; Lipovtyna, Leonidov, 2016). В условиях Тюмени ко времени сбора урожая костреца безостого во II-III декаду августа сумма эффективных температур составляет свыше необходимых для него 1100°C, что обеспечивает формирование качественных семян. Получаемые в течение 7 лет свежубранные семена костреца безостого через 0,5 года имели диапазон значений всхожести 75–95% ($\bar{x} = 89 \pm 0,9\%$). Через год всхожесть образцов большинства исследуемых партий уменьшилась на 2–6%, кроме партии семян 2016 г. со снижением высокой исходной всхожести сразу на 20%. Средняя всхожесть семян была на уровне $82 \pm 1,3\%$, что соответствовало требованиям ГОСТ для посева.

За 2,5 года хранения среднее значение всхожести костреца безостого составило $74 \pm 1,6\%$, в сравнении с предыдущим годом оно уменьшилось на 8%; семена высокого качества, имеющие всхожесть не менее 80%, были только в партии урожая 2010 г. Хорошая всхожесть (77–79%) была и у партий семян 2015, 2018 г., хотя уже не соответствовала требованиям для оригинальных семян. Из этого можно заключить, что кондиционность семян по всхожести у костреца безостого чаще всего ограничивается сроком в 1,5 года (табл. 1).

Таблица 1. Снижение всхожести семян костреца безостого (*Bromopsis inermis* (Leys.) Holub) в процессе хранения

Table 1. Decreasing germination rates of awnless bromegrass (*Bromopsis inermis* (Leys.) Holub) seeds during storage

Год получения семян / Harvest year	Срок хранения семян, лет / Всхожесть (\bar{x}), % / Storage period, years / Germination rate (\bar{x}), %				
	0,5	1,5	2,5	3,5	4,5
2010	94	92	89	75	63
2012	91	–	–	–	28
2013	91	85	–	–	26
2015	94	92	79	35	–
2016	92	72	60	37	–
2017	75	70	65	–	52
2018	89	83	77	67	–
n	58	29	24	20	10
Результат / Result:					
lim (min÷max)	75÷95	70÷92	60÷89	35÷75	26÷63
\bar{x}	89	82	74	53	42
s_x , %	0,9	1,3	1,6	3,6	3,8
S, %	6,9	7,3	7,9	16,4	12,1
V, %	7,8	9,5	10,5	29,8	25,0

Примечание: \bar{x} – средняя арифметическая; n – количество образцов в испытании; lim (min ÷ max) – диапазон всех отмеченных значений; s_x – ошибка средней; s – стандартное отклонение; V – коэффициент вариации

Note: \bar{x} – arithmetic mean; n – the number of samples in the test; lim (min ÷ max) – range of all recorded values; s_x – error of the mean; s – standard deviation; V – coefficient of variation

Существенное снижение всхожести у семян коостреца безостого произошло после 3,5 лет хранения: среди четырех исследуемых партий семян только у образцов, полученных в 2010 г., сохранилась высокая всхожесть (75%). У образцов 2015, 2016 г. всхожесть составила всего 35–37%, снизившись за год хранения сразу на 23–44% от предыдущей. К концу испытаний, через 4,5 года хранения, средняя всхожесть составляла $42 \pm 3,8\%$ при диапазоне 26–63%. Также важно отметить, что при проведе-

всхожесть находилась на уровне $86 \pm 0,6\%$, что характеризовало их хорошее посевное качество, которое оставалось высоким в течение 2,5 лет после сбора не у всех образцов – средняя всхожесть $77 \pm 1,3\%$ уже не соответствовала требованиям ГОСТ. Через 3,5 года хранения семян верхний диапазон значений всхожести оставался высоким (82%), но среднее значение $67 \pm 1,8\%$ указывало на преобладающее количество образцов, утративших кондиционность (табл. 2).

Таблица 2. Снижение всхожести семян клевера лугового (*Trifolium pratense* L.) в процессе хранения

Table 2. Decreasing germination rates of red clover (*Trifolium pratense* L.) seeds during storage

Год получения семян / Harvest year	Срок хранения семян, лет / Всхожесть (\bar{x}), % / Storage period, years / Germination rate (\bar{x}), %									
	0,5	1,5	2,5	3,5	4,5	5,5	6,5	7,5	8,5	9,5
2008	–	–	–	–	–	–	–	–	–	11
2010	88	–	–	–	–	–	–	59	52	23
2011	86	84	–	–	–	–	50	43	30	–
2012	78	–	–	–	–	58	53	39	–	–
2013	81	80	–	–	64	51	33	–	–	–
2014	85	–	–	73	60	–	–	–	–	–
2015	95	–	78	64	–	–	–	–	–	–
2017	92	88	84	74	63	–	–	–	–	–
2018	87	85	70	57	–	–	–	–	–	–
n	100	70	30	23	32	8	13	15	9	8
Результат / Result:										
lim (min÷max)	75÷95	77÷90	65÷89	50÷82	39÷73	40÷72	32÷64	32÷60	28÷60	7÷25
\bar{x}	86	84	77	67	62	54	45	47	41	17
$s_{\bar{x}}$, %	0,6	0,5	1,3	1,8	1,3	4,0	2,5	2,7	3,8	2,2
S, %	6,1	4,2	7,2	8,6	7,1	11,4	9,1	10,4	11,5	6,2
V, %	7,0	5,0	9,3	13,0	11,0	20,9	18,0	22,2	27,2	43,1

Примечание: \bar{x} – средняя арифметическая; n – количество образцов в испытании; lim (min ÷ max) – диапазон всех отмеченных значений; $s_{\bar{x}}$ – ошибка средней; s – стандартное отклонение; V – коэффициент вариации

Note: \bar{x} – arithmetic mean; n – number of samples in the test; lim (min ÷ max) – range of all recorded values; $s_{\bar{x}}$ – error of the mean; s – standard deviation; V – coefficient of variation

нии анализов у образцов с низкой всхожестью (менее 50%) всегда наблюдалось развитие плесневых грибов, что может указывать на их негативное влияние в снижении качества хранящихся семян.

Trifolium pratense L.

Клевер луговой в условиях Тюменской области наиболее распространен среди других многолетних бобовых культур. Несмотря на продолжительный период вегетации – свыше 150 дней, к II–III декаде сентября сумма эффективных температур достигает свыше 1400°C , что является достаточным для созревания семян. По результатам анализа, у свежесобраных в 2010–2018 гг. образцов семян клевера лугового, через 0,5 года лабораторная

всхожесть семян в период хранения от 4,5 до 8,5 лет постепенно снижалась: нижний диапазон – с 39 до 28%, верхний – с 73 до 60%, а общее среднее значение всхожести ($62 \pm 1,3\%$) за 4 года уменьшилось на 21% ($41 \pm 3,8\%$). Минимальные значения всхожести (7–25%) у хранившихся семян отмечены через 9,5 лет; по средней всхожести $17 \pm 2,2\%$ было очевидно, что испытания можно завершить. В результате настоящих исследований установлено, что лабораторная всхожесть $\geq 80\%$ у большинства хранящихся в комнатных условиях семян клевера лугового сохраняется 1,5 года после сбора урожая. Дальнейшее снижение всхожести происходит постепенно и в течение 10 лет доходит до минимальных значений, когда хранение утрачивает смысл.

Также анализ полученных данных показал, что изменения всхожести образцов семян за каждый отдельный год при высоких первоначальных значениях были различны: семена, полученные в 2015 г., стали некондиционными после 2,5 лет хранения, а семена урожая 2017 г. – после 3,5 лет; образцы урожая 2012 г. через 6,5 лет хранения имели всхожесть 53%, а образцы 2013 г. – только 33%, хотя изначальная всхожесть у полученных в эти годы семян составляла 78 и 81%. Для установления вероятной причины были рассмотрены погодные условия периода, предшествующего уборке семян. Для пары лет – 2015 и 2017 г. – условия по температуре воздуха были практически одинаковыми, а по выпавшим осадкам существенно отличались. В августе 2015 г. сумма осадков была выше нормы (58 мм) на 107%, с практически полным их отсутствием в сентябре (4% от нормы в 54 мм). В 2017 г. период с августа по сентябрь был засушливым – осадков выпало на 22–50% ниже нормы. Следовательно, семена в период созревания в полевых условиях 2015 г. подвергались большему воздействию влаги, чем семена в 2017 г., что могло повлиять на их дальнейшее качество.

Образцы семян, полученные в 2012, 2013 г., через 5,5 лет имели всхожесть на одном уровне – $54 \pm 4,0\%$; отличия проявились только через 6,5 лет хранения. Семена, выращенные в 2012 г., в период созревания получили значительно больше тепла (+34% к норме) и больше влаги, чем за аналогичный период 2013 г. с температурой воздуха, несущественно превышающей норму, и суммой осадков на 28% ниже нормы, однако по этим данным нельзя сделать однозначных выводов о степени влияния погодных факторов. Существенная разница в качестве семян у разных образцов может быть обусловлена влиянием патогенной микрофлоры. Подтверждением чего является исследование семян клевера лугового на зараженность фитопатогенами, проведенное в 2013 г. сотрудниками НИИСХ Северного Зауралья Л. В. Марченко и Л. В. Григорьевой в период их работы с многолетними травами (табл. 3).

В результате фитоэкспертизы на семенах клевера лугового они отметили наличие грибов из рода *Fusarium*

sp., *Alternaria* sp. и группу плесневых с общим заражением от 1,4 до 15,3%. Образцы разных сортов отличались по степени зараженности. Отмечено, что сорта с зараженностью 6,7 и 15,3% имели пониженную всхожесть – 89 и 84%, в то время как у сортов с меньшей зараженностью (1,4–5,6%) лабораторная всхожесть составила 93–97%. Аналогичные результаты были получены при изучении хранящегося продовольственного зерна, что позволило сделать вывод: все изменения качества семян при хранении тесно связаны со степенью их поражения грибами (*Alternaria*, *Fusarium*, *Penicillium*) (Semenov, Fedorova, 1984) – вероятно, справедливый и для других культур. Исследователями отмечалось, что при правильном хранении кондиционного семенного материала численность микроорганизмов на семенах уменьшается и изменяется процентное соотношение между разными видами, однако полностью зараженностью семенной массы грибами (*Alternaria*, *Helmintosporium*, *Fusarium*) не исчезает даже при длительном хранении в течение нескольких лет и является фактором снижения всхожести.

Medicago varia Martyn

Люцерна изменчивая является наиболее ценным кормовым растением и также изучалась в условиях Сибири. Для созревания семян ей требуется 105–125 дней и сумма эффективных температур около 2000°C. Годы с прохладной и дождливой погодой ухудшают условия цветения и плодообразования, поэтому не все сорта, особенно во влажные годы, дают вызревшие семена (Макагова, 1974). Наблюдения исследователя справедливы: несмотря на многие преимущества данной культуры, начатая селекционная работа с ней из-за трудностей в получении семян впоследствии была прекращена. В условиях Тюмени естественное окончание вегетации у люцерны наблюдалось позже всех полевых культур и отмечалось в октябре. Проверка всхожести имеющихся образцов урожая 2008–2013 гг. показала, что полученные семена сохраняли посевное качество, близкое к требованиям ГОСТ ($77 \pm 1,8\%$), в течение 5,5 лет после сбора (табл. 4).

Таблица 3. Результаты фитосанитарной экспертизы семян клевера лугового (*Trifolium pratense* L.)
(по: Marchenko, Grigoryeva, 2013)

Table 3. Phytosanitary examination results for red clover (*Trifolium pratense* L.) seeds
(from Marchenko, Grigoryeva, 2013)

Сорт / Cultivar	Лабораторная всхожесть, % / Laboratory germination, %	Зараженность семян, % / Infection of seeds, %			
		<i>Fusarium</i> sp.	<i>Alternaria</i> sp.	Плесневые грибы / Mold fungi	Общая / Total
Родник Сибири / Rodnik Sibiri	89	4,0	1,7	1,0	6,7
Ермак / Ermak	93	1,3	0,7	1,3	3,3
Памяти Бурлаки / Pamyati Burlaki	94	0,7	1,3	0,7	2,7
Атлант / Atlant	97	0	0,7	0,7	1,4
Гефест / Gefest	97	0,3	2,0	1,0	3,3
Светлячок / Svetlyachok	84	4,3	4,0	7,0	15,3
Сударь / Sudar	93	0,3	2,3	3,0	5,6

Таблица 4. Снижение всхожести семян люцерны изменчивой (*Medicago varia* Martyn) в процессе хранения
Table 4. Decreasing germination rates of changeable alfalfa (*Medicago varia* Martyn) seeds during storage

Год получения семян / Harvest year	Срок хранения семян, лет / Всхожесть (\bar{x}), % / Storage period, years / Germination rate (\bar{x}), %								
	0,5	1,5	4,5	5,5	6,5	7,5	8,5	9,5	
2008	-	-	-	-	-	-	-	-	36
2011	84	-	-	-	57	-	-	-	50
2012	86	-	-	77	-	-	68	-	-
2013	83	85	75	-	-	66	-	-	-
n	32	10	7	7	7	8	8	8	9
Результат / Result:									
lim (min÷max)	78÷91	81÷89	69÷83	70÷84	47÷68	54÷78	58÷79	20÷59	
\bar{x}	84	85	75	77	57	66	68	43	
s_x , %	0,5	0,9	1,8	1,8	3,0	2,6	2,5	3,9	
S, %	3,1	2,7	4,9	4,8	8,0	7,3	6,9	11,9	
V, %	3,6	3,2	10,4	6,2	14,1	11,0	10,2	27,7	

Примечание: \bar{x} – средняя арифметическая; n – количество образцов в испытании; lim (min ÷ max) – диапазон всех отмеченных значений; s_x – ошибка средней; s – стандартное отклонение; V – коэффициент вариации

Note: \bar{x} – arithmetic mean; n – the number of samples in the test; lim (min ÷ max) – range of all recorded values; s_x – error of the mean; s – standard deviation; V – coefficient of variation

Данные по средней всхожести семян, хранившихся от 0,5 до 8,5 лет, имеют вариацию с $57 \pm 3\%$ до $68 \pm 2,5\%$, что объясняется тем, что в выборках были представлены сохранившиеся образцы только за один год урожая. Через 9,5 лет хранения всхожесть оставшихся семян люцерны снизилась до значений 20–59%, но оставалось относительно высокой для такого срока и в среднем составляла $43 \pm 3,9\%$. Также вызывает интерес то, что на сохранившихся образцах семян при проведении анализа плесень отсутствовала, что говорит об их лучшей природной защите от заселенности микрофлорой.

Сравнивая всхожесть семян изучаемых культур, можно заметить, что за время хранения ее ежегодное снижение было различным. У семян костреца безостого она за 1,5–2,5 года после сбора снижалась на 7 и 8%, после 3,5 лет – на 21%, после 4,5 лет – на 11%. У семян клевера лугового за 5,5 лет хранения всхожесть снижалась также неравномерно, но в меньшей степени – от 2 до 13%, а в период 6,5–8,5 лет была практически на одном уровне и только после 9,5 лет снизилась сразу на 24%. У люцерны изменчивой за 5,5 лет всхожесть семян снизилась всего на 10% и отмечалась максимальная сохранность качества семян к концу исследований (рис. 3).

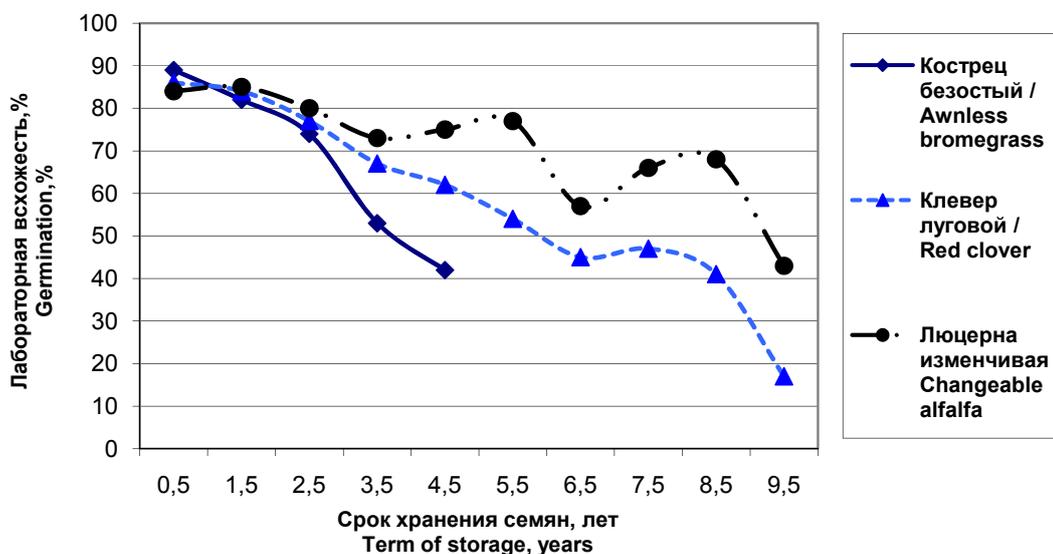


Рис. 3. Динамика снижения лабораторной всхожести при хранении
Fig. 3. Dynamics of the decreases in laboratory germination rates during seed storage

Исходя из этого, можно сделать предположение о максимальном сроке хранения семян, в течение которого образцы с ежегодным наименьшим снижением всхожести могут полностью утратить способность к прорастанию. Для костреца безостого при установленной динамике снижения он составит не более 6 лет. Для семян бобовых культур, очевидно, что он превысит 10 лет, однако для клевера лугового будет значительно меньше, чем для люцерны изменчивой, у которой средняя всхожесть семян за весь период хранения снизилась всего на 41% от первоначальной, в то время как у семян клевера лугового – на 69%.

Статистическая оценка результатов проведенной работы показала, что вариация между значениями в представленных выборках у всех исследуемых культур с годами возрастала и достигала максимальных значений к концу испытаний. Наименьшая она была в выборках данных первых лет хранения, затем увеличивалась: коэффициент вариации (V), составлявший вначале 3,6–7,8%, за годы изменялся до 27,7–43,1%, неоднородность исследуемого материала повышалась. Оказалось, что высокая исходная всхожесть семян не была гарантией их длительной сохранности. Сумма негативных факторов постоянно влияла на потенциал их жизнеспособности, посевные качества сохранялись у ограниченного числа образцов.

Заключение

Исследована лабораторная всхожесть семян многолетних трав, выращенных в селекционных питомниках в 2008–2018 гг. в условиях Тюменской области. При постоянном хранении семян в помещении без специальных условий при температуре воздуха 18–22°C и неконтролируемой влажности воздуха по показателю «всхожесть» семена большинства образцов костреца безостого и клевера лугового оставались кондиционными (с результатом не менее 80%) и пригодными для посева в полевых условиях в течение 1,5 лет после сбора, люцерны изменчивой – до 5,5 лет. Между образцами семян, полученных в разные годы, и семенами одного года урожая при увеличении срока хранения в значениях всхожести отмечалось и увеличение разницы между ними (V = 3,6–29,8%), поэтому сроки хранения для разных образцов существенно отличались, а высокая исходная всхожесть семян не была гарантией их длительной сохранности.

На образцах семян с низкой всхожестью отмечалось развитие плесневых грибов, что указывало на их негативное влияние в период хранения семян, степень которого зависела от разного уровня заселенности микроорганизмами. Семена многолетних трав, представляющие ценность как селекционные или коллекционные образцы, с лабораторной всхожестью не ниже 50% для размножения могут высеваться с повышенной нормой высева на отдельных участках, при этом возможность максимального практического использования для семян костреца безостого составляет до 3,5 лет; клевера лугового – до 5,5 лет; люцерны изменчивой – до 8,5 лет.

References / Литература

Androsova D.N., Danilova N.S., Borisova S.Z. effect of storage duration on germinative capacity and character of seed germination of Yakutian plants. *Rastitelnye resursy = Plant Resources*. 2019;55(3):353-361. [in Russian] (Андросова Д.Н., Данилова Н.С., Борисова С.З. Влияние срока

хранения на всхожесть и характер прорастания некоторых полезных растений Якутии. *Rastitelnye resursy*. 2019;55(3):353-361. DOI; 10.1134/S003399461903004X

Austin R.B. Effects of environment before harvesting on viability (Vliyaniye okruzhayushchey sredy do uborki urozhaya na zhiznesposobnost semyan). In: M.K. Firsova (ed.). *Viability of Seeds (Zhiznesposobnost semyan)*. Moscow: Kolos; 1978. p.113-141. [in Russian] (Остин Р.Б. Влияние окружающей среды до уборки урожая на жизнеспособность семян. В кн.: *Жизнеспособность семян* / под ред. М.К. Фирсовой. Москва: Колос; 1978. С.113-141).

Barton L. Seed preservation and longevity (Khraneniye semyan i ikh dolgovechnost). Moscow: Kolos; 1964. [in Russian] (Бартон Л. Хранение семян и их долговечность. Москва: Колос; 1964).

Christensen C.M. Microflora and seed deterioration (Mikroflora i ukhudsheniye kachestva semyan). In: M.K. Firsova (ed.). *Viability of Seeds (Zhiznesposobnost semyan)*. Moscow: Kolos; 1978. p.63-91. [in Russian] (Кристенсен К.М. Микрофлора и ухудшение качества семян. В кн.: *Жизнеспособность семян* / под ред. М.К. Фирсовой. Москва: Колос; 1978. С.63-91).

Dospikhov V.A. Methodology of field trial (Metodika polevogo opyta). Moscow: Agropromizdat; 1985. [in Russian] (Доспехов В.А. Методика полевого опыта. Москва: Агропромиздат; 1985).

Filimonov M.A. Seeds of fodder plants and their biological properties (Semena kormovykh rasteniy i ikh biologicheskiye svoystva). Moscow: Selkhozizdat; 1961. [in Russian] (Филимонов М.А. Семена кормовых растений и их биологические свойства. Москва: Сельхозиздат; 1961).

Fomina T.I. Duration of seed preservation of wild ornamental species. *Siberian Herald of Agricultural Science*. 2008;12(192):31-35. [in Russian] (Фомина Т.И. Длительность хранения семян декоративных видов природной флоры. *Сибирский вестник сельскохозяйственной науки*. 2008;12(192):31-35).

Fotev Yu.V., Belousova V.P. Germination of cowpea [*Vigna unguiculata* (L) Walp.] seeds in relation to the storage duration under laboratory conditions. *Modern Problems of Science and Education*. 2015;(5):703. [in Russian] (Фотев Ю.В., Белоусова В.П. Прорастание семян вигны [*Vigna unguiculata* (L) Walp.] в связи с продолжительностью их хранения в условиях лаборатории. *Современные проблемы науки и образования*. 2015;(5):703).

Genebank Standards for Plant Genetic Resources for Food and Agriculture. Revised edition. Rome: FAO; 2014. Available from: <http://www.fao.org/3/a-i3704e.pdf> [accessed Feb. 10, 2023].

Glubsheva T.N. Variability of hardseed feature of alfalfa. *Belgorod State University Scientific Bulletin. Series: Natural Sciences*. 2009;3(58):20-27. [in Russian] (Глубшева Т.Н. Изменчивость люцерны по твердосемянности. *Научные ведомости Белгородского Государственного университета. Серия: естественные науки*. 2009;3(58):20-27).

GOST 12038-84. Interstate standard. Agricultural seeds. Methods for determination of germination. Moscow: Standartinform; 2011. [in Russian] (ГОСТ 12038-84. Межгосударственный стандарт. Семена сельскохозяйственных культур. Методы определения всхожести. Москва: Стандартинформ; 2011). URL: <http://docs.cntd.ru/document/gost-12038-84> [дата обращения: 26.01.2023].

GOST R 52325-2005 National standard of the Russian Federation. Seeds of agricultural plants. Varietal and sowing

- characteristics. General specifications. Moscow: Standartinform; 2009. [in Russian] (ГОСТ Р 52325-2005. Национальный стандарт Российской Федерации. Семена сельскохозяйственных растений. Сортовые и посевные качества. Общие технические условия. Москва: Стандартинформ; 2009). URL: <https://docs.cntd.ru/document/1200039547> [дата обращения: 26.01.2023].
- Lipovtysna T.P. Results of awnless brome-grass (*Bromopsis inermis* Leyss.) breeding in Northern Trans-Ural Region. *Agrarian Science Euro-North-East*. 2016;4(53):15-21. [in Russian] (Липовцына Т.П. Результаты селекции костреца безостого (*Bromopsis inermis* Leyss.) в Северном Зауралье. *Аграрная наука Евро-Северо-Востока*. 2016;4 (53):15-21).
- Lipovtysna T.P., Leonidov Y.E. New variety of meadow clover "Saldo". *Achievements of Science and Technology of AIC*. 2016;30(11):69-72. [in Russian] (Липовцына Т.П., Леонидов Ю.Е. Новый сорт клевера лугового Сальдо. *Достижения науки и техники АПК*. 2016;30(11):69-72).
- Lyushinsky V.V., Prizhukov F.B. Seed production of perennial grasses (Semenovodstvo mnogoletnikh trav). Moscow: Kolos; 1973. [in Russian] (Люшинский В.В., Прижук Ф.Б. Семеноводство многолетних трав. Москва: Колос; 1973).
- Makarova G.I. Perennial fodder grasses of Siberia (Mноголетние кормовые травы Sibiri). Omsk: West Siberian Book Publishers; 1974. [in Russian] (Макарова Г.И. Многолетние кормовые травы Сибири. Омск: Западно-Сибирское книжное издательство; 1974).
- Marchenko L.V., Grigoryeva L.V. Phytosanitary evaluation of red clover seeds (Fitosanitarnaya otsenka semyan klevvera lugovogo). In: N.I. Kashevarov, L.F. Ashmarina (eds). *The current state and strategy for the development of fodder production in the 21st century: proceedings of the Scientific and Practical Conference; Novosibirsk, July 9–12, 2012 (Sovremennoye sostoyaniye i strategiya razvitiya kormoproizvodstva v XXI veke: materialy nauchno-prakticheskoy konferentsii; Novosibirsk, 9–12 iyulya 2012 g.)*. Novosibirsk: SB RAAS; 2013. p.182-185. [in Russian] (Марченко Л.В., Григорьева Л.В. Фитосанитарная оценка семян клевера лугового. В кн.: *Современное состояние и стратегия развития кормопроизводства в XXI веке: материалы научно-практической конференции; Новосибирск, 9–12 июля 2012 г.* / под ред. Н.И. Кашеварова, Л.Ф. Ашмариной. Новосибирск: СО РАСХН; 2013. С.182-185).
- Moore R.P. Effects of mechanical injuries on viability (Vliyaniye mekhanicheskikh povrezhdeniy na zhiznesposobnost semyan). In: M.K. Firsova (ed.). *Viability of Seeds (Zhiznesposobnost semyan)*. Moscow: Kolos; 1978. p.94-111. [in Russian] (Мур Р.П. Влияние механических повреждений на жизнеспособность семян. В кн. *Жизнеспособность семян* / под ред. М.К. Фирсовой. Москва: Колос; 1978. С.94-111).
- Nikolaeva M.G., Lyanguzova I.V., Pozdova L.M. Seed biology (Biologiya semyan). St. Petersburg: Research Institute of Chemistry, St. Petersburg State University; 1999. [in Russian] (Николаева М.Г., Лянгузова И.В., Поздова Л.М. Биология семян. Санкт-Петербург: НИИ химии Санкт-Петербургского государственного университета; 1999).
- Plokhinsky N.A. *Mathematical methods in biology (Matematicheskiye metody v biologii)*. Moscow: Moscow State University; 1978. [in Russian] (Плохинский Н.А. Математические методы в биологии. Москва: Московский государственный университет; 1978).
- Rakovskaya N.V., Zabegaeva O.N., Dzyubenko E.A. Seed quality evaluation in the collection of *Cyatopsis tetragonoloba* after long-term storage under uncontrolled conditions. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2019;180(4):48-58. [in Russian] (Раковская Н.В., Забегаева О.Н., Дзюбенко Е.А. Оценка качества семян коллекции циамописа четырехкрыльничкового при длительном хранении в неконтролируемых условиях. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2019;180(4):48-58). DOI: 10.30901/2227-8834-2019-4-48-58
- Roberts E.H. Introduction. Storage environment and the control of viability (Vvedeniye. Vliyaniye usloviy khraneniya semyan na ikh zhiznesposobnost). In: M.K. Firsova (ed.). *Viability of Seeds (Zhiznesposobnost semyan)*. Moscow: Kolos; 1978. p.9-52. [in Russian] (Робертс Е.Г. Введение. Влияние условий хранения семян на их жизнеспособность. В кн.: *Жизнеспособность семян* / под ред. М.К. Фирсовой. Москва: Колос; 1978. С.9-52).
- Semenov A.Ya., Fedorova R.N. Cereal seed infection (Infektsiya semyan khlebnykh zlakov). Moscow: Kolos; 1984. [in Russian] (Семенов А.Я., Федорова Р.Н. Инфекция семян хлебных злаков. Москва: Колос; 1984).
- Stepanov A.F., Prokhorova N.A. Raising of seeding qualities and storage of rare perennial fodder crops (Povysheniye posevnykh kachestv i khraneniye mnogoletnikh malorasprostranennykh kormovoykh kultur). Omsk: Omsk State Agrarian University; 2010. [in Russian] (Степанов А.Ф., Прохорова Н.А. Повышение посевных качеств и хранение многолетних малораспространенных кормовых культур. Омск: Омский государственный аграрный университет; 2010).
- Storage of forage plant seeds: Guidelines (Khraneniye semyan kormovoykh rasteniy: Metodicheskiye ukazaniya). Moscow: Russian State Agrarian University – Moscow Timiryazev Agricultural Academy; 2010. [in Russian] (Хранение семян кормовых растений: Методические указания. Москва: РГАУ – МСХА им. К.А. Тимирязева; 2010).
- Tkachenko K.G. Complementary methods for studying resource plant species in field and stationary conditions. *Field Biologist Journal*. 2021;3(1):74-86. [in Russian] (Ткаченко К.Г. Комплементарные методы изучения ресурсных видов растений в полевых и стационарных условиях. *Полевой журнал биолога*. 2021;3(1):74-86). DOI: 10.52575/2658-3453-2021-3-1-74-86

Информация об авторе:

Наталья Александровна Феокистова, научный сотрудник, Федеральный исследовательский центр Тюменский научный центр Сибирского отделения Российской академии наук, Научно-исследовательский институт сельского хозяйства Северного Зауралья – филиал ТНЦ СО РАН, 625501 Россия, Тюменская обл., Тюменский р-н, п. Московский, ул. Бурлаки, 2, nata_feo@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-9418-6218>

Information about the author

Natalya A. Feoktistova, Researcher, Tyumen Scientific Center of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Research Institute of Agriculture for the Northern Trans-Ural Region, branch of the TSC SB RAS, 2 Burlaki St., Moskovsky Settle., Tyumensky District, Tyumen Province 625501, Russia, nata_feo@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-9418-6218>

Статья поступила в редакцию 26.10.2022; одобрена после рецензирования 01.03.2023; принята к публикации 01.06.2023.
The article was submitted on 26.10.2022; approved after reviewing on 01.03.2023; accepted for publication on 01.06.2023.

КОЛЛЕКЦИИ МИРОВЫХ ГЕНЕТИЧЕСКИХ РЕСУРСОВ КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ ДЛЯ РАЗВИТИЯ ПРИОРИТЕТНЫХ НАПРАВЛЕНИЙ СЕЛЕКЦИИ

Научная статья
УДК 631:633.28
DOI: 10.30901/2227-8834-2023-2-87-100



Хозяйственная оценка образцов коллекции рода *Agropyron Gaertn.* (житняк) в условиях Центральной Якутии

А. А. Кочегина¹, В. М. Корякина²

¹ Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, Санкт-Петербург, Россия

² Якутский научный центр Сибирского отделения Российской академии наук, Якутский научно-исследовательский институт сельского хозяйства имени М.Г. Сафронова, Якутск, Россия

Автор, ответственный за переписку: Альбина Анатольевна Кочегина, akohegina@rambler.ru

Изучение представителей рода Житняк как уникального растения, ценной кормовой и фитомелиоративной многолетней аридной ксерофитной культуры вызывает большой интерес селекционеров, генетиков, биологов, экологов, работников сельского и лесного хозяйства южных регионов нашей страны, стран СНГ, ряда европейских и малоазиатских стран, США и Канады, Китая. В жестких условиях резко континентального климата северного региона Центральной Якутии изучение образцов пяти видов житняка мировой коллекции ВИР проведено впервые. Введение житняка, широко распространенного в этом регионе, в культуру и создание новых сортов, адаптированных к местным условиям, – насущная задача кормопроизводства. Наличие у рода *Agropyron Gaertn.* полиплоидного ряда расширяет возможности использования образцов житняка в гибридизации. Цель работы – изучение и отбор исходного перспективного материала житняка для дальнейшего использования в селекции по созданию нового сорта сенокосно-пастбищного типа, выявление образцов по наиболее ценным хозяйственным признакам.

Представлены трехлетние (2018–2020 гг.) результаты изучения 22 образцов коллекции житняка разного эколого-географического происхождения (Украина, Россия, США, Казахстан, Венгрия) с учетом климатических условий вегетационного периода. За двухлетний период по средней урожайности зеленой кормовой массы выделились житняки: к-52382 (143,7 г/растение) из Павлодарской области Казахстана и казахстанский сорт 'Батыр' (142,5 г/растение); по урожайности сухой кормовой массы выделились житняки гребневидные к-52382 (в среднем 65,8 г/растение), к-51330 из Челябинской области (56,1 г/растение) и сорт 'Батыр' (53,2 г/растение). По высокой урожайности семян выделились образцы житняка сибирского к-52440 (28,4 г/м²), житняка гребневидного дикорастущего к-51330 (25,2 г/м²) и к-52380 (19,4 г/м²), житняка керченского к-48705 (17,3 г/м²). Проведена оценка питательных веществ и энергии в образцах коллекции.

Ключевые слова: виды житняка, образец, климатические условия, урожайность, химический состав, питательная ценность

Благодарности: работа выполнена в рамках государственного задания согласно тематическому плану ВИР по проекту № 0662-2019-0005 «Раскрытие потенциала и разработка стратегии рационального использования генетического разнообразия ресурсов кормовых культурных растений и их диких родичей, сохраняемого в семенных и гербарных коллекциях ВИР».

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

Для цитирования: Кочегина А.А., Корякина В.М. Хозяйственная оценка образцов коллекции рода *Agropyron Gaertn.* (житняк) в условиях Центральной Якутии. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2023;184(2):87-100. DOI: 10.30901/2227-8834-2023-2-87-100

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

Original article

DOI: 10.30901/2227-8834-2023-2-87-100

Evaluation of commercial traits in the accessions of the wheatgrass genus (*Agropyron* Gaertn.) under the conditions of Central Yakutia

Albina A. Kochegina¹, Venera M. Koryakina²¹ N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, St. Petersburg, Russia² Yakut Scientific Center of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, M.G. Safronov Yakut Scientific Research Institute of Agriculture, Yakutsk, Russia**Corresponding author:** Albina A. Kochegina, akochegina@rambler.ru

Studying plants of the wheatgrass genus as a unique and valuable fodder and phytomeliorating perennial arid xerophytic crop is of great interest to plant breeders, geneticists, biologists, ecologists, agriculturists, and forestry experts in southern regions of Russia, the ex-USSR republics, a number of European and Asia Minor countries, the U.S., Canada, and China. Accessions from the VIR collection representing five wheatgrass species were studied for the first time under the harsh conditions of extremely continental climate in the northern region of Central Yakutia. Introducing wheatgrass, widespread in this region, into cultivation, and releasing new cultivars adapted to local conditions are urgent tasks in forage production. *Agropyron* Gaertn. incorporates polyploid series, which expands the possibilities of using its accessions in hybridization. The aim of this study was to analyze and select promising accessions as sources for further use in breeding practice to develop a new cultivar for hay and pasture purposes, and identify genotypes with the best agronomic characteristics.

Results of a three-year (2018–2020) study involving 22 wheatgrass accessions of various ecogeographic origin are presented. The accessions identified over a two-year period for their average yield of green fodder biomass were k-52382 (143.7 g/plant) from Pavlodar Region of Kazakhstan, and the Kazakh cultivar 'Batyr' (142.5 g/plant); for the yield of dry fodder biomass, crested wheatgrass k-52382 (on average 65.8 g/plant), k-51330 from Chelyabinsk Province (56.1 g/plant), and cv. 'Batyr' (53.2 g/plant); for high seed yield, Siberian wheatgrass accession k-52440 (28.4 g/m²), wild crested wheatgrass k-51330 (25.2 g/m²) and k-52380 (19.4 g/m²), and Kerch wheatgrass k-48705 (17.3 g/m²). Nutrients and energy in the tested accessions were assessed.

Keywords: wheatgrass species, accession, climate conditions, yield, chemical composition, nutritional value

Acknowledgements: the research was performed within the framework of the state task according to the theme plan of VIR, Project No. 0662-2019-0005 "Disclosing the potential and developing a sustainable utilization strategy for the genetic diversity of forage crops and their wild relatives preserved in the seed and herbarium collections at VIR".

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

For citation: Kochegina A.A., Koryakina V.M. Evaluation of commercial traits in the accessions of the wheatgrass genus (*Agropyron* Gaertn.) under the conditions of Central Yakutia. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2023;184(2):87-100.

DOI: 10.30901/2227-8834-2023-2-87-100

Введение

Житняк относится к многолетним аридным богарным кормовым травам, уникальным по эколого-биологическим свойствам (засухоустойчивости, жароустойчивости, зимостойкости, устойчивости к весенним заморозкам, солелюбности, высокой адаптивности к почвенным условиям, кормовой ценности, высокой урожайности зеленой и сухой кормовой массы, семян, долговечности). Как кормовая культура он обладает ценными кормовыми свойствами, высокой питательностью, поскольку содержит весь комплекс незаменимых аминокислот. В нем отмечено высокое содержание лизина. В большей степени житняк используется как пастбищная культура. Высокое содержание белка в надземной массе житняка определяется в значительной степени наличием у него азотфиксирующей способности, что делает его ценным предшественником для других культур. Житняк часто используют в многокомпонентных смесях для формирования устойчивых агрофитоценозов. Он хороший фитомелиорант, устойчив к вытаптыванию на пастбищах, его используют при рекультивации различных деградированных земель, закреплении склонов оврагов, насыпей и т. п. Житняк высевают на солончаках и таким образом подготавливают засоленные участки для сельскохозяйственного освоения. В Евразии в культуре используются 4 вида житняка: ж. гребневидный, ж. гребенчатый, ж. пустынный, ж. сибирский (Shain, Karunin, 1950; Velichko, 1981; Cherepanov, 1995; Bukhteeva et al., 2016).

Изучение, пробные посевы и введение в культуру житняка было начато профессором В. С. Богданом на Валуйской опытной станции (юг Саратовской обл.) в 1896 г., а затем на Краснокутской опытной станции. В ботанических питомниках им изучалось свыше 50 видов дикорастущих растений Южного Поволжья и Северного Прикаспия. Из этого набора растений он выделил два вида житняка – ж. гребневидный и ж. пустынный, которые оказались самыми приспособленными к жестким условиям сухих степей. В первые же годы наблюдений житняк в условиях засушливого степного климата оказался лучшей кормовой травой по урожайности сена, семян, а также по простоте возделывания культуры (Bogdan, 1937).

В 1917 г. Краснокутскую опытную станцию посетил Н. И. Вавилов, работавший тогда профессором Саратовского университета, а в 1924 г. он организовал здесь опорный пункт государственного сортоиспытания Всесоюзного института прикладной ботаники (Panason, Gernantseva, 2009). На Краснокутской опытной станции П. Н. Константиновым были выведены два сорта житняка: 'Краснокутский ширококолосый 4' – ж. гребневидный (единственный диплоидный сорт в реестре сортов Советского Союза) и 'Краснокутский узкоколосый 305' – ж. пустынный. На Камышинской селекционной станции с 1924 г. уже существовала местная популяция. С 1943 г. были районированы первые пять сортов.

В настоящее время в Госреестр селекционных достижений, допущенных к использованию в РФ (State Register..., 2022), включены 22 сорта житняка: ж. гребневидный – 11 сортов, ж. сибирский – 3, ж. пустынный – 8. На Краснокутской опытной станции в 2017 г. был создан новый сорт житняка гребневидного 'Волосатик', получивший такое название из-за многочисленных волосков опушения на семенах. В процессе селекции удалось преодолеть один из основных недостатков этой культуры – мелкосемянность. Масса 1000 семян этого сорта – 3,5 г. Продуктивный пастбищный диплоидный

сорт 'Ненароковский' житняка гребневидного создан в Федеральном научном центре кормопроизводства и агроэкологии имени В.Р. Вильямса в 2022 г.

Климатические изменения способствуют продвижению культуры в районы, где житняка никогда не было. В Орловской области в НИИ кукурузы и сорго выведен новый сорт житняка сибирского 'Кивач' и районирован по Центрально-Черноземному региону. В Дагестанском НИИСХ создан новый жаростойкий диплоидный сорт житняка гребневидного 'Лидер Г' (2016 г.), в Северо-Кавказском федеральном научном аграрном центре – сорт житняка пустынного 'Успех' (2016 г.), солеустойчивый и продуктивный.

В Казахстане, где житняк занимает обширные площади, созданы сорта ширококолосого житняка 'Батыр' (1992 г.), 'Шортандинский ширококолосый' (2011 г.), 'Бурбай' (2015 г.), 'Далалык', 'Талаптан', 'Прогресс 85', 'Таукумский гибридный', 'Толгагай'; сорта узкоколосого житняка 'Тайпакский', 'Уральский узкоколосый', 'Батыс-3159' (Filipova et al., 2017). Основные недостатки, которые отмечают работники аграрного сектора при использовании новых сортов житняка, – неустойчивая кормовая и семенная продуктивность, а также слабая устойчивость к стрессовым факторам среды в условиях Казахстана.

Общезвестно значение для селекции исходного материала. Впервые в Беларуси создан качественно новый исходный материал – фертильные межродовые гибриды житняка с райграсом пастбищным с высокой продуктивностью (Kondratskaya et al., 2017) на основе интрогрессивной гибридизации, дубликации генома и с использованием геномной и клеточной биотехнологий.

Ведущей отраслью сельского хозяйства Республики Саха (Якутия) является животноводство, которое развивается в суровых природно-климатических условиях, с продолжительным стойловым содержанием скота (6-7 месяцев), подкормкой лошадей в самые холодные зимние месяцы и во время выжеребки кобыл. Сдерживающий фактор развития животноводства – низкая обеспеченность кормами. Одной из важных задач кормопроизводства является расширение видового и сортового состава кормовых культур, среди которых важное место может занимать житняк, который хорошо приспособлен к разнообразным природно-климатическим условиям районов республики. Однако житняк в Якутии в культуру еще не введен. Первые успешные опыты по изучению 10 образцов житняка гребневидного и ж. сибирского были поставлены в Якутском НИИСХ с образцами, представленными НПЦ зернового хозяйства Республики Казахстан, в 2014–2017 гг.

Мы постарались разнообразить изучаемую коллекцию житняка расширенным видовым и сортовым составом и подобрали образцы из разных мест произрастания с учетом использования полученных данных в дальнейших селекционно-генетических исследованиях Якутского НИИСХ.

Данная статья является продолжением ранее опубликованной работы, где были приведены результаты двухлетнего изучения тех же образцов житняка (Koryakina, Kochegina, 2021). Как было указано ранее, названия таксонов были приведены нами в соответствии с монографией А. В. Бухтеевой (Bukhteeva et al., 2016). В настоящее время в единые паспортные дескрипторы растений коллекции образцов житняка генбанка ВИР внесены коррективы в соответствии со сводкой «Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах быв-

шего СССР» (Cherepanov, 1995), которые отражены в данной работе. Сорт житняка 'Петровский' (к-50974) в соответствии с литературными данными (Bugaiov et al., 2017) отнесен нами к ж. гребенчатому *A. cristatum* (L.) Beauv.

Материалы и методы исследований

Изучение коллекции житняка проводили в 2018–2020 гг. в условиях второй надпойменной террасы долины реки Лена Хангаласского улуса Центральной Якутии на полевом стационаре лаборатории селекции и семеноводства кормовых культур Якутского НИИ сельского хозяйства в условиях естественного увлажнения. Стационар расположен в 60 км к юго-западу от Якутска между поселком Ой и г. Покровск. Метеорологические данные за вегетационный период 2018–2020 гг. приведены по данным метеостанции в г. Покровске.

Почва опытного участка мерзлотная, таежная палева, осолодевшая, среднесуглинистая, старопахотная, окультуренная, щелочная ($pH_{\text{вод}} - 8,06$), содержание гумуса в верхнем горизонте почвы очень низкое – 1,87%. Содержание нитратного азота – 3,58–14,74 мг/100 г почвы. Предшественник – чистый пар, без внесения удобрений и орошения.

В качестве стандартного сорта для изучения был выбран среднеспелый казахский сорт 'Батыр' ширококолосого житняка, созданный в НПЦ зернового хозяйства им. А.И. Бараева Республики Казахстан для сенокосного использования на обычных зональных почвах степной зоны. Стандарт высевали через 10 образцов. Сорт полу-

чен при индивидуально-групповом отборе из ж. пустынного 'Камышинский 1' с последующим переопылением с лучшими ширококолосыми формами ж. гребневидного и отличается исключительно высокой зимостойкостью и засухоустойчивостью. В период отрастания весной 'Батыр' интенсивно развивает мощную надземную массу. Средняя урожайность зеленой массы – 90,5 ц/га; сухой кормовой массы – 47,1; семян – 2,0–3,5 ц/га. Содержание протеина в сухом веществе – 11,7%, клетчатки – 29,2%, жира – 1,8%, золы – 6,0%, кормовых единиц – 0,68 кг/кг. Сорт районирован с 1992 г. по Акмолинской и Северо-Казахстанской областям (Filipova et al., 2017). 'Батыр' показал хорошие результаты при изучении 10 образцов, представленных НПЦ зернового хозяйства им. Бараева в рамках договора о совместной работе с Якутским НИИСХ, в условиях Якутии в 2014–2017 гг.

Коллекционный питомник житняка был заложен 28 мая 2018 г. широкорядным способом. В коллекции были высеваны 22 образца, из них 3 образца не взошли: ж. Лавренко *A. lavrenkoanum* Prokud. (к-45843), ж. пустынный *A. desertorum* (Fisch. ex Link.) Schultz. (к-35996), ж. сибирский *A. fragile* (Roth) Candargy (syn. *A. fragile* subsp. *sibiricum* (Willd.) Melderis) (к-35995). Таким образом, изучали 19 образцов: сорт-стандарт 'Батыр', ж. гребневидный *A. pectinatum* (Bieb.) Beauv. – 10, ж. сибирский – 2, ж. жестколистный *A. pinifolium* Nevski (*A. cristatum* subsp. *sclerophyllum* Novopokr.) – 1, ж. керченский *A. cimmericum* Prokud. – 1; ж. гребенчатый *A. cristatum* (L.) Beauv. – 2 и гибриды ж. гребневидный × ж. пустынный – 2 (табл. 1, рис. 1).

Таблица 1. Эколого-географическая характеристика, виды, всхожесть и зимостойкость образцов житняка
Table 1. Ecogeographic characteristics, species, germination, and winter hardiness of wheatgrass accessions

№ по каталогу ВИР	Название образца/сорта	Происхождение	Эколого-географическая группа	Всхожесть, %	Зимостойкость, %
к-47346	'Батыр', стандарт	ВНИИЗХ Сев. Казахстан	Казахстанская пустынно-степная	21,6	100
Житняк гребневидный (ширококолосый)					
к-52382	дикорастущий	Павлодарская обл.	Казахстанская пустынно-степная	14,8	100
к-52380	дикорастущий	Павлодарская обл.	Казахстанская пустынно-степная	20,6	100
к-51330	дикорастущий	Челябинская обл.	Казахстанско-сибирская сухостепная	24,6	80
к-51768	дикорастущий	Донецкая обл.	Украинская степная	4,6	80
к-52357	дикорастущий	Донецкая обл.	Украинская степная	20,8	100
к-51363	дикорастущий	Украина	Причерноморская степная	67,0	100
к-51101	дикорастущий	Украина	Причерноморская степная	39,8	100
к-50857	'Ephraim'	США	Интродуцент, американский сенокосно-пастбищный сортотип	14,0	100
к-50889	дикорастущий	Венгрия	Причерноморская степная	3,6	80
к-46167	дикорастущий	Крымская обл.	Крымская	26,0	80

Таблица 1. Окончание
Table 1. The end

№ по каталогу ВИР	Название образца/сорта	Происхождение	Эколого-географическая группа	Всхожесть, %	Зимостойкость, %
Житняк керченский (ширококолосый)					
к-48705	дикорастущий	Украина	Крымская	27,4	100
Житняк жестколистный (ширококолосый)					
к-51604	дикорастущий	Краснодарский край	Причерноморская степная	19,6	100
Житняк гребенчатый (ширококолосый)					
к-50974	'Петровский'	Украина	Украинская степная	68,8	100
к-49171	дикорастущий	Алтайский край	Восточно-сибирская	28,4	100
Житняк сибирский (узкоколосый)					
к-50858	'Vavilov II'	США	Казахстанская пустынно-степная	6,8	80
к-52440	дикорастущий	Ставропольский край	Восточно-европейская степная	5,6	100
Гибриды ж. гребневидный × ж. пустынный					
к-48559	'Hycrest II'	США	Интродуцент, американский сенокосно-пастбищный сортотип	7,0	80
к-46937	'Hycrest'	США	Интродуцент, американский сенокосно-пастбищный сортотип	1,6	выпал



Рис. 1. Коллекционный питомник житняка в Центральной Якутии
Fig. 1. Collection nursery of wheatgrass in Central Yakutia

Среди 19 исследованных в течение трех лет (2018–2020 гг.) образцов 6 представлены сортами: из Казахстана – 1 ('Батыр'), из Украины – 1 ('Петровский'), из США – 4 ('Ephraim', 'Vavilov II', 'Huscrest', 'Huscrest II'). Количество дикорастущих образцов – 13, в том числе из Павлодарской области Казахстана – 2, из Украины – 5, из Венгрии – 1, из России – 5 (Челябинская обл. – 1, Крымская обл. – 1, Краснодарский край – 1, Ставропольский край – 1, Алтайский край – 1). Образцы были разбиты на эколого-географические группы.

Биохимический анализ кормов проведен в лаборатории биохимии и массовых анализов Якутского НИИСХ с использованием спектрального анализатора NIR SCANNER model 4250. Закладка питомников, наблюдения, описания и учеты проведены в соответствии с общепринятыми методиками: «Изучение коллекции многолетних кормовых растений (методические указания)» (Ivanov et al., 1985), «Методические указания по изучению коллекции многолетних кормовых трав» (Guidelines for studying..., 1975). Данные результатов исследований подвергали математической обработке методом дисперсионного анализа по Б. А. Доспехову (Dospikhov, 1985) и компьютерной обработке по программам Microsoft Excel и Statistica.

Результаты и обсуждение

Метеорологические условия

Подробные метеорологические данные за двухлетний период изучения образцов коллекции житняка в 2018–2019 гг. приведены в нашей предыдущей публикации (Koryakina, Kochegina, 2021). По результатам анализа среднедекадной температуры в г. Покровске в течение двух лет, а также сравнительной гистограммы осадков был сделан вывод о благоприятном для роста, развития и плодоношения житняка вегетационном периоде в эти годы. В данной статье мы приводим сводную таблицу 2 метеорологических условий в г. Покровске (Якутия) за трехлетний период. Весна третьего года изучения образцов (2020 г.) выдалась теплой, +5...+8°C, с высокими температурами (18,8–28,5°C), сухой (осадков в мае выпало 11,1 мм при среднемноголетней норме 19 мм), что крайне неблагоприятно отразилось на росте и развитии растений житняка. Последние заморозки отмечены в первой декаде июня (-1,2°C). Июнь стоял жаркий, с крайне неравномерным выпадением осадков. Так, в первые две декады июня среднедекадная температура отмечена как более высокая по сравнению со средней многолетней (на +1...+2,4°C) при обильных осадках (на

Таблица 2. Метеорологические условия в Покровске (Якутия), 2018–2020 гг.

Table 2. Meteorological conditions at Pokrovsk, Yakutia, in 2018–2020

Месяцы	Декады	Среднедекадная температура, °С					Средняя t, °С за 3 г.	Средне-много-летняя t, °С	Осадки, мм	
		2018	2019	2020	2020 min	2020 max			средне-много-летние	за декаду 2020 г.
Май	1	7,1	4,1	2,3	-7,6	18,8	4,5	2,3	4	6,6
	2	5,3	9,9	9,7	-1,0	23,6	8,3	6,1	6	2,1
	3	13,3	10	11,9	0,6	28,5	11,7	9,4	9	2,4
	за месяц	8,6	8,0	8,0	-7,6	28,5	8,2	5,4	19	11,1
Июнь	1	15,2	15,4	13,8	-1,2	23,6	14,8	12,8	10	18,5
	2	14,0	17,9	17,2	4,7	28,4	13,4	14,8	11	17,7
	3	17,2	18,6	20,1	4,0	32,9	18,6	16,3	16	0
	за месяц	15,5	17,3	17,0	-1,2	32,9	16,6	14,6	37	36,2
Июль	1	23,7	16,7	17,3	4,8	31,3	19,2	18,3	18	10,7
	2	17,9	19,8	22,4	11,8	36,2	20,0	18,1	15	5,9
	3	15,2	17,8	19,5	5,5	31,5	17,5	17,7	13	18,8
	за месяц	18,9	18,1	19,7	4,8	36,2	18,9	18,0	46	35,4
Август	1	14,2	15,1	16,6	6,7	28,7	15,3	17,1	17	2,9
	2	16,8	15,3	11,8	1,6	23,2	14,6	14,4	14	2,0
	3	15,2	13,9	9,9	-4,5	23,4	13,0	12,2	13	0
	за месяц	15,4	14,8	12,8	-4,5	28,7	14,3	14,5	44	4,9
Сентябрь	1	6,7								
	2	5,2								
	3	4,6								
	за месяц	5,5						6,0		

8,5–6,7 мм больше по сравнению с многолетней нормой).

Третья декада оказалась засушливой, среднедекадная температура была выше среднемноголетней на +3,8°C, максимальная температура достигала +32,9°C, в отсутствие осадков. Несмотря на небольшое общее снижение нормы осадков по сравнению со средней многолетней нормой (на 0,8 мм за месяц), этот период также способствовал снижению продуктивности растений житняка. Температура в июле была выше среднемноголетней нормы на +1...+2°C, максимальная температура воздуха (+36,2°C) отмечена в июле. Осадков в июле выпало 35,8 мм, что ниже среднемноголетней нормы (46 мм) на 10,2 мм. Август характеризовался как засушливый, с высокими максимальными температурами по сравнению со средними многолетними в первые декады и большими перепадами температур в третью декаду, с крайне скудным количеством осадков (4,9 мм) по сравнению с нормой (44 мм). Таким образом, вегетационный период тре-

тьего года изучения отличался засушливыми декадами и был менее благоприятным для растений житняка по сравнению с 2018 и 2019 г. Это отразилось на урожайности и семенной продуктивности растений житняка.

Зимостойкость изучаемых образцов коллекции житняка (см. табл. 1) подробно описана в предыдущей статье (Koryakina, Kochegina, 2021). Как видно из данных, у 12 образцов коллекции отмечена 100-процентная зимостойкость, у 6 – 80-процентная, зимой 2019 г. выпал гибридный образец к-46937 (ж. гребневидный × ж. пустынный) из США.

Фенология первого и второго года изучения образцов коллекции житняка подробно описана в предыдущей статье (Koryakina, Kochegina, 2021).

Фенология третьего года изучения коллекции. В 2020 г. образцы перезимовали отлично, полное отрастание отмечено 12 мая. В среднем высота растений составила 67,9 см, что ниже средних результатов предыдущего года на 11,2 см (табл. 3).

Таблица 3. Высота травостоя перед укосами в условиях Центральной Якутии, второй и третий год изучения (2019 и 2020 г.)

Table 3. Height of wheatgrass stands before mowing under the conditions of Central Yakutia in 2019 and 2020 (the second and third years of the study)

№ по каталогу ВИР	Название образца	Происхождение	Высота, см							
			2019 г.				2020 г.			
			1-й укос	2-й укос	Среднее по 2 укосам	% к среднему	1-й укос	2-й укос	Среднее по 2 укосам	% к среднему
47346	'Батыр', стандарт	Сев. Казахстан	84,0	93,0	88,5	111,9	85,1	69,1	77,1	113,5
житняк гребневидный (ширококолосый)										
52382	дикорастущий	Казахстан	90,0	86,7	88,3	109,2	102,2	54,0	78,1	115,0
52380	дикорастущий	Казахстан	85,2	108,5	96,8	117,7	97,2	73,5	85,4	125,8
51330	дикорастущий	Челябинская обл.	80,7	91,0	85,8	106,7	91,2	71,3	81,3	119,7
51768	дикорастущий	Донецкая обл.	72,2	83,2	77,7	98,6	72,5	78,0	75,3	110,9
52357	дикорастущий	Донецкая обл.	65,5	75,7	70,6	91,5	74,0	50,5	62,3	89,4
51363	дикорастущий	Украина	82,2	90,0	86,1	107,0	86,2	62,3	74,3	109,4
51101	дикорастущий	Украина	66,5	76,7	71,6	92,5	76,5	31,3	53,9	79,4
50857	'Ephraim'	США	68,7	75,0	71,8	92,7	64,5	52,8	58,7	86,5
50889	дикорастущий	Венгрия	50,0	51,0	50,5	71,4	62,3	47,8	55,1	81,1
46167	дикорастущий	Крымская обл.	70,5	80,0	75,2	96,1	68,5	67,5	68,0	100,1

Таблица 3. Окончание
Table 3. The end

№ по каталогу ВИР	Название образца	Происхождение	Высота, см							
			2019 г.				2020 г.			
			1-й укос	2-й укос	Среднее по 2 укосам	% к среднему	1-й укос	2-й укос	Среднее по 2 укосам	% к среднему
житняк керченский (ширококолосый)										
48705	дикорастущий	Украина	87,2	95,7	91,4	112,3	88,5	78,8	83,7	123,3
житняк жестколистный (ширококолосый)										
51604	дикорастущий	Краснодарский край	67,0	72,0	69,5	90,4	70,2	35,0	52,6	77,5
житняк гребенчатый (ширококолосый)										
50974	'Петровский'	Украина	80,0	110,5	95,2	116,1	90,2	69,5	79,9	117,7
49171	дикорастущий	Алтайский край	89,7	97,5	93,6	114,5	93,4	47,1	70,3	103,5
житняк сибирский (узкоколосый)										
50858	'Vavilov II'	США	76,2	79,0	77,6	98,5	56,7	62,3	59,5	87,6
52440	дикорастущий	Ставропольский край	68,0	76,0	72,0	92,9	61,5	30,0	45,8	67,5
гибрид ж. гребневидный × ж. пустынный										
48559	'Hycrest II'	США	59,3	64,0	61,6	82,5	61,7	58,5	60,1	88,5
Среднее			74,6	83,6	79,1	111,9	77,9	57,7	67,9	
НСР₀₅			12,6	14,1	16,7		15,6	17,4		

Учет первого укоса провели 29 июля 2020 г., второго укоса – 9 сентября. По средней высоте двух укосов выделились образцы: житняк гребневидный к-52380 из Казахстана (85,4 см) и житняк керченский к-48705 из Украины (83,7 см). Следует отметить, что образец к-52380 выделен и по результатам предыдущего года изучения (96,8 см), однако в 2020 г. высота его была в среднем ниже на 11,4 см. Самым высокорослым в первом укосе (102,2 см) отмечен образец к-52382. Кроме того, по высоте близкие результаты показали образцы к-51330 из Челябинской области (81,3 см) и сорт житняка гребенчатого 'Петровский'.

За два укоса в 2020 г. по урожайности зеленой кормовой массы отмечены житняк гребневидный к-51101 из Украины (158 г/растение) и сорт 'Батыр' (154,2 г/растение), а также дикорастущий к-52382 из Казахстана (143,5) (табл. 4). В предыдущем году самым урожайным был также образец к-52382, причем урожайность этого

образца практически не изменилась (143,8 г/растение) несмотря на сложные погодные условия 2020 г. За двухлетний период по средней урожайности зеленой кормовой массы выделились образец к-52382 (143,7 г/растение) и сорт 'Батыр' (142,5 г/растение).

В третий год изучения образцов по урожайности сухой кормовой массы выделились образцы житняка гребневидного к-51363 из Украины (по сумме двух укосов 69,4 г/растение) и к-51330 (65,6 г/растение) из Челябинской области. Хорошие результаты отмечены также у образцов к-52382 из Казахстана и житняка гребенчатого к-49171 из Алтайского края (62,6 г/растение) (рис. 2).

За двухлетний период по средней урожайности сухой кормовой массы выделились образцы житняка гребневидного к-52382 (в среднем 65,8 г/растение), к-51330 из Челябинской области (56,1 г/растение) и сорт 'Батыр' (в среднем 53,2 г/растение) (табл. 5, см. рис. 2).

Таблица 4. Урожайность зеленой кормовой массы житняка в условиях Центральной Якутии, второй и третий год изучения, посев 2018 г.**Table 4.** Green biomass yield of wheatgrass under the conditions of Central Yakutia in the second and third years of the study (sown in 2018)

№ по каталогу ВИР	Урожайность, г/растение 2019		Общее	% к стандарту	Урожайность, г/растение 2020		Общее	% к стандарту
	1-й укос	2-й укос			1-й укос	2-й укос		
к-47346, стандарт	85,0	45,8	130,8	100,0	85,1	69,1	154,2	100,0
житняк гребневидный (ширококолосый)								
к-52382	77,5	66,3	143,8	109,9	113,5	30,0	143,5	93,1
к-52380	75,0	–	75,0	57,3	80,7	28,5	109,2	70,8
к-51330	47,5	68,9	116,4	89,0	68,2	65,0	133,2	87,5
к-51768	35,0	6,5	41,5	31,7	14,3	49,6	63,9	41,4
к-52357	32,5	19,2	51,7	39,5	34,1	8,3	42,4	27,5
к-51363	32,5	17,7	50,2	38,4	122,0	18,2	140,2	90,9
к-51101	50,0	19,0	69,0	52,8	150,7	7,3	158,0	102,5
к-50857	17,5	2,7	20,2	15,4	52,7	18,8	78,4	50,8
к-50889	20,0	5,6	25,6	19,6	17,0	9,9	26,9	17,4
к-46167	42,5	23,0	65,5	50,1	28,3	10,9	39,2	25,4
житняк керченский (ширококолосый)								
к-48705	90,0	46,6	136,6	104,4	55,3	14,7	70,0	45,4
житняк жестколистный (ширококолосый)								
к-51604	57,5	24,5	82,0	62,7	44,3	9,7	54,0	35,0
житняк гребенчатый (ширококолосый)								
к-50974	40,0	23,8	63,8	48,8	88,1	31,6	119,7	77,6
к-49171	60,0	48,4	108,4	82,9	93,4	47,1	140,5	91,1
житняк сибирский (узкоколосый)								
к-50858	57,5	14,9	72,4	55,4	3,7	10,1	13,8	8,9
к-52440	35,0	2,9	37,9	29,0	12,2	13,1	25,3	16,4
гибрид ж. гребневидный × ж. пустынный								
к-48559	42,5	22,3	64,8	49,5	12,0	8,5	20,5	13,3
Среднее	49,9	25,5	75,3	57,6	62,3	29,4	80,7	52,3
НСР ₀₅	33,4	31,4	43,1					

По высокой урожайности семян за двухлетний период выделились образцы житняка сибирского к-52440 (28,4 г/м²), житняка гребневидного дикорастущего к-51330 из Челябинской области (25,2 г/м²) и к-52380 из Казахстана (19,4 г/м²), а также житняка керченского к-48705 (17,3 г/м²).

В кормопроизводстве житняк ценят не только за высокую засухоустойчивость, но и за высокое качество его кормовой массы: в 100 кг сухой массы содержится 7,4 кг переваримого протеина и 53 кормовых единицы.

В зеленой массе сортов житняка в фазе «выход в трубку – начало полного колошения» на одну кормовую единицу приходится 146–187 г переваримого протеина, то есть столько, сколько его содержится в зеленой массе бобовых культур. Из 1 кг корма в среднем усваивается 13,48 г протеина. В травяной муке, полученной в ту же фазу, содержится 235 г/кг каротина, 22% протеина и 25% клетчатки (Velichko, 1981).

Оценку питательной ценности житняка проводили в абсолютно сухом веществе корма на первом году жизни в фазе «кущение». Как видно из таблицы 6, корм из жит-

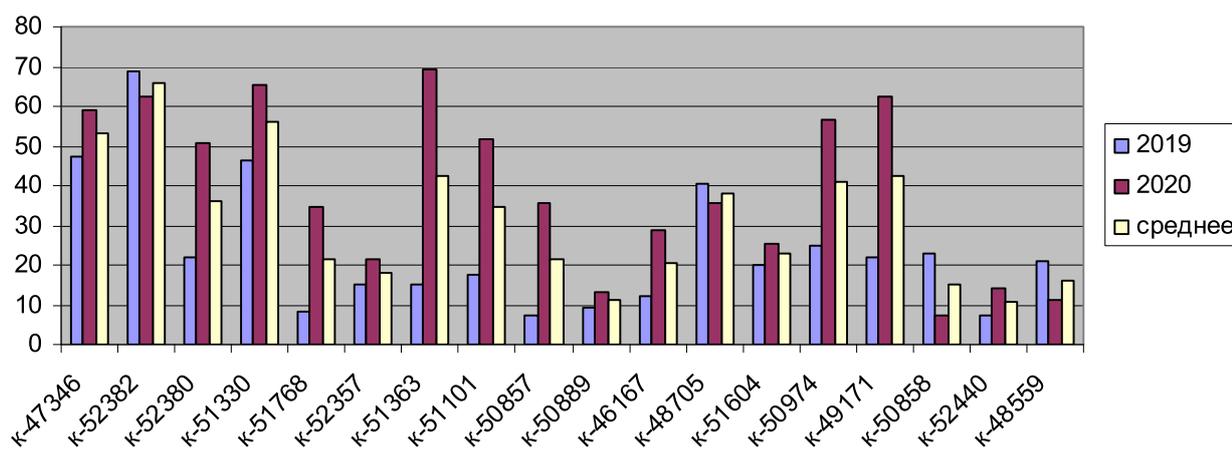


Рис. 2. Гистограмма урожайности сухой кормовой массы за 2019, 2020 гг.

Fig. 2. A histogram of wheatgrass dry fodder biomass in 2019 and 2020

Таблица 5. Урожайность сухой кормовой массы и семян житняка в Центральной Якутии, второй (2019) и третий (2020) год изучения

Table 5. Yields of dry fodder biomass and seeds of wheatgrass under the conditions of Central Yakutia in the second (2019) and third (2020) years of the study

№ по каталогу ВИР	Сухая масса, г/раст. 2019 г.				Сухая масса, г/раст. 2020 г.				Урожай семян, г/м ²		Среднее за 2 года
	1-й укос	2-й укос	общее	% к стандарту	1-й укос	2-й укос	общее	% к стандарту	2019	2020	
к-47346 стандарт	30,3	17,2	47,5	100,0	33,3	25,6	58,9	100,0	8,2	8,3	8,3
житняк гребневидный (ширококолосый)											
к-52382	130,8	45,7	68,9	145,1	49,5	13,1	62,6	106,2	1,7	6,9	4,3
к-52380	21,8		21,8	45,9	37,4	13,2	50,6	85,9	25,5	13,2	19,4
к-51330	12,5	34,0	46,5	97,9	33,6	32,0	65,6	111,4	41,7	8,7	25,2
к-51768	5,6	2,9	8,5	17,9	7,7	26,7	34,4	58,4	3,4	2,6	3,0
к-52357	6,2	8,7	14,9	31,4	17,2	4,2	21,4	36,3	6,5	4,8	5,7
к-51363	7,4	7,7	15,1	31,8	60,4	9,0	69,4	117,8	0,0	0,3	0,1
к-51101	9,0	8,7	17,7	37,3	49,4	2,4	51,8	87,9	2,1	4,8	3,5
к-50857	5,9	1,4	7,3	15,4	26,1	9,3	35,4	60,1	0,8	1,7	1,2
к-50889	7,0	2,4	9,4	19,8	8,4	4,9	13,3	22,6	7,2	8,7	8,0
к-46167	3,6	8,6	12,2	25,7	20,7	8,0	28,7	48,7	1,5	4,6	3,0
житняк керченский (ширококолосый)											
к-48705	24,5	16,2	40,7	85,7	28,2	7,5	35,7	60,6	18,7	15,9	17,3
житняк жестколистный (ширококолосый)											
к-51604	10,6	9,3	19,9	41,9	21,0	4,6	25,6	43,5	8,5	10,1	9,3

Таблица 5. Окончание
Table 5. The end

№ по каталогу ВИР	Сухая масса, г/раст. 2019 г.				Сухая масса, г/раст. 2020 г.				Урожай семян, г/м ²		Среднее за 2 года
	1-й укос	2-й укос	общее	% к стандарту	1-й укос	2-й укос	общее	% к стандарту	2019	2020	
житняк гребенчатый (ширококолосый)											
к-50974	10,7	14,4	25,1	52,8	41,5	14,9	56,4	95,8	2,2	2,5	2,4
к-49171	6,3	15,5	21,8	45,9	41,6	21,0	62,6	106,2	0,1	20,7	10,4
житняк сибирский (узкоколосый)											
к-50858	16,9	6,1	23,0	48,4	1,9	5,2	7,1	12,1	2,0	3,5	2,7
к-52440	7,3	0,2	7,5	15,8	6,8	7,3	14,1	23,9	43,5	13,3	28,4
гибрид ж. гребневидный × ж. пустынный											
к-48559	10,8	10,1	20,9	44,0	6,6	4,7	11,3	19,2	2,7	8,0	5,4
Среднее	12,2	11,6	23,8	50,2	27,9	13,2	40,8	69,3	9,8	7,4	8,6
НСР₀₅	12,3	13,6	16,2		21,9	15,6					16,6

Таблица 6. Химический состав и энергия в зеленой массе видов житняка первого года жизни (посев 2018 г.). Якутия, коллекционный питомник

Table 6. Chemical composition and energy in the green biomass of wheatgrass species in the first year of life (sown in 2018), Yakutia, collection nursery

№ по каталогу ВИР	В % на а. с. вещество					ВЭ, МДж	ОЭ, МДж	Корм. ед.	Перев. протеин, г
	Протеин	Жир	Клетчатка	Зола	БЭВ				
к-47346, стандарт	12,8	1,4	41,4	4,5	40,3	10,6	7,7	0,48	83,0
житняк гребневидный (ширококолосый)									
к-52382	13,2	1,6	41,8	4,9	38,6	10,6	7,8	0,48	87
к-52380	13,3	1,5	41,5	4,2	39,4	10,7	7,8	0,49	88
к-51330	12,0	1,4	41,6	3,3	41,6	10,7	7,8	0,49	76
к-51768	11,8	1,3	41,9	4,7	40,3	10,5	7,7	0,47	75
к-52357	12,9	1,7	41,3	4,3	39,7	10,8	7,9	0,49	84
к-51363	11,6	1,3	41,9	4,2	41,0	10,6	7,7	0,48	72
к-51101	12,1	1,5	41,6	4,0	40,7	10,7	7,8	0,49	77
к-50857	14,6	1,4	41,7	4,7	37,6	10,7	7,8	0,49	99
к-50889	13,4	1,4	42,1	3,7	39,4	10,7	7,8	0,48	89
к-46167	13,0	1,3	41,7	4,4	39,6	10,6	7,8	0,48	85

Таблица 6. Окончание
Table 6. The end

№ по каталогу ВИР	В % на а. с. вещество					ВЭ, МДж	ОЭ, МДж	Корм. ед.	Перев. протеин, г
	Протеин	Жир	Клетчатка	Зола	БЭВ				
житняк керченский (ширококолосый)									
к-48705	13,2	1,5	41,6	4,1	39,5	10,7	7,8	0,49	87
житняк жестколистный (ширококолосый)									
к-51604	13,1	1,4	41,6	4,6	39,3	10,6	7,8	0,48	86
житняк гребенчатый (ширококолосый)									
к-50974	12,8	1,3	41,6	4,1	40,2	10,7	7,8	0,48	83
к-49171	12,4	1,3	41,8	4,3	40,3	10,6	7,7	0,48	80
житняк сибирский (узкоколосый)									
к-50858	14,2	1,7	41,6	4,2	38,2	10,8	7,9	0,49	96
к-52440	12,1	1,3	41,3	4,0	41,3	10,7	7,8	0,49	77
гибрид ж. гребневидный × ж. пустынный									
к-48559	11,9	1,6	41,5	4,4	40,6	10,7	7,8	0,48	75
Среднее	12,8 ± 0,82	1,4 ± 0,14	41,6 ± 0,21	4,3 ± 0,38	39,9 ± 1,05	10,7 ± 0,08	7,8 ± 0,06	0,48 ± 0,01	83 ± 7,31

Примечание: а. с. – абсолютно сухое вещество; БЭВ – безазотистые экстрактивные вещества; корм. ед. – кормовые единицы; ВЭ – валовая энергия; ОЭ – обменная энергия; перев. протеин – переваримый протеин

Note: а. с. – absolute dry matter; БЭВ – nitrogen-free extractive substances; корм. ед. – fodder units; ВЭ – gross energy; ОЭ – exchange energy; перев. протеин – digestible protein

няка в условиях Якутии имеет высокую питательную ценность: содержание обменной энергии – 7,7–7,9 МДж, кормовых единиц – 0,48–0,49 на 1 кг корма, протеина – 11,9–14,6%, переваримого протеина – 77–99 г. По высокому содержанию протеина и переваримого протеина выделились сорт 'Ephraim' (к-50857) из США – 14,6% и сорт житняка сибирского 'Vavilov II' (к-50858) – 14,2%. Отмечено высокое содержание БЭВ у всех образцов (37,6–41,9%). По этому показателю выделились житняк гребневидный к-51330 из Челябинской области (41,6%) и житняк сибирский к-52440 из Ставропольского края (41,3%). Содержание жира у образцов низкое (1,3–1,7%). Более высокие показатели отмечены у образцов сортов 'Ephraim' (США) и 'Vavilov II'.

Заключение

При изучении житняка коллекции ВИР в течение 3 лет (2018–2020 гг.) в условиях жесткого континентального климата Центральной Якутии выделены следующие образцы:

- со 100-процентной зимостойкостью – 12 образцов: сорт-стандарт 'Батыр' (к-47346), сорт житняка гребенчатого 'Петровский' (к-50974, гибридный сорт с участием канадского сорта 'Kirk' из Украины) и дикорастущий образец житняка гребенчатого к-49171 из Алтайского края; образцы житняка гребневидного разного происхождения: дикорастущие к-52382 и к-52380 из Павлодарской

области; к-52357, к-51363 и к-51101 из Украины; сорт 'Ephraim' (к-50857) сенокосно-пастбищного назначения из США; житняк жестколистный к-51604 и житняк керченский к-48705 из Краснодарского края; дикорастущий житняк сибирский к-52440 из Ставропольского края;

- с более быстрым прохождением фенофаз – сорт-стандарт 'Батыр', житняк жестколистный (к-51604);

- с высоким травостоем по двум укосам за два года – житняк гребневидный из Казахстана (к-52380) и житняк керченский (к-48705);

- с высокой урожайностью зеленой и сухой кормовой массы по двум укосам за два года – житняк гребневидный из Казахстана (к-52382), житняк гребневидный из Челябинской области (к-51330), сорт 'Батыр';

- с высокой семенной продуктивностью – житняк сибирский к-52440 из Ставропольского края, житняк гребневидный из Челябинской области к-51330;

- с высокой питательной ценностью: высоким содержанием обменной энергии, протеина и переваримого протеина, более высоким содержанием жира – сорт 'Ephraim' из США (житняк гребневидный), сорт 'Vavilov II' (житняк сибирский к-50858); с высоким содержанием БЭВ – житняк гребневидный из Челябинской области (к-51330).

Таким образом, в результате изучения образцов в течение трех лет удалось получить ценный исходный материал для дальнейшей селекционно-генетической работы.

References / Литература

- Bogdan V.S. Wheatgrass (Zhitnyak). *Trudy Krasnokutskoy selektsionnoy opytnoy stantsii = Proceedings of Krasnokutsk Breeding Experiment Station*. 1937;2:137-150. [in Russian] (Богдан В.С. Житняк. Труды Краснокутской селекционной опытной станции. 1937;2:137-150).
- Bugaiov V.D., Bugaiov V.V., Smul'ska I.V. The use of less common grass varieties as a factor of increasing forage lands productivity. *Plant Varieties Studying and Protection*. 2017;13(1):89-94. [in Ukrainian] (Бугайов В.Д., Бугайов В.В., Смутьская И.В. Использование сортов малораспространенных злаковых трав как фактор повышения продуктивности кормовых угодий. Сортовивчення та охорона прав на сорти рослин. 2017;13(1):89-94). DOI: 10.21498/2518-1017.13.1.2017.97352
- Bukhteeva A.V., Malyshev L.L., Dzyubenko N.I., Kochegina A.A. Genetic resources of wheatgrass – *Agropyron Gaertn*. St. Petersburg: VIR; 2016. [in Russian] (Бухтеева А.В., Малышев Л.Л., Дзюбенко Н.И., Кочегина А.А. Генетические ресурсы житняка – *Agropyron Gaertn*. Санкт-Петербург: ВИР; 2016).
- Cherepanov S.K. Vascular plants of Russia and adjacent states (within the former USSR boundaries) (Sosudistye rasteniya Rossii i sopedelnykh gosudarstv [v predelakh byvshego SSSR]). St. Petersburg: Mir i Semya; 1995. [in Russian] (Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). Санкт-Петербург: Мир и семья; 1995).
- Dospikhov V.A. Methodology of field trial (Metodika polevogo opyta). Moscow: Agropromizdat; 1985. [in Russian] (Доспехов В.А. Методика полевого опыта. Москва: Агропромиздат; 1985).
- Filippova N.I., Parsaev E.I., Absattar T.B. Study of the wheat grasses (*Agropyron Gaertn.*) collection on the main economically important features, properties and morphological characteristics in the conditions of Northern Kazakhstan. *Science and World*. 2017;9(49) (Pt 1):58-65. [in Russian] (Филиппова Н.И., Парсаев Е.И., Абсаттар Т.Б. Изучение коллекции житняка (*Agropyron Gaertn.*) по основным хозяйственно важным признакам, свойствам и морфологическим признакам в условиях Северного Казахстана. *Наука и мир*. 2017;9(49) (ч. 1):58-65).
- Guidelines for studying the collection of perennial forage grasses (Metodicheskiye ukazaniya po izucheniyu kollektsii mnogoletnikh kormovykh trav). Leningrad: VIR; 1975. [in Russian] (Методические указания по изучению коллекции многолетних кормовых трав. Ленинград: ВИР; 1975).
- Ivanov A.I., Bukhteeva A.V., Shutova Z.P., Tikhomirova I.A., Soskov Yu.D., Sinyakov A.A., Bazylev E.Ya. Study of the collection of perennial forage plants (Guidelines) (Izucheniye kollektsii mnogoletnikh kormovykh rasteniy [Metodicheskiye ukazaniya]). Leningrad: VIR; 1985. [in Russian] (Иванов А.И., Бухтеева А.В., Шутова З.П., Тихомирова И.А., Сосков Ю.Д., Синяков А.А., Базылев Э.Я. Изучение коллекции многолетних кормовых растений (Методические указания). Ленинград: ВИР; 1985). [in Russian] (Методические указания по изучению коллекции многолетних кормовых растений (Методические указания). Ленинград: ВИР; 1985).
- Kondratskaya I.P., Stolepchenko V.A., Yukhimuk A.N., Chizhik O.V., Belyaj M.O., Vasko P.P. et al. The fertile intergeneric hybrids of *Agropyron cristatum* with *Lolium perenne* creation using genomic and cellular biotechnology. In: *Role of botanical gardens and arboretums in conservation, investigation and sustainable using diversity of the plant world. Proceedings of the International Conference dedicated to 85th anniversary of the Central Botanical Garden of the National Academy of Sciences of Belarus (June 6–8, 2017, Minsk): In two parts. Part 2*. Minsk: Medisont; 2017. p.238-243. [in Russian] (Кондрацкая И.П., Столепченко В.А., Юхимук А.Н., Чижик О.В., Беляй М.О., Васко П.П. и др. Создание фертильных межродовых гибридов житняка (*Agropyron cristatum*) с райграсом пастбищным (*Lolium perenne*) с использованием геномной и клеточной биотехнологии. В кн.: *Роль ботанических садов и дендрариев в сохранении, изучении и устойчивом использовании разнообразия растительного мира. Материалы Международной научной конференции, посвященной 85-летию Центрального ботанического сада Национальной академии наук Беларуси (6–8 июня 2017 г., Минск): в 2-х частях. Часть 2*. Минск: Медисонт; 2017. С.238-243). URL: <http://hbc.bas-net.by/hbcinfo/books/ConfMinsk2017-part2.pdf> [дата обращения: 20.12.2021].
- Koryakina V.M., Kochegina A.A. Results of studying wheatgrass (*Agropyron Gaertn.*) accessions from the VIR global genetic resources collection in Yakutia. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2021;182(1):59-71. [in Russian] (Корякина В.М., Кочегина А.А. Результаты изучения образцов рода Житняк (*Agropyron Gaertn.*) из мировой коллекции генетических ресурсов растений ВИР в условиях Якутии. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2021;182(1):59-71). DOI: 10.30901/2227-8834-2021-1-59-71
- Panasov M.N., Germantseva N.I. From Bogdan up to now (by centenary of Krasnokutskaya Selection and Experimental Station). *Agrarian Reporter of South-East*. 2009;1(1):51-55. [in Russian] (Панасов М.Н., Германцева Н.И. От Богдана до наших дней (К 100-летию Краснокутской станции). *Аграрный вестник Юго-Востока*. 2009;1(1):51-55).
- Shain S.S., Karunin V.A. Wheatgrass (Zhitnyak). Moscow: Selkhozgiz; 1950. [in Russian] (Шайн С.С., Карунин В.А. Житняк. Москва: Сельхозгиз; 1950).
- State Register for Selection Achievements Admitted for Usage (National List). Vol. 1 "Plant varieties" (official publication). Moscow; Rosinformagrotekh; 2022. [in Russian] (Государственный реестр селекционных достижений, допущенных к использованию. Т. 1. «Сорта растений» (официальное издание). Москва: Росинформагротех; 2022). URL: <https://gossortrf.ru/wp-content/uploads/2022/06/Реестр%20на%20допуск%202022.pdf> [дата обращения: 01.12.2021].
- Velichko P.K. Wheatgrass (Zhitnyak). Alma-Ata; 1981. [in Russian] (Величко П.К. Житняк. Алма-Ата; 1981).

Информация об авторах

Альбина Анатольевна Кочегина, кандидат фармацевтических наук, специалист, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44, akohegina@rambler.ru, <https://orcid.org/0000-0002-6470-5128>

Венера Михайловна Корякина, научный сотрудник, Якутский научный центр Сибирского отделения Российской академии наук, Якутский научно-исследовательский институт сельского хозяйства имени М.Г. Сафронова – обособ-

ленное подразделение ЯНЦ СО РАН, 677001 Россия, Якутск, ул. Бестужева-Марлинского, 23/1, korvenmich@gmail.com, <https://orcid.org/0000-0002-9387-0376>

Information about the authors

Albina A. Kochegina, Cand. Sci. (Pharmacy), Specialist, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44, Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, akochedina@rambler.ru, <https://orcid.org/0000-0002-6470-5128>

Venera M. Koryakina, Researcher, Yakut Scientific Center of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, M.G. Safonov Yakut Scientific Research Institute of Agriculture, division of the YSC SB RAS, 23/1 Bestuzheva-Marlinskogo St., Yakutsk 677001, Russia, korvenmich@gmail.com, <https://orcid.org/0000-0002-9387-0376>

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

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

Конфликт интересов: авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

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

Статья поступила в редакцию 03.03.2022; одобрена после рецензирования 19.12.2022; принята к публикации 01.06.2023.
The article was submitted on 03.03.2022; approved after reviewing on 19.12.2022; accepted for publication on 01.06.2023.

КОЛЛЕКЦИИ МИРОВЫХ ГЕНЕТИЧЕСКИХ РЕСУРСОВ КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ ДЛЯ РАЗВИТИЯ ПРИОРИТЕТНЫХ НАПРАВЛЕНИЙ СЕЛЕКЦИИ

Научная статья

УДК [634.22:631.526.32]:581.543:631.547(470.2)

DOI: 10.30901/2227-8834-2023-2-101-111



Биологические особенности фенологических фаз «начало вегетации» и «начало цветения» у диплоидных видов сливы в условиях Северо-Запада России

О. Е. Радченко, Л. Ю. Новикова

Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, Санкт-Петербург, Россия

Автор, ответственный за переписку: Ольга Емельяновна Радченко, o.radchenko@vir.nw.ru

Актуальность. Мониторинг фенологических ритмов растений – один из этапов при изучении новых генотипов, поскольку климат региона выступает лимитирующим фактором при развитии растений. Адаптационный потенциал генотипа на северной границе ареала сливы является основным критерием в характеристике сорта. Основное значение в формировании сортимента диплоидных видов сливы в России имеют алыча, слива русская и слива китайская. Целью данного исследования является определение факторов, влияющих на даты начала вегетационного периода и цветения диплоидных видов сливы в условиях Северо-Запада России.

Материалы и методы. Материалом исследований служили даты начала вегетации и цветения 50 образцов алычи, сливы русской и сливы китайской в период 1986–2020 гг., а также суточные данные метеопункта научно-производственной базы (НПБ) «Пушкинские и Павловские лаборатории ВИР». Контролем являлся сорт сливы русской 'Подарок Санкт-Петербургу'. Статистическая обработка проведена в пакете Statistica 13.3.

Результаты и заключение. У изучаемых видов сливы наблюдалась тенденция смещения фенологических дат на более ранние сроки со средней скоростью 1-2 суток/10 лет, вызванная потеплением. Наибольшее влияние на сроки начала фенофаз оказали метеоусловия года, они обусловили 67,0–68,3% вариабельности дат; влияние вида было на порядок меньше – 0,5–1,1%. Установлено, что слива русская занимает промежуточное положение между алычой и сливой китайской по дате начала вегетации и по дате цветения. Различий между видами по длительности периода от начала вегетации до начала цветения не наблюдали. Наиболее адаптивными к условиям региона в весенний период были образцы сливы русской 'Подарок Санкт-Петербургу' (к-41445), '14-I-14' (к-7375A), а также алычи 'Пчельниковская' (к-41446) и 'Красная 25-29' (к-15792A) средних сроков начала вегетации и цветения, с разницей 20 суток в сроках весенних фенофаз по годам.

Ключевые слова: алыча, слива русская, слива китайская, межфазный период, суммы температур, изменение климата

Благодарности: работа выполнена в рамках государственного задания согласно тематическому плану ВИР по проекту № FGEM-2022-0004 «Совершенствование подходов и методов *ex situ* сохранения идентифицированного генофонда вегетативно размножаемых культур и их диких родичей, разработка технологий их эффективного использования в селекции».

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

Для цитирования: Радченко О.Е., Новикова Л.Ю. Биологические особенности фенологических фаз «начало вегетации» и «начало цветения» у диплоидных видов сливы в условиях Северо-Запада России. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2023;184(2):101-111. DOI: 10.30901/2227-8834-2023-2-101-111

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

Original article

DOI: 10.30901/2227-8834-2023-2-101-111

Biological features of the vegetative and flowering phenophase onsets among diploid plum species in Northwestern Russia

Olga E. Radchenko, Liubov Yu. Novikova

N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, St. Petersburg, Russia

Corresponding author: Olga E. Radchenko, o.radchenko@vir.nw.ru

Background. Monitoring of phenological rhythms in plants is one of the stages in the study of new genotypes. The adaptive potential of a genotype at the northern border of the area of plum distribution is the main criterion characterizing a cultivar. The main role in the formation of the assortment of diploid plum species in Russia is played by cherry plum, Chinese plum, and Russian plum. The goal of this study was to identify the factors affecting the dates of the growing season and flowering onsets for diploid plums under the conditions of Northwestern Russia.

Materials and methods. The dates of the onsets of the vegetative and flowering phases in 50 accessions of cherry, Russian and Chinese plums in 1986–2020 served as the material for the study under the conditions of collection plantations at Pushkin and Pavlovsk Laboratories of VIR.

Results and conclusion. All the species demonstrated a tendency towards a shift of phenodates to earlier dates with an average rate of 1-2 days/10 years caused by warming. The conditions of the year had the greatest effect on phenodates, as they determined 67.0–68.3% of the variability in the phenophase onset dates; the impact of the species factor was manifold less: 0.5–1.1%. Russian plum occupied an intermediate position between cherry plum and Chinese plum in the onsets of both the vegetative and flowering phases. No differences were observed between the species in the duration of the period between the onsets of the vegetative phase and flowering. According to the long-term observations, the most adaptive cultivars were cv. 'Podarok Sankt-Peterburgu' (k-41445) of Russian plum, with medium dates of both the vegetative and flowering phase onsets, and with a 20-day difference in years in the onsets of these phases, cv. '14-1-14' (k-7375A) of Russian plum, and cherry plum cvs. 'Pchel'nikovskaya' (k-41446) and 'Krasnaya 25-29' (k-15792A).

Keywords: cherry plum, Russian plum, Chinese plum, interphase period, sum of temperatures, climate change

Acknowledgements: the research was performed within the framework of the state tasks according to the theme plan of VIR, Project No. FGEM-2022-0004 "Improving the approaches and methods for *ex situ* conservation of the identified genetic diversity of vegetatively propagated crops and their wild relatives, and development of technologies for their effective utilization in plant breeding".

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

For citation: Radchenko O.E., Novikova L.Yu. Biological features of the vegetative and flowering phenophase onsets among diploid plum species in Northwestern Russia. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2023;184(2):101-111. DOI: 10.30901/2227-8834-2023-2-101-111

Введение

Основное значение в формировании сортимента диплоидных видов слив в России имеют алыча (*Prunus cerasifera* Ehrh.), слива китайская (*P. salicina* Lindl.) и ее подвид слива уссурийская [*P. salicina* var. *mandshurica* (Skvorts.) Skvorts. et A. Baran.], слива американская (*P. americana* Marsh.) и ее подвид слива канадская [*P. americana* subsp. *nigra* (Ait.) Erem.], а также новый культивируемый вид – слива русская (*P. × rossica* Erem.). Для Ленинградской области в большинстве своем все генотипы указанных видов были привлечены из других регионов, за исключением 8 сортов сливы русской и 18 – алычи, выведенных на НПБ «Пушкинские и Павловские лаборатории ВИР». Образцы алычи были выращены в разные годы из косточек, собранных в результате экспедиционных исследований предгорий Северного Кавказа. Генотипы сливы китайской и ее подвида – сливы уссурийской получены из Сибири и Дальнего Востока.

Распространение диплоидных видов сливы в Северо-Западном регионе России сдерживается рядом причин – нерегулярным плодоношением, склонностью к выпреванию коры и, как следствие, недолговечностью растений в сравнении со сливой домашней. Первичным и одним из основных этапов при изучении уровня адаптивности новых генотипов является определение фенологических ритмов растений, их соответствия лимитирующим климатическим факторам региона (Per et al., 2017; Costa et al., 2019). Связь между сроками цветения и температурой воздуха была выявлена ранее (Ryabova, 1970). Наиболее распространенным методом прогнозирования фенологии является сумма эффективных температур. В европейской части России для многих плодовых культур биологический ноль составляет 5°C (Fadón et al., 2020).

При прохождении весенних фаз вегетации у плодовых косточковых растений завершается процесс опыления, формируются плоды, закладывается урожай. Биологические особенности диплоидных видов сливы – ранние сроки выхода из состояния покоя и самобесплодность – усугубляют зависимость генотипов от абиотических факторов. Изучение сроков прохождения фенофаз у растений в значительном временном интервале позволяет определить температурные предпочтения конкретных видов (Denny et al., 2014; Zhang et al., 2015; Yue et al., 2015). Вследствие планетарной тенденции к потеплению климата в период наблюдений отмечался рост температур в весенние месяцы, что ускорило сроки наступления фенологических фаз растений северных широт (45–70°с. ш.) (Ge et al., 2014). Сдвиги в сроках прохождения фенологических фаз могут вызвать структурные изменения в соцветиях, повлиять на обилие цветения и на его длительность, что впоследствии сказывается на экологическом состоянии региона (CaraDonna et al., 2014; Lee et al., 2020).

Наиболее чувствительны растения к температурным изменениям в период цветения и в период формирования плодов (Yoon et al., 2021). При нестабильных погодных условиях в Северо-Западном регионе России диплоидные виды сливы с ранними сроками прохождения фенологических фаз развития попадают под действие заморозков с марта по май, что приводит либо к потерям урожая, либо к повреждению растений. Ввиду ранних сроков прохождения фенологической фазы цветения среди диплоидных видов сливы для селекционеров важен отбор генотипов, зацветающих в более поздние сроки (Szalay et al., 2017).

Материал

Исследования осуществляли на коллекционных насаждениях НПБ «Пушкинские и Павловские лаборатории ВИР», расположенных в 30 км от Санкт-Петербурга. В изучении находились 50 образцов диплоидных видов сливы, в том числе: 20 – сливы русской, 18 – алычи, 5 – сливы уссурийской и китайской, 5 гибридов с микровишней песчаной, 2 гибрида со сливой американской.

Генотипы алычи, выведенные в ВИР, представлены двумя подвидами – *P. cerasifera* subsp. *cerasifera* (17 образцов, алыча кавказская) и *P. cerasifera* subsp. *macrocarpa* Erem. et Garcov. var. *pissardii* Carr. (1 образец алычи Писсарда); являются корнесобственными растениями – сеянцами от свободного опыления.

Изучаемые коллекционные сорта сливы русской привиты на сеянцы алычи. При скрещиваниях алычи со сливой уссурийской были получены генотипы: 'Асалода', 'Витьба', 'Мара', 'Сонейка' (Институт плодоводства НАН Беларуси); 'Малыш' (к-43035) и 'Красинка' (к-43066) селекции ВИР, 'Восточная Красавица'; 13 генотипов получены при гибридизации алычи со сливой китайской: 'Злато Скифов', 'Зарница', 'Несмеяна', 'Тимирязевская' селекции РГАУ – МСХА им. К.А. Тимирязева, 'Ауреус' (к-43068), 'Подарок Санкт-Петербургу' (к-41445), 'Павловская Оранжевая' (к-43037), 'Пигмей' (к-14585А), 'Экзотика' (к-43067) селекции ВИР, '1-14', '14-1-14', '1-20' селекции Нижегородской ГСХА.

Слива китайская и ее подвид, слива уссурийская, представлены 12 генотипами, в том числе 5 образцов – это потомки сортов сливы уссурийской: 'Малютка' селекции Красноярской ОСП, 'Пирамидальная' селекции Федерального Алтайского научного центра агроботехнологий, 'Приморская' селекции Приморского НИИСХ, 'Спуровая', «Сеянец Уссурийской белой» селекции ВИР. Пять сортов являются гибридами *Prunus salicina* × *Microcerasus pumila*: 'Айлинская' селекции Ю-У НИИПОК, 'Красный Шар', 'Скороплодная' селекции ВСТИСП, 'Подарок Чемала' селекции Федерального Алтайского научного центра агроботехнологий, 'Opata' (США). Сорта 'Underwood' (США) и 'Генеральная' селекции Приморского НИИСХ получены в скрещиваниях *Prunus salicina* с *P. americana*.

Наблюдения проводили с 1986 по 2020 г. (1986, 1991–1996, 2003–2010, 2012, 2014–2020). На протяжении 23 лет были изучены даты начала вегетации (НВ) и начала цветения (НЦ), продолжительность периода «начало вегетации – начало цветения» (НВ – НЦ). Используются суточные данные метеопункта НПБ «Пушкинские и Павловские лаборатории ВИР».

Методы

Изучение этапов фенологического развития растений сливы осуществляли по программе и методическим указаниям ВИР (Vitkovsky, Pavlova, 1970; Yushev et al., 2016). Исследованы температурные закономерности периода НВ – НЦ: рассчитаны температуры дней начала вегетации и начала цветения, сумма эффективных температур выше 5°C ($\Sigma T_{>5}$) до НВ и НЦ.

С помощью дисперсионного анализа (ANOVA) исследовано влияние факторов «сорт», «год», «вид сливы» на НВ, НЦ, НВ – НЦ, $\Sigma T_{>5}$; достоверность различий сортов по этим показателям (Dospikhov, 1985). Использован критерий Тьюки (Tukey HSD test). Статистическая обработка проведена в пакете Statistica 13.3. В исследовании принят уровень значимости 5%.

Метеоусловия при проведении эксперимента

На актуальность выявления взаимосвязей между внешними условиями и датами прохождения фенологических фаз у генотипов указывали многие исследователи; температура и влажность воздуха влияют на сроки и длительность цветения (Zabranskaya, 1969; Zhang et al, 2015).

Положительные среднемесячные температуры воздуха в марте наблюдали в 1992, 2007, 2015, 2017 и 2019 г.; они значительно превышали среднюю многолетнюю температуру. Отрицательные среднемесячные температуры марта отмечены в 1991, 1993, 2003, 2005, 2006, 2009, 2010, 2018 г., причем в 2005, 2006 и 2018 г. были ниже средней многолетней.

Среднемесячные температуры воздуха в апреле, превышающие или равные $+5^{\circ}\text{C}$, что выше средней многолетней температуры, наблюдали в 1991, 2007, 2010, 2015, 2018 и 2019 г. Минимальные среднемесячные температуры апреля, ниже «биологического нуля» ($+5^{\circ}\text{C}$), наблюдали в 1992, 2003 и 2017 г., причем в 2003 г. они были ниже средней многолетней температуры.

Благоприятный температурный режим воздуха для начала цветения сливы складывался в мае 1993, 2006–2010, 2018 и 2019 г., когда среднемесячная температура

достигала $+10^{\circ}\text{C}$ или была выше, что значительно превышает среднюю многолетнюю. В целом за годы наблюдений число лет с «теплой» весной преобладало над числом лет с «холодной» весной. (рис. 1).

Поздние сроки цветения у диплоидных видов сливы, приходящие на II–III декады мая, наблюдали в 1991, 1992, 1996, 2003, 2005, 2017 и в 2020 г. Средние сроки цветения – во II декаде мая – отмечали в 1994, 2009, 2010, 2012, 2018 и в 2019 г. Благоприятными погодными условиями для раннего по срокам цветения – в I–II декадах мая – отличались 1993, 1995, 2004, 2006, 2007, 2008, 2014, 2015 и 2016 г.

За период наблюдений отмечали неравномерное выпадение осадков в весенние месяцы как до, так и во время цветения сливы. В 2003 и 2009 г. выпало наименьшее количество атмосферных осадков с марта по май – вдвое меньше среднего многолетнего. Минимальное количество осадков в марте и апреле выпало в 1991, 2003, 2004 и в 2009 г., а в 2018 г. в марте осадков не зафиксировано. В 1991, 2005–2007, 2010, 2015 и 2019 г. максимальное количество осадков приходилось на май при возрастании показателя с марта по апрель, что в целом близко к их среднему многолетнему количеству. Однако в 1992, 1993, 2017 и 2018 г. наиболее обильные осадки выпадали в ап-

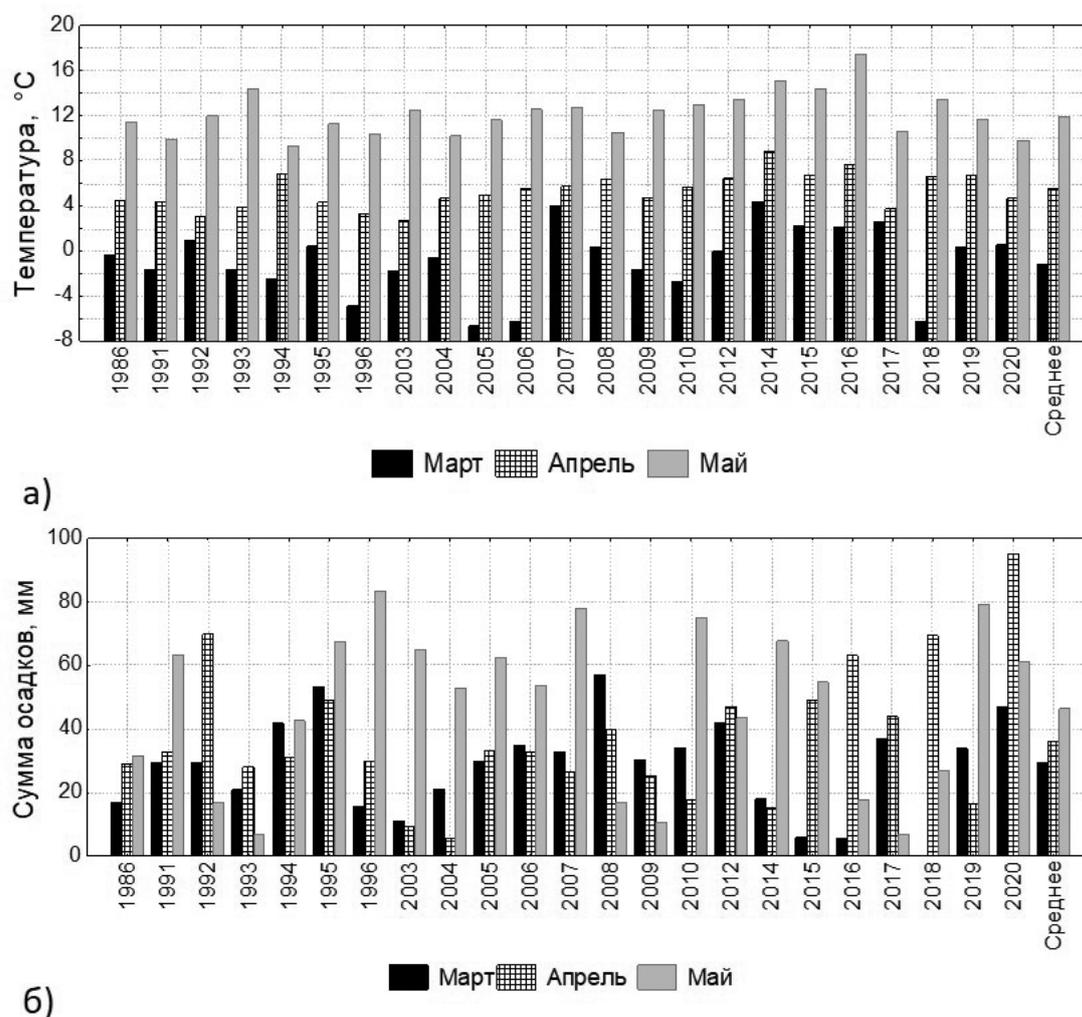


Рис. 1. Погодные условия эксперимента: а) средняя месячная температура; б) сумма осадков (среднее рассчитано за 1986–2020 гг.)

Fig. 1. Weather conditions during the study: а) mean monthly temperature; б) total precipitation (the average is calculated for 1986–2020)

реле – самом «солнечном» месяце в Санкт-Петербурге согласно многолетним наблюдениям. За все годы исследования отмечено более 10 лет с обильными осадками в апреле и мае, с превышением среднего многолетнего их количества, соответственно – 39 и 51 мм (см. рис. 1).

Результаты и обсуждение

Температурные условия среды при прохождении фенологических фаз весеннего развития у диплоидных видов сливы

За исследованный период 1986–2020 гг. в условиях НПБ «Пушкинские и Павловские лаборатории ВИР» наблюдали увеличение температуры воздуха в марте на 0,05°C/год ($p = 0,344$), в апреле на 0,06°C/год ($p = 0,044$), мае на 0,07°C/год ($p = 0,030$); суммы осадков за эти месяцы имели разнонаправленные недостоверные тенденции. Вследствие роста температур все даты их перехода выше пределов 0–15°C смещались на более ранние сроки, в частности дата устойчивого перехода температур выше 5°C (Д5) достоверно на 0,46 сут./год ($p = 0,003$). Температурные пределы, важность которых выявлена далее в данном исследовании, Д6 и Д9, наступали раньше на 0,26 сут./год ($p = 0,058$) и на 0,27 сут./год ($p = 0,021$) соответственно.

Начало вегетации. В день начала вегетации температура воздуха в среднем составляла 9,3°C. Начало вегетации наступало в среднем через 16 суток после даты устойчивого перехода температур выше 5°C, средняя сумма эффективных температур выше 5°C до начала вегетации составляла 44,9°C (рис. 2).

Средняя температура НВ у видов различалась незначимо ($p = 0,084$) и составила у алычи 8,7°C, сливы русской – 9,6°C, сливы китайской – 9,6°C.

$\Sigma T_{>5}$ до НВ составила у алычи 43,2°C, у сливы русской – 49,0°C, у сливы китайской – 47,2°C; различия незначимы ($p = 0,384$).

Двухфакторный ANOVA показал, что на дату начала вегетации влияют факторы «год» ($p = 0,000$), «вид сливы» ($p = 0,034$), их взаимодействие ($p = 0,048$). Основной вклад – 67,0% – в изменчивость вносит фактор «год», «вид сливы» объясняет 0,5%, взаимодействие факторов – 4,1%, случайная ошибка (включающая межсортовую изменчивость) – 28,5%.

Даты наступления фенологических фаз весеннего развития у генотипов диплоидных видов сливы достоверно коррелировали с датами перехода температур выше 5 и 6°C, несколько большие значения наблюдались с Д6: «средний сорт» с коэффициентом корреляции $r = 0,76$, при $n = 22$.

Начало цветения. Различия между алычой и сливой русской по НЦ недостоверны ($p = 0,552$).

В день начала цветения температура воздуха в среднем составила 13,1°C. Начало цветения наступало в среднем через 32 суток после даты устойчивого перехода температур выше 5°C.

Средняя сумма эффективных температур выше 5°C до начала цветения – 136,1°C.

Средняя температура НЦ также различалась незначимо ($p = 0,162$) и составила 12,7°C, 13,4°C, 13,2°C соответственно. Различалась $\Sigma T_{>5}$ до НЦ ($p = 0,001$), которая составила у алычи 124,8°C, у сливы русской 140,4°C, сливы китайской 146,7°C.

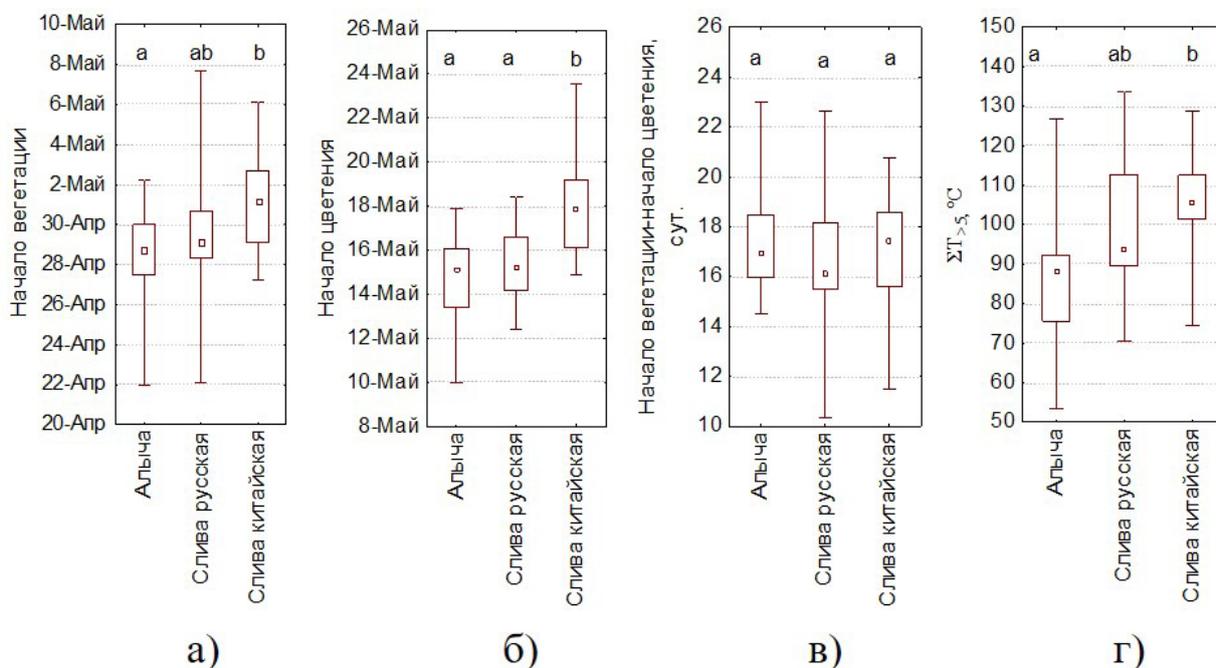


Рис. 2. Сравнение средних значений показателей у диплоидных видов сливы: а) дата начала вегетации; б) дата начала цветения; в) продолжительность периода от начала вегетации до начала цветения; г) сумма эффективных температур выше 5°C от начала вегетации до начала цветения. Одинаковыми буквами (а; б) отмечены достоверно не различающиеся ($p < 0,05$) группы

Fig. 2. Comparison of the mean indicator values in diploid plum species: а) vegetative phase onset (VO) date; б) flowering phase onset (FO) date; в) the VO–FO period duration; г) the sum of effective temperatures above 5°C in the VO–FO period. The same letters mark the groups that do not differ significantly ($p < 0.05$)

Межфазный период «начало вегетации – начало цветения» (НВ – НЦ)

Средняя сумма эффективных температур выше 5°C за период от начала вегетации до начала цветения – 97,1°C.

У трех видов сливы достоверно различалась $\Sigma T_{>5}$ за период НВ – НЦ ($p = 0,009$) между сливой китайской ($\Sigma T_{>5} = 104,6^\circ\text{C}$) и алычой ($\Sigma T_{>5} = 86,7^\circ\text{C}$), у сливы русской ($\Sigma T_{>5} = 98,6^\circ\text{C}$) различия с другими видами незначимы.

Таким образом, на даты начала вегетации и начала цветения наибольшее влияние оказали температурные условия весенних месяцев. Влияние происхождения группы диплоидных видов было на порядок меньше. Продолжительность периода НВ – НЦ у трех диплоидных видов сливы достоверно не различалась.

У всех диплоидных видов сливы наблюдалась слабая (уровень значимости тренда от $p = 0,058$ до $p = 0,652$) тенденция смещения даты начала фенологических фаз на более ранние сроки – со средней скоростью около 0,1 сут./год у фазы начала вегетации и 0,2 сут./год у фазы начала цветения, что согласуется с исследованиями в других регионах (Körner, Basler, 2010; Ge et al., 2014.)

У «среднего сорта» начало вегетации в среднем наступало через 9 суток после Д6, начало цветения – через 25 суток после Д6 и после Д9 – через 16 суток. Эти наблюдения верны для лет с не ранней весной, с переходом температур выше 5° после 10 апреля. Более поздний переход температур через 6°C на 1 сутки приводит к более позднему началу вегетации и цветению на 0,6 суток в среднем. Ассоциированность фенодат и дат перехода температур через определенные пределы показана и для других культур (Naumova, Novikova, 2015).

Сравнили стабильность по годам трех характеристик периода от начала вегетации до начала цветения. Среднее число дней от начала вегетации до начала цветения было 17, CV = 27,6%. Сумма суточных температур за этот период – 177,4°C, CV = 27,4%: сумма эффективных температур выше 5°C – 97,1°C, CV = 33,9%. Таким образом, по коэффициенту вариации продолжительность периода от начала вегетации до начала цветения, сумма суточных температур и сумма эффективных температур различаются мало, то есть одинаково стабильны. Стабильность характеристик периода НВ – НЦ выше, чем сумм эффективных температур – от Д5 до НВ и от Д5 до НЦ.

Сравнение видообразов сливы по срокам наступления фенологических фаз весеннего развития

Начало вегетации. Согласно литературным данным, слива уссурийская способна начинать вегетацию при относительно низких температурах, раньше других видов слив. В Хабаровском крае слива уссурийская начинает вегетацию позже, чем в Приморском крае, и с небольшими колебаниями по годам. В Амурской области наблюдали значительные колебания в сроках начала вегетации по годам, достигавшие 23 дней (Kazmin, 1966). Слива китайская начинает вегетацию несколько позже, при сумме эффективных температур 51–54°C (Tsarenko, 1981). В Краснодарском крае новые сорта сливы русской в зависимости от сроков прохождения фенологических фаз были разделены на 3 группы:

I – ранние: 'Июльская Роза' (к-41385), 'Подарок Сад-Гиганту' (к-43857);

II – средние: 'Дынная' (к-43849), 'Евгения' (к-43851), 'Глобус' (к-41383);

III – поздние: 'Комета Поздняя' (к-43856), 'Колонновидная' (к-43854).

Сроки цветения у данных групп проходили соответственно по датам: I – 3–6.04; II – 8-9.04; III – 11-12.04 (Ermin, Meretukova, 2007; Yushev et al., 2016).

В наших исследованиях наиболее ранние даты начала вегетации наблюдали в 2006 г., что объясняется установившимися положительными среднесуточными температурами воздуха с 29 марта. В апреле среднесуточные температуры превышали почти в 2-3 раза средние многолетние. Начало вегетации диплоидных видов сливы пришлось на 18-19-е сутки после установившейся положительной температуры воздуха у алычи и сливы русской и на 29-е – у сливы китайской.

Самые поздние сроки начала вегетации наблюдали в 2017 г., что объясняется отрицательными средними температурами воздуха во II декаде апреля и в I декаде мая, которые были ниже средней многолетней. У образцов алычи в зависимости от генотипа начало вегетации происходило с 5 ('Алыча 34-23', к-16407А) по 12 мая ('Писсарда 35', к-29050); у сливы русской – с 5 ('Асалода' и 'Несмеяна') по 16 мая ('Ауреус', 'Злато Скифов' и 'Тимирязевская'); у сливы китайской – с 4 ('Скороплодная') по 17 мая ('Генеральная'). Разница в сроках начала вегетации между образцами алычи составляла 7 суток, сливы русской – 11, сливы китайской – 13.

У образцов алычи начало вегетации в зависимости от генотипа происходило с 16 ('Павловская Жёлтая', к-28770) по 25 апреля ('Пчельниковская', к-41446), у сливы русской – с 15 ('Пигмей') по 29 апреля ('Ауреус') и у сливы китайской – с 26 ('Пирамидальная') по 30 апреля ('Айлинская') (рис. 3). Наибольшая разница в сроках начала вегетации отмечена между образцами алычи – 9 и сливы русской – 14, наименьшая – у сливы китайской – 5 суток.

Различия в сроках наступления фенофазы НВ по годам у изучаемых генотипов алычи находилась в пределах от 10 ('Красная 1-16', к-16768А) до 25 суток ('Павловская Жёлтая'); у сливы русской – от 15 ('Сонейка', 'Асалода') до 32 суток ('Пигмей'); у сливы китайской – от 15 ('Скороплодная') до 26 суток ('Underwood').

У генотипов алычи и сливы русской начало вегетации (НВ) происходило с наименьшими различиями. Согласно средним многолетним датам НВ у генотипов диплоидных видов сливы, последние были распределены в группы: I – ранние (22–24.04), II – среднеранние (26–27.04), III – средние (28–30.04) и IV – среднепоздние (02–07.05). В отличие от алычи, у сливы русской и сливы китайской выделена группа сортов со среднепоздними сроками (IV) НВ, а у сливы китайской не выявлены генотипы с ранними (I) сроками НВ.

Между видами сливы наблюдаются достоверные различия по срокам НВ ($p = 0,039$, см. рис. 2). В среднем начало вегетации сливы китайской начинается достоверно позже (1 мая), чем у алычи (28 апреля), при $p = 0,030$, слива русская занимает промежуточное положение по датам НВ (29 апреля), ее различия с другими группами недостоверны ($p = 0,464$ и $p = 0,242$ соответственно).

Начало цветения. Согласно литературным источникам, среди российских сортов сливы русской 20% генотипов зацветают в средние сроки, 70% – ранние и 10% – поздние (Sedov, Dzhigadlo, 2008). По срокам начала цветения генотипы сливы русской относят к ранццветущим. Различия в сроках начала цветения сливы русской в зависимости от погодных условий года превышали 10 суток (Matveyev et al., 2007; Matveyev, Poukh, 2013).

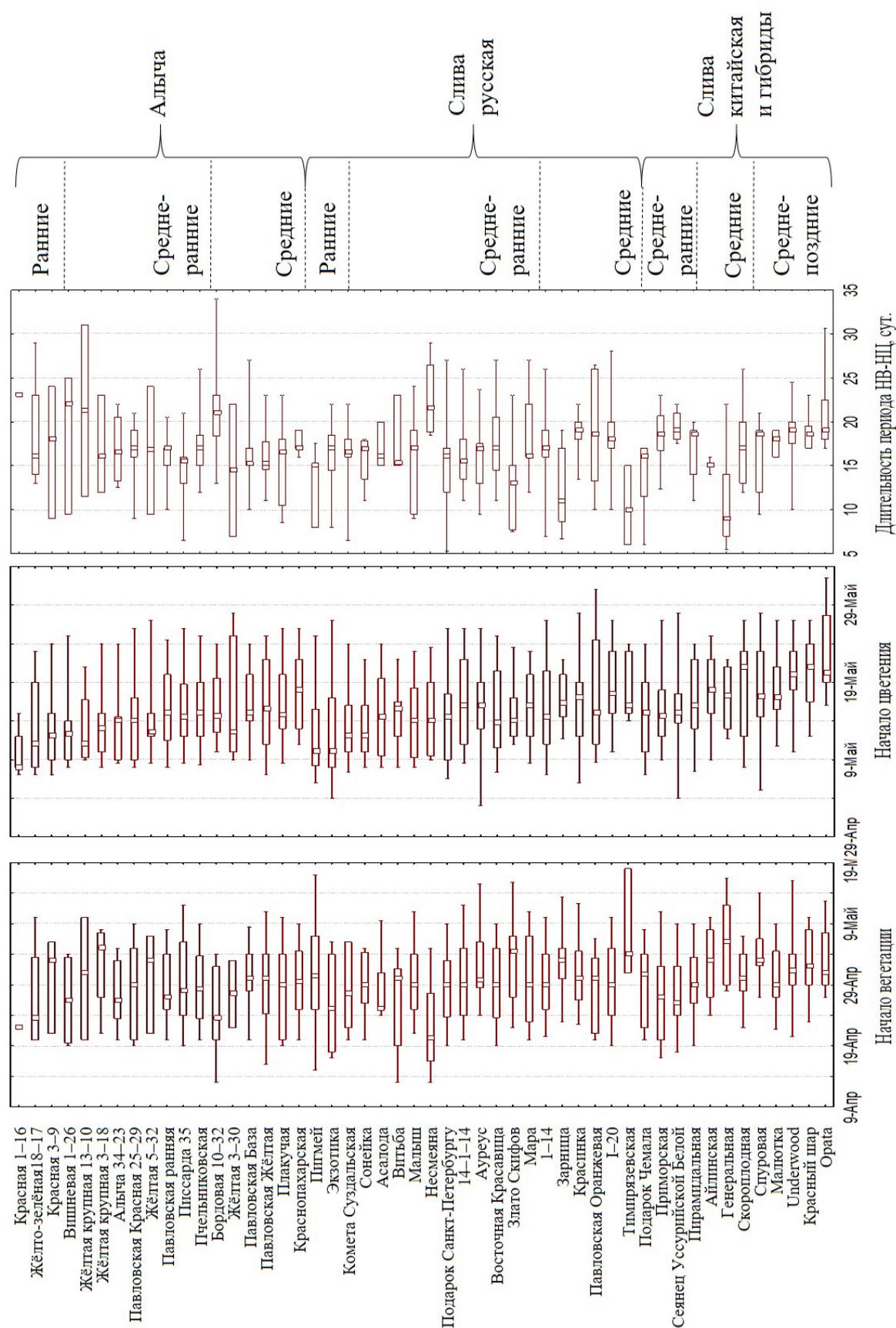


Рис. 3. Вариабельность фенодат. Образцы расположены в порядке возрастания средней даты цветения внутри каждого вида сливы
Fig. 3. Variability of phenodates. Accessions are arranged in ascending order of the average flowering date within each plum species

Сливы китайская, уссурийская и алыча относят к раноцветущим видам (Kazmin, 1966; Eremin, 1989). Среди современных российских сортов сливы китайской 60% генотипов зацветают в средние сроки, 34% – ранние и 16% – поздние. Среди сортов и селекционных образцов сливы китайской выделяют рано- и поздноцветущие (Sedov, Dzhigadlo, 2008). Сливо-вишневые гибриды цветут в более поздние сроки, нежели другие виды диплоидных слив (Tikhonov, Tolmacheva, 1978; Eremin, Vitkovsky, 1980).

В наших исследованиях наиболее ранние даты начала цветения в Северо-Западном регионе РФ наблюдали в 2004 г., что объясняется установившимися положительными среднесуточными температурами воздуха с 14 марта, среднесуточными температурами апреля и I декады мая, превышающими средние многолетние. У образцов алычи начало цветения в зависимости от генотипа происходило с 8 ('Павловская Жёлтая') по 18 мая ('Краснопахарская', к-28896), у сливы русской – с 8 ('Подарок Санкт-Петербургу', 'Экзотика') по 16 мая ('1-14', 'Ауреус') и у сливы китайской – с 8 ('Пирамидальная', 'Скороплодная') по 22 мая ('Ората', 'Спуровая'). Наименьшая разница в сроках начала цветения отмечена между образцами алычи – 10 и сливы русской – 8 суток, наибольшая – у сливы китайской – 14 (см. рис. 3).

Самые поздние сроки начала цветения наблюдали в 2017 г., что объясняется отрицательными средними температурами воздуха во II декаде апреля и в I декаде мая, которые были ниже средних многолетних. У алычи начало цветения в зависимости от генотипа происходило с 21 ('Павловская База', к-28769) по 26 мая ('Писсарда 35'), у сливы русской – с 20 ('1-14', 'Витьба', 'Экзотика') по 25 мая ('Ауреус', 'Тимирязевская') и у сливы китайской – с 22 ('Малютка') по 26 мая ('Спуровая'). Разница в сроках начала цветения между образцами всех изучаемых диплоидных видов сливы была одинаковой – 5 суток.

По результатам наших наблюдений, согласно средним многолетним датам НЦ за период наших исследований, генотипы алычи и сливы русской были распределены на группы по средним срокам НЦ: I – ранние (10–12.05), II – среднеранние (13–15.05) и III – средние (16–17.05). Особенностью фазы НЦ сливы китайской является наличие сортов со среднепоздними сроками (20–23.05) и отсутствием генотипов с ранними сроками НЦ.

Разница по годам в сроках наступления фенофазы НЦ у изучаемых генотипов алычи находилась в пределах от 8 ('Красная 1-16') до 19 суток ('Жёлтая 5-32', к-16516А; 'Жёлтая 3-30', к-16516А); у сливы русской – от 10 ('Тимирязевская') до 23 суток ('Экзотика', 'Ауреус', 'Павловская Оранжевая'); у сливы китайской – от 11 ('Генеральная') до 24 суток («Сеянец Уссурийской Белой»).

По срокам начала цветения (НЦ) между изучаемыми видами сливы наблюдаются достоверные различия ($p = 0,000$) (см. рис. 2). Установлено, что сроки НЦ сливы китайской достоверно более поздние – 17 мая, чем у алычи – 14 мая ($p = 0,000$) и сливы русской – 15 мая ($p = 0,002$). Различия между алычей и сливой русской по НЦ недостоверны ($p = 0,552$).

На вариабельность даты цветения основное влияние (68,3%) оказал фактор «год» ($p = 0,000$); фактор «вид сливы» также был значим ($p = 0,000$), но вклад этого фактора составил всего 1,1%. Взаимодействие факторов «год» × «вид сливы» оказалось незначимо (2,6%, $p = 0,547$), а вклад случайной ошибки составил 27,9%.

Следует отметить, что из всех изученных генотипов диплоидных видов сливы наиболее адаптивным во всех регионах выращивания оказался районированный по Северо-Западному региону России сорт сливы русской 'Подарок Санкт-Петербургу' (Radchenko, 2018; Eremin, 2021). Фенологические характеристики сорта – средний по срокам прохождения фенофаз НВ и НЦ, разница по годам в сроках наступления фенофаз НВ и НЦ у него составляет 20 суток. Близкими к сорту 'Подарок Санкт-Петербургу' по характеру прохождения фенофаз НВ и НЦ находятся образцы сливы русской '14-1-14' (к-7375А) (20 сут.), алычи 'Пчельниковская' (19–17 сут.) и 'Красная 25-29' (к-15792А) (20–18 сут.) (см. рис. 3).

По многолетним наблюдениям, синхронно и последовательно фенологические фазы весеннего развития наступали у генотипов алычи со среднеранними сроками НВ и НЦ – 'Красная 1-16' и средними сроками – 'Павловская Жёлтая', 'Краснопахарская', как и у генотипов сливы русской – 'Павловская Оранжевая', 'Красинка' и сливы уссурийской – 'Приморская', 'Пирамидальная' и 'Малютка'. Последовательность и стабильность весенних фенофаз при среднепоздних сроках развития отмечали у генотипов сливы уссурийской 'Приморская' и 'Пирамидальная', а также у межвидовых гибридов со сливой китайской – 'Красный Шар', 'Ората' и 'Underwood'.

По совокупности изученных параметров прохождения фенофаз весеннего развития, а также по наименьшей степени варьирования последних можно выделить генотипы алычи: 'Павловская Жёлтая', 'Павловская Красная', 'Пчельниковская', 'Краснопахарская', 'Писсарда 35' (ВИР); сливы русской: 'Ауреус', 'Экзотика', 'Красинка', 'Подарок Санкт-Петербургу' (ВИР), 'Асалода', 'Сонейка' (БНИИП); сливы китайской и гибридов: 'Айлинская' (Ю-У НИИПОК), 'Скороплодная', 'Красный Шар' (ВСТИСП), 'Малютка' (Красноярская ОСС), 'Пирамидальная' (Федеральный Алтайский центр агробиотехнологий), 'Приморская' (Приморский край), 'Underwood' (США).

Продолжительность межфазного периода от начала вегетации до начала цветения

Продолжительность межфазного периода «начало вегетации – начало цветения» (НВ – НЦ) у образцов диплоидных видов сливы находится в обратной зависимости от сроков наступления фазы «начало вегетации». Наблюдалась достоверная отрицательная корреляция между датой НВ и длительностью НВ – НЦ, $r = -0,61$, при $n = 50$.

Наиболее продолжительный межфазный период (22–24 сут.) наблюдали у генотипов с ранними сроками НВ, наиболее короткий – у группы со среднепоздними сроками НВ (16–17 сут.).

В группе генотипов алычи со средними сроками НВ у 3 сортов ('Пчельниковская', 'Краснопахарская', 'Жёлтая 13-10') длительность межфазного периода НВ – НЦ отличается от показателей других генотипов группы. У образцов алычи с ранними сроками НВ длиннее межфазный период. У сортов со средними сроками НВ всех изучаемых видов сливы длительность межфазного периода была практически одинаковой (18–21 сут.).

Среди генотипов сливы русской наиболее продолжительный межфазный период был у сортов ранней (I) группы ('Несмеяна', 'Витьба') – 18–22 суток. У III группы сортов со средними сроками НВ длительность межфазного периода была практически одинаковой, кроме 4 генотипов из 12 изучаемых ('Мара', 'Красинка', 'Пигмей', '1-20'), у которых показатель отличался в большую или

меньшую сторону, что, вероятно, связано с их генетическим происхождением.

У генотипов сливы китайской со среднеранними сроками НВ межфазный период продолжался 17–20 суток и был наиболее продолжительным в сравнении с генотипами других групп. Самый короткий межфазный период наблюдали у среднепоздних сортов сливы китайской (IV группа) – 10–12 суток. У генотипов средней группы (III) – ‘Красный Шар’ и ‘Opata’ – межфазный период был продолжительнее чем у других генотипов группы (18–21 сут.), что также связано с их генетическим происхождением. Среди образцов сливы китайской наблюдали существенные различия по длительности периода НВ – НЦ ($p = 0,002$), достоверно различались сорта ‘Генеральная’ (11,5 сут.) и ‘Opata’ (20,7 сут.).

Между видами сливы по продолжительности периода НВ – НЦ различий нет ($p = 0,323$). Продолжительность периода НВ – НЦ в среднем составила у алычи 17 суток, сливы русской – 16, сливы китайской – 17, различия между видами были незначимы ($p = 0,264$) (см. рис. 2).

На продолжительность периода НВ – НЦ влиял только фактор «год» ($p = 0,000$), фактор «вид сливы» был незначим ($p = 0,525$). По продолжительности периода НВ – НЦ взаимодействия факторов «вид сливы» × «год» не выявлено ($p = 0,187$). Наибольший вклад вносила случайная ошибка – 49,7%; «год» – 42,3%, происхождение – 0,2%, взаимодействие факторов – 7,8%.

Заключение

На даты начала вегетации и начала цветения наибольшее влияние оказали температурные условия весенних месяцев, они обусловили 67,0–68,3% вариабельности дат наступления фенологических фаз. Влияние вида сливы было на порядок меньше, 0,5–1,1%.

У всех диплоидных видов сливы наблюдалась слабая тенденция смещения даты начала фенологических фаз на более ранние сроки – со средней скоростью около 0,1 суток в год у фазы начала вегетации и 0,2 суток/год у фазы начала цветения.

Даты наступления фенологических фаз весеннего развития у генотипов диплоидных видов сливы достоверно коррелировали с датой перехода температур выше 6°C, в среднем начало вегетации наступало через 9 суток после этой даты, начало цветения – через 25 суток.

Вариабельность по годам сумм эффективных температур от начала вегетации до начала цветения меньше, чем от даты перехода температуры выше 5°C до начала вегетации и до начала цветения. Три характеристики периода от начала вегетации до начала цветения – продолжительность, суммы суточных температур, суммы эффективных температур, имели сравнимую вариабельность, их вариации составили 27,6%; 27,4% и 33,9% соответственно, что свидетельствует об одинаковой прогностической способности этих показателей.

Слива русская занимает промежуточное положение между алычей и сливой китайской как по дате начала вегетации, так и по дате начала цветения. При этом по дате начала цветения слива русская ближе к алыче. Различия по продолжительности периода от начала вегетации до начала цветения между алычей и сливой русской не наблюдаются. Слива русская и слива китайская близки по срокам начала вегетации и цветения, но у сливы русской отсутствуют генотипы со среднепоздними сроками, а у сливы китайской не выявлены генотипы с ранними сроками.

Наиболее высокие среднесуточные температуры, а следовательно и более благоприятные условия для завязывания плодов, складывались к началу цветения генотипов алычи, сливы русской, сливы китайской и уссурийской со средними сроками прохождения фенологических фаз весеннего развития (III группа).

У отдельных генотипов сливы русской – ‘Зарница’, ‘Злато Скифов’, ‘Сонейка’, ‘Тимирязевская’ (гибриды алычи со сливой китайской) – потребности в тепле для начала вегетации больше, чем у большинства образцов среди изученных видов сливы. У сортов сливы китайской ‘Генеральная’ (*Prunus salicina* × *P. americana*) и ‘Opata’ (*Prunus salicina* × *Microcerasus pumila*) самая большая потребность в тепле, суммы эффективных температур к началу цветения были самыми высокими среди всех изученных генотипов диплоидных видов сливы – 110,8 и 128,6°C.

Согласно проведенным многолетним наблюдениям, наиболее адаптированным к весенним условиям в Северо-Западном регионе РФ оказался сорт сливы русской ‘Подарок Санкт-Петербургу’ (к-41445): средний по срокам прохождения фенофаз НВ и НЦ, с разницей по годам в сроках наступления фенофаз НВ и НЦ 20 суток.

Близкими к сорту ‘Подарок Санкт-Петербургу’ по характеру прохождения фенофаз НВ и НЦ являются образцы сливы русской ‘14-I-14’ (к-7375А) (20 сут.), алычи ‘Пчельниковская’ (к-41446) (19–17 сут.) и ‘Красная 25-29 (к-15792А) (20–18 сут.). Данные генотипы будет возможно использовать в селекционных программах как источники высокой адаптивности к весенним условиям на Северо-Западе России, а также в качестве сортов – взаимных опылителей при практическом использовании.

Продолжительность межфазного периода «начало вегетации – начало цветения» у образцов диплоидных видов сливы находится в обратной зависимости от сроков наступления начала вегетации ($r = -0,61$).

References / Литература

- CaraDonna P.J., Iler A.M., Inouye D.W. Shifts in flowering phenology reshape of a subalpine plant community. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2014;111(13):4916-4921. DOI: 10.1073/pnas.1323073111
- Costa R., Fraga H., Fonseca A., de Cortazar-Atauri I.G., Val M.C., Carlos C. et al. Grapevine phenology of cv. *Touriga Franca* and *Touriga Nacional* in the Douro wine region: modelling and climate change projections. *Agronomy*. 2019;9(4):210. DOI: 10.3390/agronomy9040210
- Denny E.G., Gerst K.L., Miller-Rushing A.J., Tierney G.L., Crimmins T.M., Enquist C.A.F. et al. Standardized phenology monitoring methods to track plant and animal activity for science and resource management applications. *International Journal of Biometeorology*. 2014;58(4):591-601. DOI: 10.1007/s00484-014-0789-5
- Dospekhov B.A. Methodology of field trial [Metodika polevogo opyta]. Moscow: Agropromizdat; 1985. [in Russian] (Доспехов Б.А. Методика полевого опыта. Москва: Агропромиздат; 1985).
- Eremin G.V. Cherry plum (Alycha). Moscow: Agropromizdat; 1989. [in Russian] (Еремин Г.В. Алыча. Москва: Агропромиздат; 1989).
- Eremin G.V. Stone fruit crops. Genetic diversity and its utilization in breeding: monograph (Kostochkovye plodovye kultury. Genofond i yego ispolzovaniye v selektsii: monografiya). Krasnodar: Prosveshcheniye-Yug; 2021. [in Russian] (Еремин Г.В. Косточковые плодовые

- культуры. Генофонд и его использование в селекции: монография. Краснодар: Просвещение-Юг; 2021). URL: https://www.cnsnb.ru/Vexhib/vex_news/2022/vex_220430/04084152.pdf [дата обращения: 12.10.2022].
- Eremin G.V., Meretukova F.N. Biological features of new Russian plum cultivars (Biologicheskiye osobennosti novykh sortov sliivy russkoy). *Proceedings of the Kuban State Agrarian University*. 2007;(5):101-104. [in Russian] (Еремин Г.В., Меретукова Ф.Н. Биологические особенности новых сортов сливы русской. *Труды Кубанского государственного аграрного университета*. 2007;(5):101-104).
- Eremin G.V., Vitkovsky V.L. Plum (Sliva). Moscow: Kolos; 1980. [in Russian] (Еремин Г.В., Витковский В.Л. Слива. Москва: Колос; 1980).
- Fadón E., Herrera S., Guerrero B.I., Guerra M.E., Rodrigo J. Chilling and heat requirements of temperate stone fruit trees (*Prunus* sp.) *Agronomy*. 2020;10(3):409. DOI: 10.3390/agronomy10030409
- Ge Q., Wang H., Zheng J., This R., Dai J. A 170 year spring phenology index of plants in eastern China. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*. 2014;119(3):301-311. DOI: 10.1002/2013JG002565
- Iler A.M., Inouye D.W., Schmidt N.M., Høye T.T. Detrending phenological time series improves climate-phenology analyses and reveals evidence of plasticity. *Ecology*. 2017;98(3):647-655. DOI: 10.1002/ecy.1690
- Kazmin G.T. Plums of the Far East (Dalnevostochnye sliivy). Khabarovsk: Khabarovsk Book Publishers; 1966. [in Russian] (Казмин Г.Т. Дальневосточные сливы. Хабаровск: Хабаровское книжное издательство; 1966).
- Körner C., Basler D. Plant science. Phenology under global warming. *Science*. 2010;327(5972):1461-1462. DOI: 10.1126/science.1186473
- Lee H.K., Lee S.J., Kim M.K., Lee S.D. Prediction of plant phenological shift under climate change in South Korea. *Sustainability*. 2020;12(21):9276. DOI: 10.3390/su12219276
- Matveyev V.A., Kastritskaya M.S., Volot V.S. The results of cultivar studies in plum collection in Belarus (Rezultaty kollektсионного izucheniya sortov sliivy v Belarusi). *Fruit-Growing*. 2007;19:131-137. [in Russian] (Матвеев В.А., Кастрицкая М.С., Волот В.С. Результаты коллекционного изучения сортов сливы в Беларуси. *Плодоводство*. 2007;19:131-137).
- Matveyev V.A., Poukh E.V. Vegetation and dormal period peculiarities in the annual cycle of plum trees development. *Fruit-Growing*. 2013;25:178-187. [in Russian] (Матвеев В.А., Поух Е.В. Особенности вегетации и периода покоя в годовом цикле развития деревьев сливы. *Плодоводство*. 2013;25:178-187).
- Naumova L.G., Novikova L.Yu. Thermal analysis of interphase periods of grapes collection of All-Russian Research Institute of Viticulture and Winemaking named after Y.I. Potapenko. *Wine-Making and Viticulture*. 2015;(5):46-50. [in Russian] (Наумова Л.Г., Новикова Л.Ю. Температурный анализ межфазных периодов сортов винограда коллекции ВНИИВиВ им. Я.И. Потапенко. *Виноделие и виноградарство*. 2015;(5):46-50).
- Radchenko O.E. Catalogue of the VIR global collection. Issue 877. Plum: Diploid plum species in the Northwest of Russia. New and little-known varieties. St. Petersburg: VIR; 2018. [in Russian] (Радченко О.Е. Каталог мировой коллекции ВИР. Выпуск 877. Слива: Диплоидные виды сливы на Северо-Западе России. Новые и малоизвестные сорта. Санкт-Петербург: ВИР; 2018).
- Ryabova A.N. The development of flower buds and flowering of sweet cherry. The problems of pollination and fertilization of fruit trees (Razvitiye tsvetkovykh pochek i tsveteniya cherezhni. Voprosy opyleniya i oplodotvoreniya plodovykh derevyev). *Works of the State Nikita Botanical Gardens*. 1970;45(4):37-51. [in Russian] (Рябова А.Н. Развитие цветковых почек и цветение черешни. Вопросы опыления и оплодотворения плодовых деревьев. *Сборник научных трудов Государственного Никитского ботанического сада*. 1970;45(4):37-51).
- Sedov E.N., Dzhigadlo E.N. (eds). Pomology. Vol. III. Stone fruit crops (Pomologiya. T. III. Kostochkovye kultury). Orel: VNI-ISPК; 2008. [in Russian] (Помология. Т. III. Косточковые культуры / под ред. Е.Н. Седова, Е.Н. Джигadlo. Орел: ВНИИСПК; 2008).
- Szalay L., Molnar A., Kovacs S. Frost hardiness of flower buds of three plum (*Prunus domestica* L.) cultivars. *Scientia Horticulturae*. 2017;214:228-232. DOI: 10.1016/j.scienta.2016.11.039
- Tikhonov N.N., Tolmacheva A.S. Plum-cherry hybrids of the Krasnoyarsk Fruit-Growing Experiment Station (Slivovishnevye gibridy Krasnoyarskoy opytной stantsii plodovodstva). In: M.N. Salamatov, Yu.M. Dneprovsky (eds). *New food plants for Siberia (fruits, berries, vegetables, and cereals) (Novye pishchevye rasteniya dlya Sibiri [plodovye, yagodnye, ovoshchnye, zernovye])*. Novosibirsk: Siberian Botanical Garden, Siberian Branch of the USSR Academy of Sciences; 1978. p.154-160. [in Russian] (Тихонов Н.Н., Толмачёва А.С. Сливо-вишневые гибриды Красноярской опытной станции плодovодства. В кн.: *Новые пищевые растения для Сибири (плодовые, ягодные, овощные, зерновые)* / под ред. М.Н. Саламатова, Ю.М. Днепроvского. Новосибирск: СО АН СССР ЦСБС; 1978. С.154-160).
- Tsarenko V.P. Ussurian plum (Sliva ussuriyskaya). Vladivostok: Far East Book Publishers; 1981. [in Russian] (Царенко В.П. Слива уссурийская. Владивосток: Дальневосточное книжное издательство; 1981).
- Vitkovsky V.L., Pavlova N.M. Program and methods for studying the varieties of the collection of fruit, berry, subtropical and nut crops, and grapes (Programma i metodika izucheniya sortov kolleksii plodovykh, yagodnykh, subtropicheskikh, orekhoplodnykh kultur i vinograda). Leningrad: VIR; 1970. [in Russian] (Витковский В.Л., Павлова Н.М. Программа и методика изучения сортов коллекции плодовых, ягодных, субтропических, орехоплодных культур и винограда. Ленинград: ВИР; 1970).
- Yoon C.Y., Kim S., Cho J., Kim S. Modeling the impacts of climate change on yields of various Korean soybean sprout cultivars *Agronomy*. 2021;11(8):1590. DOI: 10.3390/agronomy11081590
- Yue X., Unger N., Keenan T.F., Zhang X., Vogel C.S. Probing the past 30-year phenology trend of US deciduous forests. *JGR Biogeosciences*. 2015;12(15):4693-4709. DOI: 10.5194/bg-12-4693-2015
- 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 (Kolleksiya 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).

Zabranskaya O.A. Features of cherry plum phenophases in the annual cycle (Osobennosti prokhozhdeniya fenofaz alychi v godichnom tsikle). *Bulletin of the State Nikita Botanical Gardens*. 1969;(8):26-30. [in Russian] (Забранская О.А. Особенности прохождения фенофаз алычи в годич-

ном цикле. *Бюллетень Государственного Никитского ботанического сада*. 1969;(8):26-30).

Zhang H., Yuan W., Liu S., Dong W., Fu Y. Sensitivity of flowering phenology to changing temperature in China. *JGR Biogeosciences*. 2015;120(8):1658-1665. DOI: 10.1002/2015jg003112

Информация об авторах

Ольга Емельяновна Радченко, научный сотрудник, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44, o.radchenko@vir.nw.ru, <https://orcid.org/0000-0003-1712-2018>

Любовь Юрьевна Новикова, доктор сельскохозяйственных наук, ведущий научный сотрудник, заведующая отделом, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44, l.novikova@vir.nw.ru, <https://orcid.org/0000-0003-4051-3671>

Information about the authors

Olga E. Radchenko, Researcher, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000 Russia, o.radchenko@vir.nw.ru, <https://orcid.org/0000-0003-1712-2018>

Liubov Yu. Novikova, Dr. Sci. (Agriculture), Leading Researcher, Head of a Department, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000 Russia, l.novikova@vir.nw.ru, <https://orcid.org/0000-0003-4051-3671>

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

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

Конфликт интересов: авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

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

Статья поступила в редакцию 20.01.2023, одобрена после рецензирования 03.05.2023; принята к публикации 01.06.2023.

The article was submitted on 20.01.2023; approved after reviewing on 03.05.2023; accepted for publication on 01.06.2023.

ГЕНЕТИКА КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ И ИХ ДИКИХ РОДИЧЕЙ

Научная статья
УДК 575.22
DOI: 10.30901/2227-8834-2023-2-112-119



Анализ нуклеотидных последовательностей гена гликозилтрансферазы *GT47* у сортов ржи, различающихся по содержанию водорастворимых пентозанов в зерне

Е. А. Заикина¹, Р. Р. Каюмова², А. Р. Кулуев¹, Р. Р. Исмагилов², Б. Р. Кулуев^{1,3}

¹ Уфимский федеральный исследовательский центр Российской академии наук, Институт биохимии и генетики, Уфа, Россия

² Башкирский государственный аграрный университет, Уфа, Россия

³ Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, Санкт-Петербург, Россия

Автор, ответственный за переписку: Евгения Александровна Заикина, evisheva@yandex.ru

Рожь (*Secale cereale* L.) – важнейшая сельскохозяйственная культура России, качество зерна которой зависит от содержания в ней водорастворимых пентозанов. Зерна сортов ржи с высоким содержанием водорастворимых пентозанов обладают хорошими хлебопекарными свойствами, но низкими кормовыми качествами. Методы маркер-ориентированной селекции по данному признаку для ржи остаются не разработанными. С содержанием пентозанов в зерне пшеницевых могут быть связаны гены гликозилтрансфераз *GT47*, однако у ржи гены этого семейства не идентифицированы. Целью данной работы были амплификация, секвенирование и поиск однонуклеотидных замен или других мутаций в гене *GT47* у различных сортов ржи, отличающихся по содержанию водорастворимых пентозанов в зерне и вязкости водного экстракта.

В работе были использованы популяционные сорта ржи ‘Чулпан 7’ и ‘Подарок’, гибриды F₁ ‘КВС Авиатор’, ‘КВС Магнifico’ и ‘КВС Этерно’. Наибольшее содержание пентозанов и наибольшая кинематическая вязкость водного экстракта были выявлены у сорта ‘Чулпан 7’. Наименьшие величины данных показателей были у гибридного сорта ‘КВС Авиатор’. Анализ нуклеотидных последовательностей гена гликозилтрансферазы *GT47* показал наличие однонуклеотидных замен в семи локусах, по которым различались исследуемые сорта ржи. Из них по трем нуклеотидным заменам 159 (G/A), 204 (C/T), 327 (G/A) между собой различались высокопентозановый сорт ‘Чулпан 7’ и низкопентозановый ‘КВС Авиатор’. Предполагается, что данные SNPs могут быть использованы при генотипировании сортов ржи на содержание водорастворимых пентозанов в зерне.

Ключевые слова: *Secale cereale*, вязкость водного экстракта, секвенирование, однонуклеотидные замены, SNP, генотипирование

Благодарности: исследования Е.А. Заикиной и А.Р. Кулуева выполнены в рамках государственного задания № 122030200143-8; работа Б.Р. Кулуева поддержана грантом Минобрнауки РФ (соглашение № 075-15-2021-1066 от 28.09.2021).

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

Для цитирования: Заикина Е.А., Каюмова Р.Р., Кулуев А.Р., Исмагилов Р.Р., Кулуев Б.Р. Анализ нуклеотидных последовательностей гена гликозилтрансферазы *GT47* у сортов ржи, различающихся по содержанию водорастворимых пентозанов в зерне. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2023;184(2):112-119. DOI: 10.30901/2227-8834-2023-2-112-119

GENETICS OF CULTIVATED PLANTS AND THEIR WILD RELATIVES

Original article

DOI: 10.30901/2227-8834-2023-2-112-119

Analysis of nucleotide sequences of the *GT47* glycosyltransferase gene in rye cultivars differing in the content of water-soluble pentosans in grainEvgeniya A. Zaikina¹, Rosa R. Kayumova², Azat R. Kuluev¹, Rafael R. Ismagilov², Bulat R. Kuluev^{1,3}¹Ufa Federal Research Center of the Russian Academy of Sciences, Institute of Biochemistry and Genetics, Ufa, Russia²Bashkir State Agrarian University, Ufa, Russia³N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, St. Petersburg, Russia**Corresponding author:** Evgeniya A. Zaikina, evsheva@yandex.ru

Rye (*Secale cereale* L.) is the most important crop in Russia, its grain quality depends on the content of water-soluble pentosans. The grain of rye cultivars with high content of water-soluble pentosans has good baking properties, but low fodder qualities. Methods of marker-assisted selection for this trait in rye remain undeveloped. For Triticeae, the content of pentosans in grain may be associated with the *GT47* glycosyltransferase genes, but the genes of this family have not been identified in rye. The aim of this study was amplification, sequencing, and search for single nucleotide substitutions or other mutations in the *GT47* gene in various rye cultivars differing in the content of water-soluble pentosans in their grain and the viscosity of their aqueous extract. DNA from rye leaves was isolated by the standard CTAB method. Based on the nucleotide sequences of the bread wheat and barley *GT47* genes, universal primers were selected, then a fragment of the open reading frames of the studied gene was amplified, and the nucleotide sequences were determined by automatic capillary sequencing.

The population cultivars of rye, 'Chulpan 7' and 'Podarok', and F₁ hybrids 'KVS Aviator', 'KVS Magnifico' and 'KVS Eterno' were analyzed. The highest content of pentosans and the highest kinematic viscosity of the aqueous extract were found in cv. 'Chulpan 7'. The lowest values of these indicators were shown by the hybrid cv. 'KVS Aviator'. The analysis of the nucleotide sequences of the *GT47* gene revealed the presence of single-nucleotide substitutions in seven loci, in which the studied rye cultivars differed. Of these, the high-pentosan cv. 'Chulpan 7' and the low-pentosan cv. 'KVS Aviator' differed in three nucleotide substitutions: 159 (G/A), 204 (C/T), and 327 (G/A). It is suggested that these SNPs can be used for genotyping rye cultivars for the content of water-soluble pentosans in grain.

Keywords: *Secale cereale*, rye, water extract viscosity, sequencing, single-nucleotide substitutions, SNP, genotyping**Acknowledgements:** the study by E.A. Zaikina and A.R. Kuluev was carried out within the framework of State Task No. 122030200143-8; the study of B.R. Kuluev was supported by a grant from the Ministry of Science and Education of the Russian Federation (Agreement No. 075-15-2021-1066 of Sept. 28, 2021).

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

For citation: Zaikina E.A., Kayumova R.R., Kuluev A.R., Ismagilov R.R., Kuluev B.R. Analysis of nucleotide sequences of the *GT47* glycosyltransferase gene in rye cultivars differing in the content of water-soluble pentosans in grain. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2023;184(2):112-119. DOI: 10.30901/2227-8834-2023-2-112-119

Введение

Рожь (*Secale cereale* L.) является важнейшей зерновой культурой в России. Обладает устойчивостью к засухе, низким температурам, солевому и алюминиевому стрессу и способна расти на низко плодородных, песчаных почвах. Зерно ржи применяют в пищевой промышленности для выпечки хлеба и производства спирта, в сельском хозяйстве как корм животным. Одним из важных показателей качества зерна у данной культуры является содержание водорастворимых пентозанов, которые входят в состав клеточных стенок (Kozlova et al., 2022). Сорта ржи с высоким содержанием пентозанов и, соответственно, с большей вязкостью экстракта характеризуются хорошими хлебопекарными качествами, так как имеют большой объем и газодерживающую способность. Но высокое содержание пентозанов может нарушать процесс пищеварения, снижая всасывание питательных веществ, что приводит к прекращению прироста массы тела у сельскохозяйственных животных. Поэтому высокопентозановые сорта считаются непригодными для кормовых целей (Ismagilov, Gaysina, 2015). Исходя из этого, задачи селекции ржи для использования в хлебопекарной и фуражной отраслях могут отличаться. В последние годы возрастает применение ржи для откорма сельскохозяйственных животных и, соответственно, становится актуальным создание сортов ржи с низким содержанием пентозанов (Kobylianskiy et al., 2017). На количество водорастворимых пентозанов влияет генотип растения (Ismagilov et al., 2018), что дает возможность создания низкопентозановых кормовых сортов ржи (Kobylianskiy, Solodukhina, 2015). Для ускорения селекции может быть применено SNP-генотипирование, являющееся быстрым методом выявления нужных для селекции генотипов растений (Garafutdinov et al., 2021). Для создания низкопентозановых сортов ржи необходима информация о генах, влияющих на количество пентозанов в растении. В литературе на данный момент имеется мало информации о возможных целевых генах и их аллелях, ассоциированных с содержанием пентозанов в зерне ржи (Kozlova et al., 2022).

Пентозаны ржи преимущественно представлены арабиноксиланами, состоящими из линейной цепи остатков β-D-ксилопиранозила, связанных 1 → 4 гликозидными связями, к которым остатки α-1-арабинофуранозила присоединены в положениях O₂, O₃ или в обоих положениях одновременно. Арабиноксиланы могут расщепляться ферментами, относящимися к классу гидролаз, а именно ксиланазами. Это в конечном счете приводит к снижению вязкости и улучшению усвоения питательных веществ. Биосинтез полисахаридов клеточной стенки, таких как пектины, ксиланоглюканы и ксиланы, катализируется гликозилтрансферазами (GT), в частности ферментами семейства GT47, известными как Irregular Xylem 10 (Mortimer et al., 2015). Т. К. Pellny et al. (2012) было показано, что с синтезом клеточной стенки в крахмалистом эндосперме мягкой пшеницы связаны гликозилтрансферазы GT47 2, GT43 2 и GT43 1. У риса ген *OsGT47A*, гомологичный *AtIRX10 A. thaliana*, участвует в синтезе ксилана (Zhang et al., 2014). У мягкой пшеницы сайленсинг гена *TaGT47 2* приводит к заметному снижению содержания арабиноксиланов (Lovegrove et al., 2013). Исходя из литературных данных, можно сказать, что необходимо продолжать изучение арабиноксиланов с целью расширения знаний о вкладе генов, связанных с водорастворимостью пентозанов. В связи с этим целью нашей

работы стал поиск однонуклеотидных замен или других мутаций в гене *GT47* у различных сортов ржи, отличающихся по кинематической вязкости водного экстракта и содержанию водорастворимых пентозанов в зерне. Но гены гликозилтрансфераз у ржи пока еще не известны, в связи с чем изучение генов *GT* этой культуры затруднено. В то же время у ближайших родственников ржи – мягкой пшеницы *Triticum aestivum* L. и ячменя *Hordeum vulgare* L. последовательности нуклеотидов генов гликозилтрансфераз *GT47* доступны в GenBank под номерами HF913570.1, HF913571.1, HF913572.1, AK366860.1. Поэтому была поставлена задача подбора универсальных праймеров для амплификации и секвенирования фрагмента гена *GT47* ржи, используя нуклеотидные последовательности предполагаемых ортологов из геномов мягкой пшеницы и ячменя.

Материалы и методы

Объектами исследования послужили сорта ржи *S. cereale* из коллекции Башкирского государственного аграрного университета (БГАУ), отобранные и находящиеся в селекционной работе в Республике Башкортостан в последние 5 лет. Для экспериментов взяты следующие популяционные сорта ржи: 'Чулпан 7' и 'Подарок', а также гибриды F₁ 'КВС Авиатор', 'КВС Магнифико' и 'КВС Этерно'.

'Чулпан 7' получен сложной гибридизацией с участием сортов 'Чулпан', 'Чулпан 3', 'Отелло', 'Кустро', 'Имериг' и др. с многократным индивидуально-семейственным отбором. Масса 1000 зерен составляет в среднем 33,0 г. Данный сорт отличается высокими хлебопекарными качествами зерна.

'Подарок' получен индивидуально-семейственным отбором из гибридной популяции, созданной с участием сортов 'Татарская 1', 'Эстафета Татарстана' и популяции с низким содержанием водорастворимых пентозанов. Масса 1000 зерен: 24–35 г. Отличительная особенность сорта – пониженное содержание водорастворимых пентозанов.

'КВС Авиатор' – гибрид первого поколения F₁. Родословная: (Lo 1019-P × Lo 2002-N) × LSR 136. Масса 1000 зерен: 32–39 г. Хлебопекарные качества удовлетворительные и хорошие.

'КВС Магнифико' – гибрид первого поколения F₁. Родословная: (ЛО 115 П × ЛО 142 Н) × ЛСР 88. Масса 1000 зерен: 28–40 г. Хлебопекарные качества зерна удовлетворительные.

'КВС Этерно' – гибрид первого поколения F₁. Родословная: (ЛО 1019 П × ЛО 1017 Н) × ЛСР 122. Масса 1000 зерен: 33–41 г. Хлебопекарные качества удовлетворительные. Одинаково пригоден как для пищевой промышленности, так и для кормления животных.

Содержание водорастворимых пентозанов в зерне определяли орцинол-хлоридным методом, модифицированным S. Hashimoto et al. (1987) и J. A. Delcour et al. (1991). Размельчали 100 мг зерна и добавляли 10 мл дистиллированной воды. Колбу закрывали крышкой и встряхивали 2 часа при температуре 30°C. Далее центрифугировали до получения прозрачного раствора. К 1 мл полученной надосадочной жидкости добавляли 1 мл 4M HCl, помещали в пробирку с герметичной крышкой, гидролизывали 2 часа при температуре 100°C и охлаждали. 1 мл гидролизованного раствора разбавляли 1 мл дистиллированной воды. 1 мл полученного раствора помещали в пробирку с герметичной крышкой и добавля-

ли 2 мл дистиллированной воды, 3 мл 0,1-процентного раствора FeCl_3 в концентрированной HCl , 0,3 мл 1-процентного раствора орцина в 100-процентном этаноле. Нагревали в кипящей водяной бане 30 мин, охлаждали и снимали показание поглощения на спектрометре LS-55 (Perkin Elmer, США). Содержание водорастворимых пентозанов рассчитывали по формуле:

$$P = (A_{670}) 4 m \times 0,88 \times 0,01,$$

где P – содержание пентозанов, %;

A_{670} – оптическая плотность образца при длине волны 670 нм;

m – концентрация ксилозы по калибровочному графику;

4; 0,88 и 0,01 – коэффициенты пересчета содержания водорастворимых пентозанов.

Кинематическую вязкость водного экстракта зерна определяли капиллярным вискозиметром ВПЖ-1 с внутренним диаметром капилляра 1,52 мм (Goncharenko et al., 2007). Образцы муки экстрагировали водой в отношении 1 : 5 (масса/объем). Суспензии встряхивали в течение 1 часа при комнатной температуре (20–25°C) и затем центрифугировали при 1000 об/мин в течение 20 мин. Определяли время истечения надосадочной жидкости вискозиметром ВПЖ-1. Величину кинематической вязкости жидкости вычисляли в сантистоксах (сСт) по формуле:

$$V = g/9,807 \times T \times K,$$

где V – кинематическая вязкость жидкости, сСт;

K – постоянная вискозиметра, $\text{мм}^2/\text{с}^2$;

T – время истечения жидкости, с;

g – ускорение свободного падения в месте измерения, $\text{м}/\text{с}^2$.

При внутреннем диаметре капилляра 1,52 мм $K = 0,2926 \text{ мм}^2/\text{с}^2$.

Достоверность различий в экспериментах по определению вязкости и содержанию пентозанов оценивали по тесту Duncan ($P < 0,05$).

Растения ржи для выделения ДНК выращивали в вегетационных сосудах объемом 500 мл в теплице при +18°C при естественном освещении. Тотальная ДНК была выделена из листьев месячных растений с использованием СТАВ (Doyle J.J., Doyle J.L., 1987). Для каждого сорта ДНК выделяли из трех разных растений и в дальнейшем с каждым образцом ДНК работали отдельно. Качество выделенной тотальной ДНК ржи оценивали при помощи электрофореза в 1-процентном агарозном геле. Последовательности праймеров для амплификации и секвенирования исследуемого гена были подобраны впервые в рамках данной работы. Для этого, вначале путем выравнивания последовательностей нуклеотидов генов *GT47* мягкой пшеницы и ячменя (HF913570.1, HF913571.1, HF913572.1, AK366860.1), при помощи программы MegAlign пакета Lasergene (DNASar, США) было выявлено множество консервативных участков протяженностью более 20 пн. Для подбора праймеров к этим консервативным участкам использовали программу PrimerSelect пакета Lasergene (DNASar, США), некоторые термодинамические параметры праймеров оценивали с помощью онлайн-утилиты Oligoanalyzer, специфичность проверяли с помощью BLAST (<https://blast.ncbi.nlm.nih.gov>). В итоге были подобраны следующие праймеры: GT47AF 5'-GTGATGTGCTGGACGATGACC-3' и GT47AR 5'-GGGATGCAGCCGAAAACC-3'. Предсказанный размер ампликона по нуклеотидной последовательности ячменя AK366860.1 (в форме кДНК, без интронов) составил 799 пн, оптимальная температура отжига праймеров – 58°C. Реакцию

амплификации проводили в 0,2-миллилитровых пробирках AXYGEn, Inc. (США) в объеме 25 мкл, используя стандартный набор «Синтол» (Россия). Амплификацию геномной ДНК осуществляли по следующей программе: начальная денатурация – 95°C – 5 мин; 35 циклов: денатурация 95°C – 40 с, отжиг 58°C – 40 с, элонгация 72°C – 1 мин; финальная элонгация 72°C – 3 мин. Детекцию ПЦР-продуктов осуществляли с помощью горизонтального электрофореза в 1,5-процентном агарозном геле с добавлением бромистого этидия.

Для секвенирования продуктов ПЦР использовали в среднем 500 нг каждого продукта ПЦР, полученного выше, и очищали с помощью следующей реакции: 1 ЕД щелочной фосфатазы (NEB, США) и 10 ЕД экзонуклеазы I (NEB, США) в конечном объеме 10 мкл при 37°C в течение 15 мин с последующей инактивацией фермента при 85°C в течение 15 мин. 1 мкл (~ 50 нг) каждого из очищенных выше образцов непосредственно использовали в качестве матрицы для секвенирования. Реакцию ставили с использованием 10 пМ праймера и 0,5 мкл BigDye™ Terminator v3.1 Ready Reaction Mix в конечном объеме 10 мкл. Последовательность циклов секвенирующей реакции: денатурация при 96°C в течение 10 с, отжиг праймера при 58°C в течение 5 с и элонгация при 60°C в течение 4 мин для всех 30 циклов. Флуоресцентно меченые продукты ПЦР анализировали с использованием секвенатора Applied Biosystems 3500 (Thermo Fisher Scientific, США). При секвенировании исследуемых генов каждого образца использовали три биологические повторности. Секвенирование проводили только с одного конца при помощи прямого праймера GT47AF. Далее для каждого образца путем выравнивания трех полученных последовательностей было составлено по одной консенсусной последовательности. Данная процедура проводилась прежде всего для избегания возможных ошибок секвенирования. Выравнивание последовательностей нуклеотидов методом ClustalW и обнаружение предполагаемых мутаций проводили с использованием программы MegAlign пакета Lasergene (DNASar, США).

Результаты

Имеются сведения, что вязкость водного экстракта (ВВЭ) зерна коррелирует с содержанием водорастворимых пентозанов (Goncharenko et al., 2007), хотя этот показатель, безусловно, зависит и от некоторых других соединений. Поэтому на первом этапе нами была определена ВВЭ, которая оказалась наиболее высокой у сорта 'Чулпан 7', а у сорта 'КВС Авиатор' была выявлена наименьшая ВВЭ зерна (таблица). В диапазоне 8,0–14,2 сСт расположились сорта 'Подарок', 'КВС Этерно' и 'КВС Магнifico'.

В нашей работе содержание водорастворимых пентозанов также соотносилось с показателем ВВЭ (см. таблицу). К примеру, именно сорт 'Чулпан 7' с наибольшей вязкостью отличился наиболее высоким содержанием водорастворимых пентозанов, а сорт 'КВС Авиатор' с низкой вязкостью, наоборот, самым низким содержанием пентозанов. Сорта 'Подарок', 'КВС Магнifico' и 'КВС Этерно' имели средние значения по содержанию водорастворимых пентозанов (см. таблицу). Таким образом, нами для дальнейшей работы в качестве высокопентозанового сорта был выбран 'Чулпан 7', а низкопентозанового – 'КВС Авиатор'. Остальные сорта в рамках данной работы условно было принято считать среднепентозановыми.

Таблица. Вязкость водного экстракта и содержание водорастворимых пентозанов в зерне исследуемых сортов ржи**Table. Water extract viscosity and the content of water-soluble pentosans in the grain of the studied rye cultivars**

Сорт / Cultivar	Кинематическая вязкость, *сСт / Kinematic viscosity, cSt*	Содержание водорастворимых пентозанов, % / Content of water-soluble pentosans, %
Чулпан 7 / Chulpan 7	23,1 ± 3,2	2,12 ± 0,4
Подарок / Podarok	14,2 ± 2,4	1,34 ± 0,2
КВС Авиатор / KVS Aviator	5,6 ± 1,5	0,86 ± 0,1
КВС Магнифико / KVS Magnifico	10,0 ± 1,8	1,16 ± 0,2
КВС Этерно / KVS Eterno	8,0 ± 2,3	1,07 ± 0,1

Примечание: жирным выделены самый высокий и самый низкий показатели вязкости и содержания пентозанов в зерне ржи, которые достоверно различались между собой ($P < 0,05$); * сСт – сантистокс

Note: boldfaced are the highest and lowest values of viscosity and pentosan content in rye grain, which significantly differed from each other ($P < 0.05$); cSt* – centistokes

Ранее нами был произведен анализ литературы по генам, которые могут быть связаны с содержанием водорастворимых пентозанов у пшеницевых (Ibragimova, Kuluev, 2020). Одним из таких генов является ген гликозилтрансферазы *GT47*, который уже идентифицирован у ряда ближайших родственников ржи из трибы пшеницевых, например у мягкой пшеницы и ячменя. Так как геном ржи не аннотирован, нами был осуществлен подбор универсальных праймеров, которые подходят для амплификации предполагаемых ортологов гена *GT47* мягкой пшеницы и ячменя. Вначале эти праймеры были испытаны на ДНК мягкой пшеницы, при этом образовывался ампликон размером около 1300 пн. Далее праймеры *GT47AF/GT47AR* были апробированы на тотальной ДНК ржи. В результате проведенного ПЦР для всех анализируемых сортов ржи были получены аналогичного размера ампликоны – около 1300 пн (рис. 1). Между собой анализируемые сорта по размеру ампликона также не различались (см. рис. 1). Бóльший размер амплифицированного участка, чем теоретически рассчитанный, объясняется тем, что в GenBank депонированы последовательности генов *GT47* мягкой пшеницы и ячменя в форме кДНК без интронов.

После этапа секвенирования проводился поиск SNPs и других мутаций в гене *GT47* в анализируемых сортах ржи: 'Чулпан 7', 'Подарок', 'КВС Авиатор', 'КВС Магнифико' и 'КВС Этерно'. По 3 секвенированных последовательности каждого образца были выравнены с помощью программы MegAlign, и составлены консенсусные последовательности, с которыми проводилась дальнейшая работа. Отметим, что ни одной ошибки секвенирования при этом анализе не было выявлено. Выравнивание консенсусных последовательностей фрагментов гена *GT47* показало наличие SNPs в положениях 159 (G/A), 171 (C/T), 180 (A/C), 204 (C/T), 213 (T/C), 246 (T/C), 327 (G/A). Наибольший интерес вызывают замены в сортах 'Чулпан 7' и 'КВС Авиатор', так как они являются наиболее контрастными по содержанию водорастворимых пентозанов в зерне. Однонуклеотидные замены между этими двумя сортами ржи были обнаружены в позициях 159 (G/A), 204 (C/T) и 327 (G/A) (рис. 2). Именно эти SNPs могут быть ассоциированы с высоким и низким содержанием

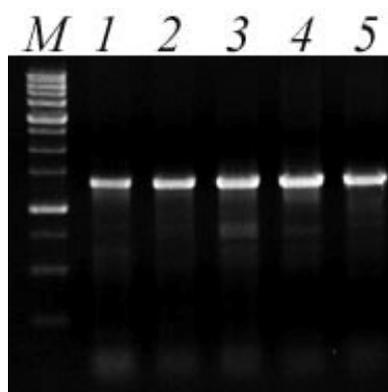


Рис. 1. Электрофореграмма результатов ПЦР фрагмента гена *GT47* ржи: М – маркер молекулярной массы 1 kb («Евроген», Россия); 1 – 'Чулпан 7'; 2 – 'Подарок'; 3 – 'КВС Авиатор'; 4 – 'КВС Магнифико'; 5 – 'КВС Этерно'

Fig. 1. Electropherogram of the PCR results for the rye *GT47* gene fragment: М – 1 kb molecular weight marker (Evrogen, Russia); 1 – 'Chulpan 7'; 2 – 'Podarok'; 3 – 'KVS Aviator'; 4 – 'KVS Magnifico'; 5 – 'KVS Eterno'

☒ Consensus	GACGCCTTCGGGTCTCCCTTGCCATTCAAGTCTCCGCGAATGATGCGCAGCGCGATTGAGC'									
5 Sequences	160	170	180	190	200	210				
1. GT_47	GACGCCTTCGGGTCTCCCTTGCCATTCAAGTCTCCGCGAATGATGCGCAGCGCGATTGAGC'									
2. GT_47	GACGCCTTCGGGTCTTCCCTTGCCATTCAAGTCTCCGCGAATGATGCGCAGCGCGATTGAGC'									
3. GT_47	GACGCCTTCGGGTCTCCCTTGCCATTCAAGTCTCCGCGAATGATGCGCAGCGCGATTGAGC'									
4. GT_47	GACGCCTTCGGGTCTTCCCTTGCCATTCAAGTCTCCGCGAATGATGCGCAGCGCGATTGAGC'									
5. GT_47	GACGCCTTCGGGTCTCCCTTGCCATTCAAGTCTCCGCGAATGATGCGCAGCGCGATTGAGC'									
☒ Consensus	ACGAAATGGCCTTACTGGAATAGATCGGA..ACAGACACATGAGCAAATCCTTGCTGTTGCAC									
5 Sequences	230	240	250	320	330	340				
1. GT_47	ACGAAATGGCCTTACTGGAATAGATCGGA..ACAGACACATGAGCAAATCCTTGCTGTTGCAC									
2. GT_47	ACGAAATGGCCTTACTGGAATCAGATCGGA..ACAGACACATGAGCAAATCCTTGCTGTTGCAC									
3. GT_47	ACGAAATGGCCTTACTGGAATAGATCGGA..ACAGACACATGAGCAAATCCTTGCTGTTGCAC									
4. GT_47	ACGAAATGGCCTTACTGGAATCAGATCGGA..ACAGACACATGAGCAAATCCTTGCTGTTGCAC									
5. GT_47	ACGAAATGGCCTTACTGGAATAGATCGGA..ACAGACACATGAGCAAATCCTTGCTGTTGCAC									

Рис. 2. Результаты выравнивания фрагментов гена *GT47* у исследованных сортов ржи: 1 – 'Чулпан 7'; 2 – 'Подарок'; 3 – 'КВС Авиатор'; 4 – 'КВС Магнифико'; 5 – 'КВС Этерно' (нумерацию нуклеотидов осуществляли согласно консенсусной последовательности гена *GT47* для всех анализируемых сортов, формируемой программой MegAlign)

Fig. 2. Alignment results for the *GT47* gene fragments in the studied rye cultivars: 1 – 'Chulpan 7'; 2 – 'Podarok'; 3 – 'KVS Aviator'; 4 – 'KVS Magnifico'; 5 – 'KVS Eterno' (nucleotide numbering was made according to the consensus sequence of the *GT47* gene for all analyzed cultivars, formed with the MegAlign program)

пентозанов в зерне. Замены в позициях 171 (С/Т), 180 (А/С), 213 (Т/С), 246 (Т/С) были характерны для разных сортов и, вероятно, не связаны с содержанием пентозанов. Также отметим, что замены в позициях 180 и 213 обнаруживались между высоко- и низкопентозановыми сортами 'Чулпан 7' и 'КВС Авиатор' и сортами, имевшими средние значения по содержанию пентозанов (см. рис. 2).

Обсуждение результатов

По литературным данным, можно полагать, что ген *GT47* ржи и его белковый продукт могут оказывать влияние на содержание водорастворимых пентозанов, и поэтому интересен поиск в этом гене SNPs, которые могут оказаться маркерами высокого или низкого содержания арабиноксиланов. Нами были найдены 7 SNPs в исследуемых сортах ржи: 'Чулпан 7', 'Подарок', 'КВС Авиатор', 'КВС Магнифико' и 'КВС Этерно'. У сортов 'Чулпан 7', 'Подарок', 'КВС Магнифико' в положении 159 расположен нуклеотид G, а у 'КВС Авиатор', 'КВС Этерно' – нуклеотид А. В данной позиции замена G/A характерна для высоко- и низкопентозановых сортов (Чулпан 7/КВС Авиатор). Такие же замены обнаружены в позициях 204 и 327. Так, в положении 204 нуклеотид С был характерен для сортов: 'Чулпан 7', 'Подарок', 'КВС Магнифико' и 'КВС Этерно', а нуклеотид Т обнаружен только в низкопентозановом сорте 'КВС Авиатор'. Подобная картина наблюдалась в позиции 327; так, нуклеотид G обнаружен во всех образцах, кроме 'КВС Авиатор'. Остальные выявленные нами замены не были связаны с высоким или низким содержанием водорастворимых пентозанов. В позиции 171 нуклеотид С обнаруживался в сортах 'Чулпан 7', 'КВС Авиатор' и 'КВС Этерно', а нуклеотид Т – у сортов 'Подарок' и 'КВС Магнифико'. Нуклеотид С в положении 180 обнаружен у сортов 'Чулпан 7' и 'КВС Авиатор', а сорта со средними значениями вязкости имели в данной позиции нуклеотид А. Такая особенность сохранялась и в положении 213. Так, нуклеотид Т имели сорта 'Подарок', 'КВС Магнифико' и 'КВС Этерно', а нуклеотид С был характерен для сортов с высоким и низким содержанием водорастворимых пентозанов (см. рис. 2).

Методы определения содержания пентозанов требуют наличия специального оборудования и не всегда хорошо воспроизводятся. Но известно, что вязкость водного экстракта преимущественно зависит от содержания пентозанов (Goncharenko et al., 2007). Поэтому для оценки кормовых и хлебопекарных качеств зерна ржи можно использовать быстрый метод определения вязкости водного экстракта. Для отбора низкопентозановых линий также предлагается цилиндрический диафаноскоп, используемый для определения толщины покрова семян, который находится в прямой зависимости к содержанию пентозанов (Goncharenko et al., 2021). В то же время известно, что содержание пентозанов может зависеть не только от генотипа сорта, но и от условий выращивания. Поэтому для селекционера может представлять определенные трудности ежегодно проводить эффективный отбор и сохранение ценных генотипов, полагаясь только на морфобиологические и биохимические маркеры. Более того, в процессе селекции часто приходится работать с небольшим числом зерновок, а биохимический анализ сопряжен с нарушением их целостности и разрушением объекта селекции. В этой связи можно предложить использовать методы маркер-ориентированной селекции, применяя аллель-специфичную ПЦП к SNPs в генах гликозилтрансфераз, которая не требует наличия зерновок, так как ДНК выделяют из листьев. К сожалению, SNP-маркеры хозяйственно ценных признаков у ржи остаются пока неизвестными. Здесь мы представляем одну из первых работ по поиску возможных SNP-маркеров, ассоциированных с высоким и низким содержанием пентозанов в зерне. Мы впервые предлагаем проводить поиск SNPs в гене *GT47* с целью выявления ценных генотипов ржи, отличающихся высоким и низким содержанием водорастворимых пентозанов. Наиболее подходящими SNPs для этой цели, вероятно, являются замены 159 (G/A), 204 (С/Т), 327 (G/A), на которые можно подобрать аллель-специфичные праймеры и проводить генотипирование линий и сортов ржи. Данная технология может служить дополнением к методам определения кинематической вязкости водного экстракта и содержания водорастворимых пентозанов в зерне. Однако при отборе

низкопентозановых сортов ржи необходимо не забывать, что *GT47* играют важную роль также в регуляции устойчивости к биотическим и абиотическим стрессам. К примеру, у кукурузы ген *GT47* вовлечен в формирование засухоустойчивости (Tan et al., 2018). J. Chowdhury et al. (2017) было показано, что гены *GT43* и *GT47* благодаря вкладу в активный биосинтез ксиланов повышают жесткость клеточной стенки и, следовательно, устойчивость к патогенам, в частности к мучнистой росе. Таким образом, при уменьшении содержания пентозанов в зерне ржи может падать стрессоустойчивость данной культуры, что необходимо учитывать в селекционных программах. С другой стороны, в последние годы также повышается актуальность получения высокопентозановых сортов, которые могут быть использованы в функциональном питании человека (Kaur et al., 2021).

Сорта ржи с разным содержанием пентозанов в зерне могут различаться по уровню экспрессии генов гликозилтрансфераз (Kozlova et al., 2022), поэтому представляет большой интерес поиск SNP-маркеров в промоторных областях этих генов. Эта работа сдерживается тем, что рожь остается одной из немногих хозяйственно ценных культур, геном которой секвенирован лишь в черном варианте и не аннотирован (Bauer et al., 2017).

Заключение

Нами впервые был секвенирован ген гликозилтрансферазы *GT47* у разных сортов ржи, различающихся по содержанию пентозанов в зерне. Сравнительный анализ нуклеотидных последовательностей позволил выявить три однонуклеотидные замены в этом гене: 159 (G/A), 204 (C/T), 327 (G/A), по которым различались между собой высокопентозановый сорт 'Чулпан 7' и низкопентозановый сорт 'КВС Авиатор'. Предполагается, что данные SNPs могут быть использованы при генотипировании сортов ржи на содержание водорастворимых пентозанов в зерне, что может быть применено в маркер-ориентированной селекции данной культуры по двум важным хозяйственно ценным признакам: хлебопекарные и кормовые качества.

References / Литература

- Bauer E., Schmutzer T., Barilar I., Mascher M., Gundlach H., Martis M.M., et al. Towards a whole-genome sequence for rye (*Secale cereale* L.). *The Plant Journal*. 2017;89(5):853-869. DOI: 10.1111/tpj.13436
- Chowdhury J., Lück S., Rajaraman J., Douchkov D., Shirley N.J., Schwerdt J.G. et al. Altered expression of genes implicated in xylan biosynthesis affects penetration resistance against powdery mildew. *Frontiers in Plant Science*. 2017;8:445. DOI: 10.3389/fpls.2017.00445
- Delcour J.A., Vanhamel S., Hosenev R.S. Physico-chemical and functional properties of rye non-starch polysaccharides. II. Impact of a fraction containing water-soluble pentosans and proteins on gluten-starch loaf volumes. *Cereal Chemistry*. 1991;68(1):72-76.
- Doyle J.J., Doyle J.L. A rapid DNA isolation procedure for small quantities of fresh leaf tissue. *Phytochemical Bulletin*. 1987;19:1-11.
- Garafutdinov R.R., Chemeris D.A., Sakhabutdinova A.R., Kuluev B.R., Chemeris A.V. The diversity of methods for the detection of polymorphic nucleotides in the known SNPs. I. Terms and brief list of approaches. *Biomics*. 2021;13(4):434-443. [in Russian] [Гарафутдинов Р.Р., Чемерис Д.А., Сахабутдинова А.Р., Кулуев Б.Р., Чемерис А.В. Разнообразие методов детекции полиморфных нуклеотидов в известных снипах. I. Термины и краткий перечень подходов. *Биомика*. 2021;13(4):434-443]. DOI: 10.31301/2221-6197.bmcs.2021-30
- Goncharenko A.A., Timoshchenko A.S., Berkutova N.S., Lazareva E.N. Viscosity of grain water extract in winter rye as universal parameter during breeding on principal use. *Agricultural Biology*. 2007;42(3):44-49. [in Russian] [Гончаренко А.А., Тимошенко А.С., Беркутова Н.С. Вязкость водного экстракта зерна озимой ржи как универсальный признак при селекции на целевое использование. *Сельскохозяйственная биология*. 2007;42(3):44-49].
- Hashimoto S., Shogren M.D., Pomeranz Y. Cereal pentosans: their estimation and significance. I. Pentosans in wheat and milled wheat products. *Cereal Chemistry*. 1987;64:30-34.
- Ibragimova Z.A., Kuluev B.R. Molecular basis of food and feed qualities of rye (*Secale cereale*) grain. *Biomics*. 2020;12(1):8-26. [in Russian] [Ибрагимова З.А., Кулуев Б.Р. Молекулярные основы пищевых и кормовых качеств зерна ржи (*Secale cereale*). *Биомика*. 2020;12(1):8-26]. DOI: 10.31301/2221-6197.bmcs.2020-2
- Ismagilov R.R., Gaysina L.F. The baking qualities of grain hybrids of winter rye. *Achievements of Science and Technology of AIC*. 2015;29(1):24-26. [in Russian] [Исмагилов Р.Р., Гайсина Л.Ф. Хлебопекарные качества зерна гибридов F₁ озимой ржи. *Достижения науки и техники АПК*. 2015;29(1):24-26].
- Ismagilov R.R., Gaysina L.F., Ahiyarova L.M., Ayupov D.S., Nurylgayanov R.B., Ahiyarov B.G. et al. Crop yields and baking qualities of F₁ winter rye hybrids grain in the forest-steppe of the Republic of Bashkortostan. *Journal of Engineering and Applied Sciences*. 2018;13(S8):6487-6493. DOI: 10.36478/jeasci.2018.6487.6493
- Kaur P., Sandhu K.S., Purewal S.S., Kaur M., Singh S.R. Rye: a wonder crop with industrially important macromolecules and health benefits. *Food Research International*. 2021;150(Pt A):110769. DOI: 10.1016/j.foodres.2021.110769
- Kobylianskii V.D., Solodukhina O.V. Use of donors of valuable traits of plants in breeding of new varieties of winter rye. *Achievements of Science and Technology of AIC*. 2015;29(7):7-12. [in Russian] [Кобылянский В.Д., Солодухина О.В. Использование доноров ценных признаков растений в селекции новых сортов озимой ржи. *Достижение науки и техники АПК*. 2015;29(7):7-12].
- Kobyliansky V.D., Solodukhina O.V., Lunegova I.V., Novikova S.P., Hlopyuk M.S., Makarov V.I. Rye breeding for low-pentosans and possibility of its use in animal feeding. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2017;178(1):31-40. [in Russian] [Кобылянский В.Д., Солодухина О.В., Лунегова И.В., Новикова С.П., Хлопюк М.С., Макаров В.И. Создание низкопентозановой ржи и возможности ее использования на корм животным. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2017;178(1):31-40]. DOI: 10.30901/2227-8834-2017-1-31-40
- Kobylyansky V.D., Solodukhina O.V., Nikonorova I.M. Morphological features of rye grain with low pentosan content. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2021;182(2):123-130. [in Russian] [Кобылянский В.Д., Солодухина О.В., Никонорова И.М. Морфологические особенности низкопентозанового зерна ржи. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2021;182(2):123-130]. DOI: 10.30901/2227-8834-2021-2-123-130

- Kozlova L.V., Nazipova A.R., Gorshkov O.V., Gilmullina L.F., Sautkina O.V., Petrova N.V. et al. Identification of genes involved in the formation of soluble dietary fiber in winter rye grain and their expression in cultivars with different viscosities of wholemeal water extract. *The Crop Journal*. 2022;10(2):532-549. DOI: 10.1016/j.cj.2021.05.008
- Lovegrove A., Wilkinson M.D., Freeman J., Pellny T.K., Tosi P., Saulnier L. et al. RNA interference suppression of genes in glycosyl transferase families 43 and 47 in wheat starchy endosperm causes large decreases in arabinoxylan content. *Plant Physiology*. 2013;163(1):95-107. DOI: 10.1104/pp.113.222653
- Mortimer J.C., Faria-Blanc N., Yu X., Tryfona T., Sorieul M., Ng Y.Z., et al. An unusual xylan in Arabidopsis primary cell walls is synthesized by GUX3, IRX9L, IRX10L and IRX14. *The Plant Journal*. 2015;83(3):413-426. DOI: 10.1111/tpj.12898
- Pellny T.K., Lovegrove A., Freeman J., Tosi P., Love C.G., Knox J.P. et al. Cell walls of developing wheat starchy endosperm: comparison of composition and RNA-Seq transcriptome. *Plant Physiology*. 2012;158(2):612-627. DOI: 10.1104/pp.111.189191
- Tan J., Miao Z., Ren C., Yuan R., Tang Y., Zhang X. et al. Evolution of intron-poor clades and expression patterns of the glycosyltransferase family 47. *Planta*. 2018;247(3):745-760. DOI: 10.1007/s00425-017-2821-6
- Zhang B., Zhao T., Yu W., Kuang B., Yao Y., Liu T. et al. Functional conservation of the glycosyltransferase gene GT47A in the monocot rice. *Journal of Plant Research*. 2014;127(3):423-432. DOI: 10.1007/s10265-014-0631-5

Информация об авторах

Евгения Александровна Заикина, кандидат биологических наук, научный сотрудник, Уфимский федеральный исследовательский центр Российской академии наук, Институт биохимии и генетики – обособленное структурное подразделение УФИЦ РАН, 450054 Россия, Уфа, пр. Октября, 71, лит. 1Е, evisheva@yandex.ru, <https://orcid.org/0000-0003-1070-0804>

Роза Рифгатовна Каюмова, аспирант, Башкирский государственный аграрный университет, 450001 Россия, Уфа, ул. 50 лет октября, 34, rail.alimgafarov@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0001-6919-5190>

Азат Разяпович Кулуев, кандидат биологических наук, научный сотрудник, Уфимский федеральный исследовательский центр Российской академии наук, Институт биохимии и генетики – обособленное структурное подразделение УФИЦ РАН, 450054 Россия, Уфа, пр. Октября, 71, лит. 1Е, kuluev.azat91@yandex.ru, <https://orcid.org/0000-0002-8563-1244>

Рафаэль Ришатович Исмагилов, доктор сельскохозяйственных наук, профессор, Башкирский государственный аграрный университет, 450001 Россия, Уфа, ул. 50 лет октября, 34, ismagilovr_bsau@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-6818-1050>

Буллат Разяпович Кулуев, доктор биологических наук, профессор, ведущий научный сотрудник, заведующий лабораторией, Уфимский федеральный исследовательский центр Российской академии наук, Институт биохимии и генетики – обособленное структурное подразделение УФИЦ РАН, 450054 Россия, Уфа, пр. Октября, 71, лит. 1Е, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44, kuluev@bk.ru, <https://orcid.org/0000-0002-1564-164X>

Information about the authors

Evgeniya A. Zaikina, Cand. Sci. (Biology), Researcher, Ufa Federal Research Center of the Russian Academy of Sciences, Institute of Biochemistry and Genetics, a subdivision of the UFRC RAS, 71-1E Oktyabrya Ave., Ufa 450054, Russia, evisheva@yandex.ru, <https://orcid.org/0000-0003-1070-0804>

Roza R. Kayumova, Postgraduate Student, Bashkir State Agrarian University, 34 50 let Oktyabrya St., Ufa 450001, Russia, rail.alimgafarov@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0001-6919-5190>

Azat R. Kuluev, Cand. Sci. (Biology), Researcher, Ufa Federal Research Center of the Russian Academy of Sciences, Institute of Biochemistry and Genetics, a subdivision of the UFRC RAS, 71-1E Oktyabrya Ave., Ufa 450054, Russia, kuluev.azat91@yandex.ru, <https://orcid.org/0000-0002-8563-1244>

Rafael R. Ismagilov, Dr. Sci. (Agriculture), Professor, Bashkir State Agrarian University, 34 50 let Oktyabrya St., Ufa 450001, Russia, ismagilovr_bsau@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-6818-1050>

Bulat R. Kuluev, Dr. Sci. (Biology), Professor, Leading Researcher, Head of a Laboratory, Ufa Federal Research Center of the Russian Academy of Sciences, Institute of Biochemistry and Genetics, a subdivision of the UFRC RAS, 71-1E Oktyabrya Ave., Ufa 450054, Russia, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, kuluev@bk.ru, <https://orcid.org/0000-0002-1564-164X>

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

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

Конфликт интересов: авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

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

Статья поступила в редакцию 27.09.2022; одобрена после рецензирования 07.03.2023; принята к публикации 01.06.2023. The article was submitted on 27.09.2022; approved after reviewing on 07.03.2023; accepted for publication on 01.06.2023.

ОТЕЧЕСТВЕННАЯ СЕЛЕКЦИЯ НА СОВРЕМЕННОМ ЭТАПЕ

Научная статья
УДК 633.1.321:631.526.32:631.529
DOI: 10.30901/2227-8834-2023-2-120-138



Ретроспективный анализ сортов ярового ячменя омской селекции (1936–2021 гг.)

П. Н. Николаев¹, О. А. Юсова¹, Н. И. Аниськов², О. Н. Ковалева², И. В. Сафонова²

¹ Омский аграрный научный центр, Омск, Россия

² Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, Санкт-Петербург, Россия

Автор, ответственный за переписку: Петр Николаевич Николаев, nikolaev@anc55.ru

Селекция – это бесконечный конвейер, созданные ранее сорта включаются в план гибридизации и становятся базой для создания следующих. Основными задачами при создании сортов ячменя является увеличение уровня продуктивности, повышение качества и устойчивости к болезням. Правильный подбор, использование и изучение исходного материала является залогом успеха селекционного процесса. Первым и самым важным этапом создания сорта является процесс гибридизации. Весьма значимым подспорьем, а зачастую и основой создания новых сортов является мировая коллекция ВИР, значимость которой трудно переоценить.

За период с 1936 по 2021 г. создано 27 сортов ячменя, имеющих широкое распространение в Российской Федерации и Республике Казахстан. Из них 19 сортов получены методом парной гибридизации; 4 сорта – методом сложной ступенчатой гибридизации; 4 сорта – индивидуальным отбором из сортов-популяций. Несмотря на высокую значимость коллекционного материала, 21 сорт получен при гибридизации с использованием образцов омской селекции в качестве одной из родительских форм: у 16 сортов местный образец использован в качестве материнской формы; у 12 сортов – отцовской, у 8 сортов – обе родительские формы селекции Омского АНЦ.

Проведенный нами ретроспективный анализ ряда сортов ячменя ярового селекции Омского АНЦ, с одной стороны, подтверждает ранее сделанные выводы сибирских ученых об ограниченном количестве базовых сортов культуры, с другой – свидетельствует о весьма насыщенных родословных сортах ярового ячменя по количеству родительских форм из мировой коллекции Всероссийского института генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова (ВИР). Сибирские экотипы ячменя, отличающиеся повышенной адаптивностью к местным жестким климатическим факторам, необходимо продолжать сохранять в коллекции ВИР.

Ключевые слова: исходный материал, линия, гибридизация, родословная, селекция

Благодарности: работа выполнена в рамках государственного задания согласно тематике Омского АНЦ по проекту № FNUN-2022-0026 «Создание новых сортов пшеницы (озимой, яровой мягкой и твердой), зернобобовых (горох и соя), зернофуражных (ячмень, овес) культур и многолетних трав (люцерна, костреч безостый) с улучшенными показателями продуктивности и качества, повышенной устойчивостью к болезням, к неблагоприятным биотическим и абиотическим факторам среды» и тематическому плану ВИР по проекту № FGEM-2022-0009 «Структурирование и раскрытие потенциала наследственной изменчивости мировой коллекции зерновых и крупяных культур ВИР для развития оптимизированного генбанка и рационального использования в селекции и растениеводстве».

Для цитирования: Николаев П.Н., Юсова О.А., Аниськов Н.И., Ковалева О.Н., Сафонова И.В. Ретроспективный анализ сортов ярового ячменя омской селекции (1936–2021 гг.). *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2023; 184(2):120-138. DOI: 10.30901/2227-8834-2023-2-120-138

DOMESTIC PLANT BREEDING AT THE PRESENT STAGE

Original article

DOI: 10.30901/2227-8834-2023-2-120-138

Retrospective analysis of spring barley cultivars developed by Omsk breeders (1936–2021)Petr N. Nikolaev¹, Oksana A. Yusova¹, Nikolay I. Aniskov², Olga N. Kovaleva², Irina V. Safonova²¹ Omsk Agricultural Scientific Center, Omsk, Russia² N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, St. Petersburg, Russia**Corresponding author:** Petr N. Nikolaev, nikolaev@anc55.ru

Plant breeding is an endless conveyor belt: cultivars developed earlier are included in hybridization plans and become the sources for new ones. The main tasks in barley improvement through breeding include raising the productivity of cultivars, improving their quality, and strengthening disease resistance. Correct selection, use, and studying of the source material – that is the key to successful breeding efforts. The first and most important step in constructing a cultivar is the process of hybridization. A valuable source of aid, and often the basis for newly developed cultivars, is the global collection of VIR, whose importance can hardly be overestimated.

From 1936 to 2021, 27 barley cultivars were released: they are widely cultivated in Russia and Kazakhstan. Of these, 19 cultivars were obtained by pair hybridization; 4 cultivars by the complex stepwise hybridization technique; 4 cultivars through individual selection using the population approach. Despite the high importance of germplasm collection materials, 21 cultivars were produced by hybridization using a genotype selected at Omsk as one of the parental forms: in 16 cultivars, a local genotype was used as a maternal parent; in 12, as a paternal one; and in 8 cultivars, both parent forms were bred at Omsk Agricultural Scientific Center.

Our retrospective analysis of a number of Omsk spring barley cultivars, on the one hand, confirms the earlier conclusions of Siberian scientists about a limited number of base crop cultivars, and on the other, attests to very rich pedigrees of spring barley cultivars in terms of the number of parent forms from the VIR global collection. Siberian barley ecotypes, characterized by increased adaptability to local harsh climate factors, should be further preserved in the national crop germplasm repository at VIR.

Keywords: source material, line, hybridization, pedigree, breeding

Acknowledgements: the research was performed within the framework of the state task according to the theme of Omsk ASC, Project No. FNUN-0222-0026 “Development of new cultivars of wheat (winter, spring bread, and durum), leguminous crops (pea and soybean), grain fodder (barley, and oat) and perennial grasses (alfalfa, and awnless brome) with improved indicators of productivity and quality, and increased resistance to diseases and unfavorable biotic and abiotic environmental factors”, and the theme plan of VIR, Project No. FGEM-2022-0009 “Structuring 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”.

For citation: Nikolaev P.N., Yusova O.A., Aniskov N.V., Kovaleva O.N., Safonova I.I. Retrospective analysis of spring barley cultivars developed by Omsk breeders (1936–2021). *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2023;184(2):120-138. DOI: 10.30901/2227-8834-2023-2-120-138

Основными задачами при создании сортов ячменя являются увеличение уровня продуктивности, улучшение качества и усиление иммунитета. Правильный подбор, использование и изучение исходного материала является залогом успеха селекционного процесса (Gagkaeva et al., 2017; Voytsutskaya, Loskutov, 2019). Первый и самый важный этап создания сорта – процесс гибридизации (Potanin et al., 2014). В XX веке преобладающим и наиболее эффективным методом селекционного процесса служило именно скрещивание, после кропотливой оценки

с условиями Сибири) (Aniskov, Popolzukhin, 2010). Представляют также ценность образцы из Швеции, Германии и ряда стран Европы, отличающиеся комплексным иммунитетом к головневым болезням (Nettevich, 2008).

История создания и внедрения в агропромышленный комплекс Западной Сибири перспективных сортов ячменя неразрывно связана с развитием сибирской сельскохозяйственной науки, предпосылки которой появились в первой половине XX века (рис. 1).

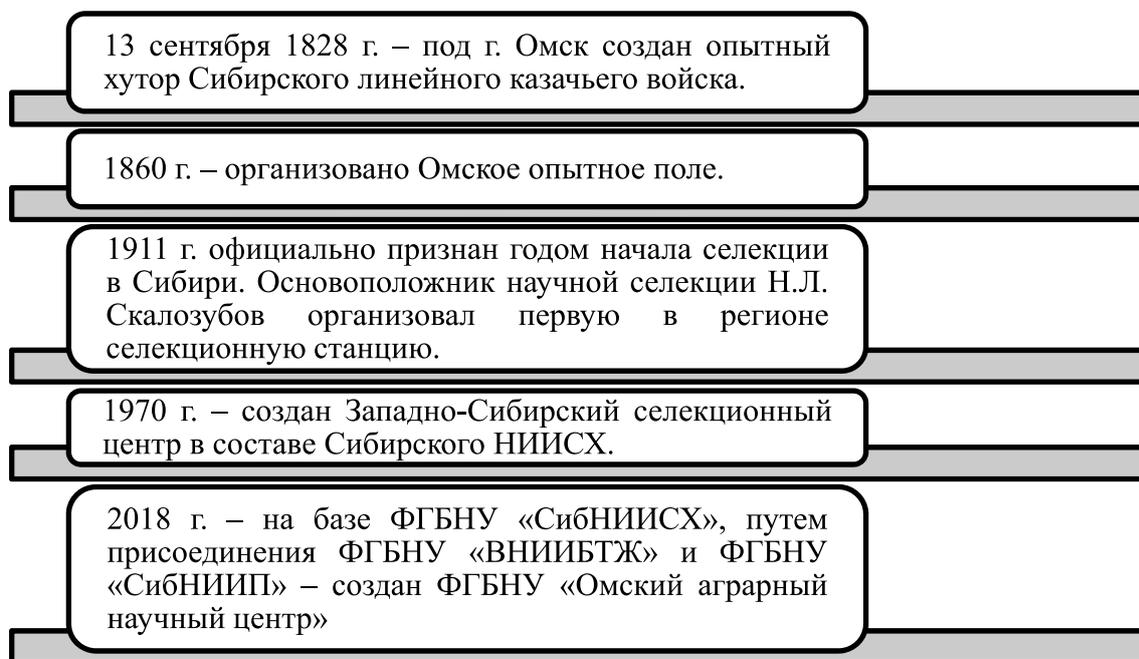


Рис. 1. Этапы становления сибирской сельскохозяйственной науки
Fig. 1. Stages of the Siberian agricultural science development

и подбора родительских сортов. Для сельскохозяйственных регионов Западной Сибири в качестве обязательной составляющей родительских пар рекомендовались сибирские сорта как эталон адаптивности к резко континентальным условиям (Zilke, 1975).

Основой создания новых сортов является мировая коллекция Всероссийского института генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова (ВИР). Значимость наследия великого ученого трудно переоценить. Как в давние времена, так и в настоящее время коллекция ВИР представляет собой уникальный генетический банк, представленный как стародавними сортами и дикими формами, так и новыми селекционными формами (Surin et al., 2016). Отечественные селекционеры имеют возможность обращаться к этой коллекции и включать интересные и перспективные образцы в свои селекционные программы, что особенно актуально в настоящее время – время климатических перемен.

Значительное распространение и доказанную эффективность имеет гибридизация отдаленных эколого-географических форм с последующими повторными скрещиваниями и индивидуальным отбором (Vakula et al., 2018).

По мнению Н. И. Аниськова, в селекции урожайных и адаптивных сортов ячменя для региона Западной Сибири большой интерес представляют сорта из Канады (за счет адаптивности к местным условиям, схожим

с 1911 г. в Сибири началась научно обоснованная работа по селекции, улучшению и адаптации сортов сельскохозяйственных культур.

За период с 1936 по 2021 г. в Сибирском научно-исследовательском институте создано 27 сортов ячменя. В 1936 г. районирован сорт 'Омский 11464' (автор: И. И. Кораблин); в 1945 г. – сорт многорядного ячменя 'Омский 10664' (авторы: И. И. Кораблин, А. В. Тохтуев). Заслуженную славу сибирской селекции принес сорт 'Омский 13709', занимавший с 1949 г. основные площади посева в Сибири и в Республике Казахстан.

Затем, в силу объективных причин, в течение более 30 лет успехов в селекции ярового ячменя не наблюдалось. Любому технологическому процессу необходим талантливый и преданный руководитель. Только в 1960 г. таким руководителем стала селекционер Н. М. Федулова, с приходом которой последовал прорыв в селекции ячменя. В дальнейшем достойным продолжателем ее дела стал Н. И. Аниськов.

Селекционная наука постоянно совершенствуется, развивается в связи с актуальными запросами современности. Селекция – это бесконечный конвейер, когда в течение периода вегетации в различных питомниках можно наблюдать все этапы селекционного процесса (начиная от исследований генотипов F_1 и заканчивая передачей сорта на государственное сортоиспытание). Сорта, созданные ранее, включаются в план гибридиза-

ции и становятся базой для создания следующих. Безусловно, полученный селекционный материал на всех этапах изучения требует всесторонней оценки по множеству показателей продуктивности и качества зерна. Все полученные гибридные популяции проходят по классической схеме селекционного процесса (рис. 2).

вило, доля отбора составляет 1-2% от взятого в исследовании гибридного материала, и лишь одна-две линии из данного набора в дальнейшем передаются на государственное сортоиспытание.

В настоящее время генофонд ярового ячменя селекции Омского аграрного научного центра составляют

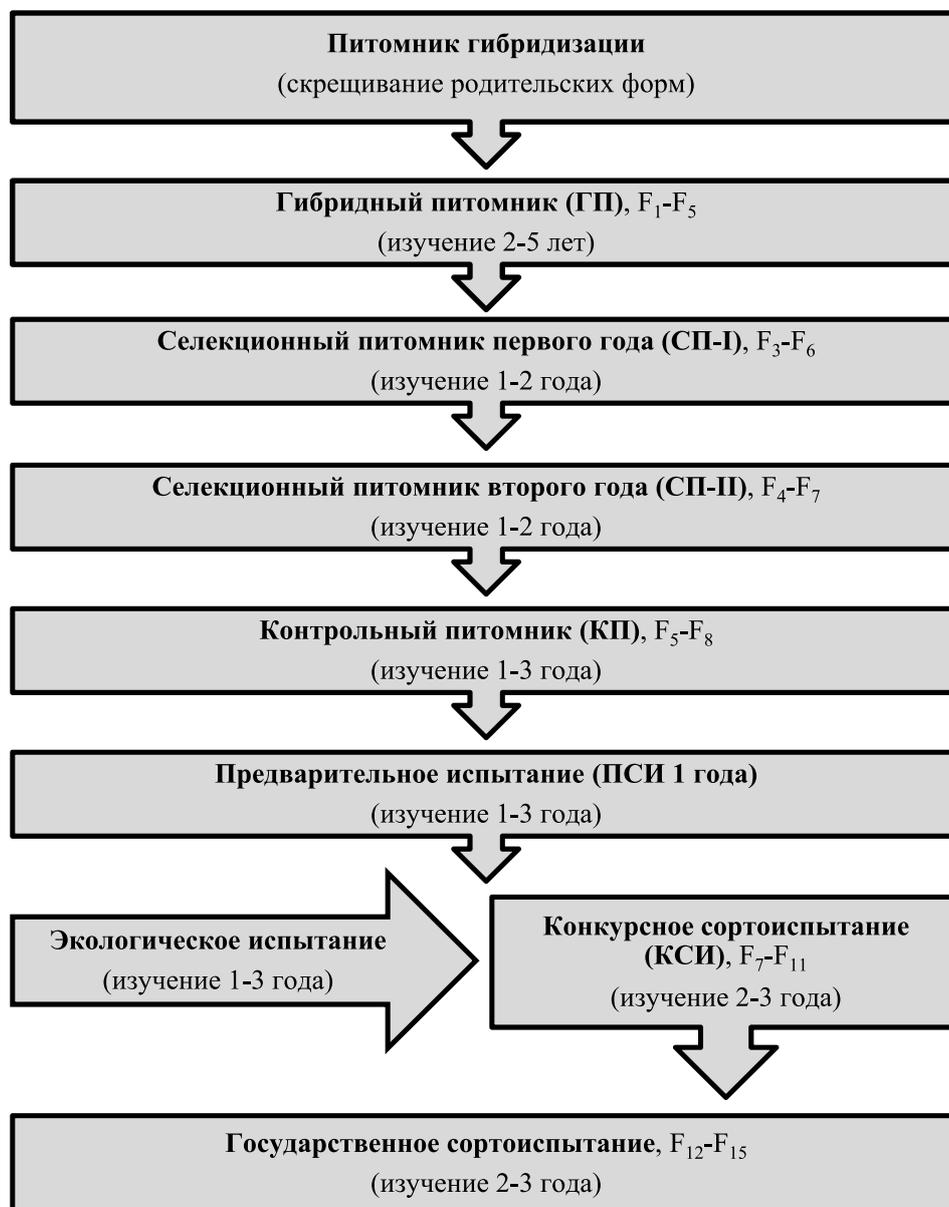


Рис. 2. Схема селекции ярового ячменя в Омском аграрном научном центре

Fig. 2. Scheme of spring barley breeding at Omsk Agricultural Scientific Center

На каждом этапе изучения происходит строгий отбор как при сравнении со стандартом, так и родительскими сортами. Селекционная работа с культурой ярового ячменя проводится по трем направлениям: крупяное, пивоваренное и фуражное. Интенсивность отбора в селекционных питомниках выглядит следующим образом: в селекционном питомнике 1 года отбраковывается 4-5% из исследуемого материала; в селекционном питомнике 2 года – 42-43%; в контрольном питомнике – 44-45%; в конкурсном сортоиспытании – 67-69%.

Таким образом, селекция – это весьма трудозатратный процесс, требующий из значительного объема селекционного материала отобрать по комплексу актуальных признаков наиболее перспективные линии. Как пра-

27 сортов пленчатой и голозерной групп, их перечень и основные характеристики приведены в таблице 1.

Сорта получены как методом парной, так и сложной ступенчатой гибридизации с применением индивидуального отбора. В родословной присутствуют 27 сортов ячменя мировой коллекции ВИР, в том числе из России – 16 сортов, Украины – 6 сортов, Казахстана – 2 сорта, Канады, Германии и Турции – по одному сорту (табл. 2).

В создании этих 27 сортов использованы гибридные популяции, полученные в период с 1964 по 2005 г. За 41 год селекционной работы получено 4765 гибридных популяций, 24 из которых стали родоначальниками сортов. Процент удачи составил 0,5%.

Таблица 1. Сорты ярового ячменя Омской селекции (1936–2021 гг.)
Table 1. Spring barley cultivars developed by Omsk breeders (1936–2021)

Сорт / Cultivar	Номер по каталогу ВИР / VIR catalogue No.	Год включения в реестр / Year of inclusion in the Register	Регион допуска / Region of admission	Направление использования / Direction of use
Омский 11464 / Omsky 11464	-	1936	10	Кормовое
Омский 10664 / Omsky 10664	16634	1945	10	Кормовое
Омский 13709 / Omsky 13709	17843	1949	10	Кормовое
Сибирский 2 / Sibirsky 2	-	1982	10	Кормовое
Новоомский / Novoomsky	-	1983	11	Кормовое
Омский 80 / Omsky 80	26179	1983	10	Кормовое (ценный)
Омский 85 / Omsky 85	27927	1988	10	Кормовое
Омский 86 / Omsky 86	28999	1989	10	Кормовое (ценный)
Омский 87 / Omsky 87	29416	1991	10	Кормовое (ценный)
Омский 88 / Omsky 88	30120	1995	9; 10	Кормовое (ценный)
Омский 89 / Omsky 89	30720	2002	10	Кормовое
Омский 90 / Omsky 90	30721	2000	9; 10	Пивоваренные (ценный)
Омский 91 / Omsky 91	30918	2004	10	Пивоваренные
Омский голозерный 1 / Omsky Golozerny 1	30919	2004	10,11	Кормовое
Никита / Nikita	30900	2004	10	Пивоваренные (ценный)
Вариант / Variant	31103	2006	7	Кормовое
Омский 95 / Omsky 95	31043	2007	9; 10	Кормовое (ценный)
Омский 96 / Omsky 96	30977	2008	10	Кормовое
Омский голозерный 2 / Omsky Golozerny 2	31187	2008	10	Кормовое
Сибирский Авангард / Sibirsky Avangard	31142	2010	10	Кормовое
Саша / Sasha	31110	2012	9; 10	Кормовое
Майский / Maysky	31141	2013	-	Кормовое
Омский 99 / Omsky 99	31230	2015	10	(Ценный)
Подарок Сибири / Podarok Sibiri	31335	-	-	(Ценный)
Омский 100 / Omsky 100	31336	2019	10	Кормовое
Омский 101 / Omsky 101	31440	-	-	(Ценный)
Омский голозерный 4 / Omsky Golozerny 4	31419	-	-	Кормовое

Примечание: регион допуска: 9 – Уральский; 10 – Западно-Сибирский; 11 – Восточно-Сибирский

Note: regions of admission: 9 – Ural Region; 10 – West Siberian Region; 11 – East Siberian Region

Таблица 2. Образцы ярового ячменя мировой коллекции ВИР – родительские формы сортов
Table 2. Barley accessions from the VIR global collection – parent forms of cultivars

Название сорта / Cultivar name	№ по каталогу ВИР / VIR catalogue No.	Страна происхождения / Country of origin	Год включения в селекционный процесс / Year of inclusion into the breeding process	Характеристика сорта / Cultivar characteristics
Южный	18467	Украина	1964	Засухоустойчивость, продуктивность, крупнозерность
Омский 13709	17843	РФ, Западная Сибирь	1964	Засухоустойчивость, продуктивность, устойчивость к полеганию
Неполегающий	19741	РФ	1967	Урожайность, устойчивость к полеганию и болезням (головня)
Palliser	19305	Канада	1970	Засухоустойчивость, продуктивность, устойчивость к стеблевой ржавчине
Белогорский	22089	РФ	1977	Продуктивность, устойчивость к полеганию, устойчивость к поражению головней
Донецкий 8	23682	РФ	1978	Засухоустойчивость, продуктивность, крупнозерность
Пришимский	24723	Казахстан	1978	Продуктивность, скороспелость, засухоустойчивость, устойчивость к стеблевой ржавчине
Харьковский 70	23683	Украина	1980	Устойчивость к полеганию, головне (пыльной), крупнозерность
Омский 86	28999	РФ, Западная Сибирь	1984	Скороспелость, крупнозерность, засухоустойчивость
Донецкий 9	26967	Украина	1984	Продуктивность, устойчивость к полеганию и поражению твердой головней
Омский 85	27927	РФ, Западная Сибирь	1988	Скороспелость, устойчивость к полеганию и головневым заболеваниям
Циклон	26049	РФ	1988	Продуктивность, устойчивость к стеблевой ржавчине
Омский 80	26179	РФ, Западная Сибирь	1988	Продуктивность, крупнозерность, засухоустойчивость, устойчивость к полеганию
Донецкий 9	26967	Украина	1988	Продуктивность, пониженное содержание белка, устойчивость к головне
Одесский 100	26864	Украина	1987	Продуктивность, адаптивность, устойчивость к стеблевой ржавчине

Таблица 2. Окончание
Table 2. The end

Название сорта / Cultivar name	№ по каталогу ВИР / VIR catalogue No.	Страна происхождения / Country of origin	Год включения в селекционный процесс / Year of inclusion into the breeding process	Характеристика сорта / Cultivar characteristics
Местный	6848	Турция	1987	Устойчивость к пыльной и твердой головне, засухоустойчивость
Голозерный	17441	Эфиопия	1994	Голозерность, устойчивость к головне и полеганию, высокое содержание белка
Омский 88	30120	РФ, Западная Сибирь	1994	Продуктивность, засухоустойчивость, крупность, отзывчивость на орошение
Омский 91	30918	РФ, Западная Сибирь	1994	Засухоустойчивость, продуктивность, устойчивость к полеганию
Нутанс 518	25931	Украина	1988	Продуктивность, пивоваренность, устойчивость к головневым заболеваниям
Носовский 9	24740	Украина	1988	Продуктивность, устойчивость к полеганию и ржавчине
Тогузак	29828	Казахстан	1995	Продуктивность, крупнозерность, скороспелость, засухоустойчивость
Нутанс 58	19931	Украина	2000	Скороспелость, крупнозерность, засухоустойчивость, устойчивость к твердой головне
Голозерный	17441	Эфиопия	1997	Голозерность, устойчивость к пыльной головне, засухоустойчивость
Омский 89	30720	РФ, Западная Сибирь	1998	Продуктивность, иммунитет, засухоустойчивость, скороспелость
Оренбургский 16	29829	РФ, Оренбургская обл.	1992	Продуктивность, иммунитет, засухоустойчивость, крупнозерность
Trumpf	21903	Германия	2007	Продуктивность, засухоустойчивость, крупнозерность

Из анализа таблицы 3 следует, что 21 сорт получен при гибридизации сортов омской селекции в качестве одной из родительских форм. При этом у 16 сортов омский сортообразец использован в качестве материнской формы, у 12 сортов – отцовской, у 8 сортов – обе родительские формы омской селекции.

К сожалению, доподлинное установление истоков селекции ярового ячменя в Западной Сибири в настоящее время представляет определенные трудности. Так, например, не сохранились данные о происхождении образца Ойретин, а также местных образцов с Северного Кавказа и из Алтайского края, которые послужили роди-

Таблица 3. Гибридные комбинации для отбора сортов ячменя в Омском аграрном научном центре
Table 3. Hybrid combinations for selection of barley cultivars at Omsk Agricultural Scientific Center

Гибридная комбинация / Hybrid combination	Год гибридизации / Year of hybridization	Разновидность / Variety	Полученный сорт / Obtained cultivar
Индивидуальный отбор, образец Северного Казахстана	-	<i>nutans</i>	Омский 11464
Индивидуальный отбор, образец Ойретин	-	<i>pallidum</i>	Омский 10664
Индивидуальный отбор, местный образец, Алтайский край	-	<i>nutans</i>	Омский 13709
Южный × Омский 13709	1964	<i>nutans</i>	Сибирский 2
[(Нутанс 9034 × Южный) × (Южный × Неполегающий) × Омский 13709]	1967	<i>nutans</i>	Новоомский
Palliser × Южный 13709	1970	<i>medicum</i>	Омский 80
Индивидуальный отбор, сорт Белогорский	-	<i>pallidum</i>	Омский 85
Донецкий 8 × Пришимский	1977	<i>medicum</i>	Омский 86
Харьковский 70 × Омский 80	1980	<i>medicum</i>	Омский 87
Омский 86 × Донецкий	1984	<i>medicum</i>	Омский 88
Омский 85 × Циклон озимый	1983	<i>pallidum</i>	Омский 89
Омский 80 × Донецкий 9	1986	<i>medicum</i>	Омский 80
Одесский 100 × к-6848 (Турция)	1985	<i>nutans</i>	Омский 91
[(Голозерный × Омский 88) × (Голозерный × Омский 91)]	1993	<i>nudum</i>	Омский голозерный 1
Нутанс 518 × Носовский 9	1983	<i>nutans</i>	Никита
Омский 85 × Оренбургский 16	1986	<i>pallidum</i>	Вариант
Тогузак × Омский 88	1993	<i>nutans</i>	Омский 95
Нутанс 4382 × Нутанс 88	1993	<i>nutans</i>	Омский 96
[(Голозерный Нутанс 4304) × (Рикотензе + Паллидум 4414)]	1995	<i>coeleste</i>	Омский голозерный 2
Медикум 4399 × Линия 728/94 (АНИИЗиС)	1996	<i>medicum</i>	Сибирский Авангард
Медикум 4396 × Медикум 4369	1996	<i>medicum</i>	Саша
[(Голозерный × Нуитанс 4304) × Линия 728/94]	1994	<i>nudum</i>	Майский
Омский 89 × Паллидум 4466	1997	<i>pallidum</i>	Омский 99
Медикум 4369 × Медикум 4396	1996	<i>medicum</i>	Подарок Сибири
Медикум 4365 × Медикум 4549	1998	<i>medicum</i>	Омский 100
Нутанс 4621 × Нудум 4731	2005	<i>medicum</i>	Омский 101
Нутанс 4621 × Омский голозерный 2	2005	<i>coeleste</i>	Омский голозерный 4
Медикум 4584 × Trumpf	2004	<i>nutans</i>	Омский 102

тельскими формами для сортов 'Омский 11464', 'Омский 10664' и 'Омский 13709'.

Относительно точную хронологию селекционного процесса в Сибирском НИИСХ возможно отследить начиная с 60-х годов XX века – с сорта 'Сибирский 2' (Aniskov, Popolzukhin, 2010). Характеристики и год районирования последних сортов представлены в Государственном реестре селекционных достижений, допущенных к использованию (State register..., 2021).

Сорт 'Сибирский 2' (рис. 3) создан путем скрещивания сорта 'Южный' с сортом 'Омский 13709'. Сорт среднеспелый, засухоустойчивый, среднеустойчив к головневым заболеваниям, высокоурожайный. Зерно крупное, выравненное (масса 1000 зерен составляет 47–50 г), с повышенными кормовыми достоинствами (массовая доля белка – 13,5–14%; лизина – 410–460 мг/100 г зерна) (Aniskov, Popolzukhin, 2010, p. 220).



Рис. 3. Родословная сорта ярового ячменя 'Сибирский 2'

Fig. 3. Pedigree of the spring barley cultivar 'Sibirsky 2'

Сорт 'Новоомский' (рис. 4) среднеспелый, засухоустойчивый, интенсивного типа. Характеризуется устойчивостью к полеганию, поражению пыльной и каменной головней (3,3–3,9%); крупнозерный (масса 1000 зерен составляет 45–55 г), натура зерна – от 650 до 700 г/л (Aniskov, Popolzukhin, 2010, p. 231).



Рис. 4. Родословная сорта ярового ячменя 'Новоомский'

Fig. 4. Pedigree of the spring barley cultivar 'Novoomsky'

Сорт 'Омский 80' получен путем скрещивания сортов Palliser (Канада) × Омский 13709 (Омск). Сорт среднеспелый (75–90 суток). Засухоустойчив, среднеустойчив к поражению каменной и пыльной головнями, крупяные качества хорошие. Среднеустойчив к полеганию, урожайность в питомнике конкурсного сортоиспытания (1976–1979 гг.) на 0,5 т/га превышала стандарт 'Целинный 5' (Aniskov, Popolzukhin, 2010, p. 234). С участием сорта 'Омский 80', путем применения гамма-лучей, получена

линия, включенная в дальнейшем в программу гибридизации при создании сорта 'Майский'. Также сорт 'Омский 80' является родительским для сорта 'Сибирский авангард'.

Сорт 'Омский 85' выведен путем индивидуального отбора из сорта-популяции 'Белогорский' (поступил в лабораторию в 1977 г. для экологического испытания), проведен индивидуальный отбор, и в 1978 г. высеяно 72 линии в СП-1, которые сильно поразились скрытыми стеблевыми вредителями. На таком фоне была отобрана линия, которая стала исходной формой для сорта 'Омский 85'. Сорт среднеспелый, высокоиммунный, устойчивость к засухе и полеганию средняя (Aniskov, Popolzukhin, 2010, p. 236). За годы изучения в КСИ он превысил стандарт на 0,4 т/га, был включен в программу гибридизации при создании сортов 'Омский 99' и 'Омский голозерный 4'.

Сорт 'Омский 86' (рис. 5) – скороспелый сорт (от всходов до созревания – 62–72 суток). Зерно желтое, крупное (масса 1000 зерен – 45–50 г). Среднеустойчив к полеганию, засухоустойчив, отзывчив на улучшение условий питания и влагообеспеченности. По урожайности превышает стандарт в среднем на 0,4 т/га (Aniskov,

Popolzukhin, 2010, p. 238). Сорт включен в программу гибридизации в качестве одного из родительских при создании сортов 'Саша', 'Подарок Сибири' и 'Омский 102' (передан на ГСИ в 2021 г.).

Сорт 'Омский 87' (рис. 6) – среднеспелый сорт (от всходов до созревания – 64–82 суток). Соломина средней высоты (70–96 см), устойчивость к полеганию высокая, хорошо переносит засуху. Зерно крупное (масса 1000 зерен – 49–54 г). При изучении в различных условиях при-

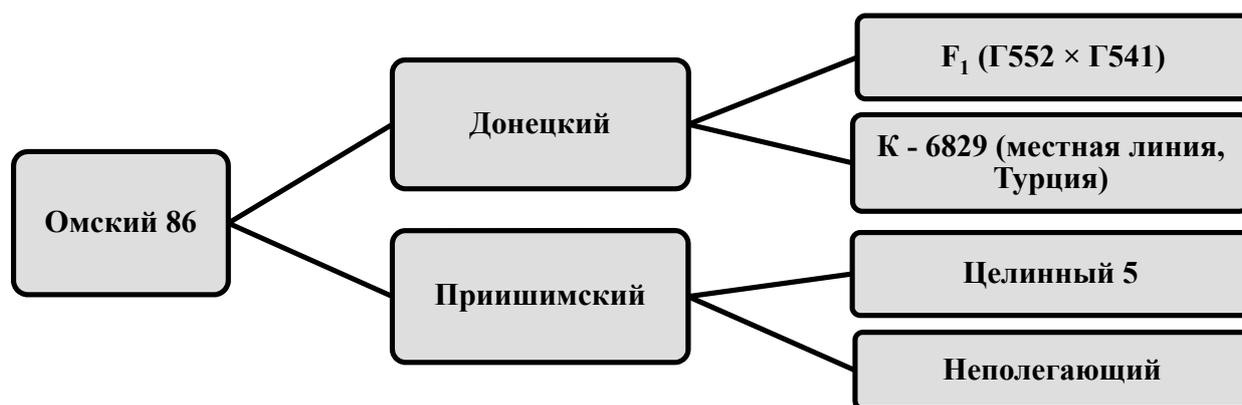


Рис. 5. Родословная сорта ярового ячменя 'Omский 86'

Fig. 5. Pedigree of the spring barley cultivar 'Omский 86'

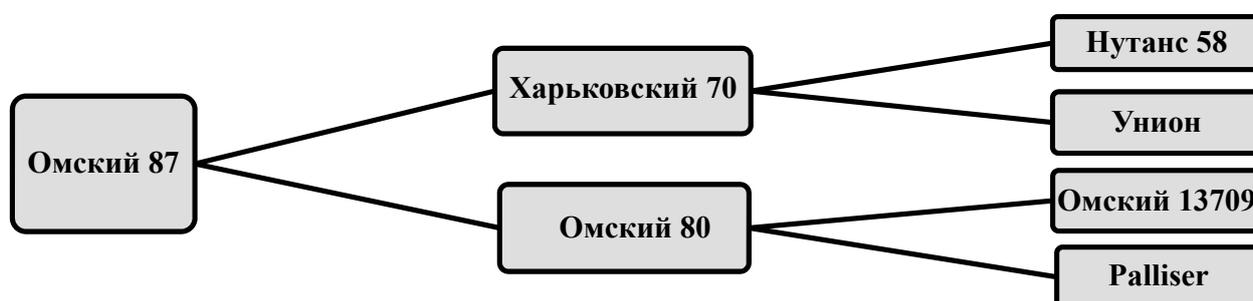


Рис. 6. Родословная сорта ярового ячменя 'Omский 87'

Fig. 6. Pedigree of the spring barley cultivar 'Omский 87'

бавка к стандарту составляла 0,5–0,7 т/га (Aniskov, Popolzukhin, 2010, p. 244). В настоящее время сорт высевается в Республике Казахстан на площади порядка 52 тыс. га.

Сорт 'Omский 88' (рис. 7) – степная экологическая группа. Сорт скороспелый, высокоурожайный, характеризуется устойчивостью к засухе, полеганию, поражению черной и пыльной головнями, скрытностеблевыми вредителями. Зерно желтое, крупное (масса 1000 зерен – 44–52 г). В среднем за годы изучения (1990–1992 гг.) прибавка к стандарту составила +1,2 т/га (Aniskov, Popolzukhin, 2010, p. 248).

Устойчив ко всем видам головневых болезней (каменной, черной и пыльной). Сорт относится к высокоурожайным, прибавка к стандарту составила +0,5 т/га (Aniskov, Popolzukhin, 2010, p. 253). Данный сорт был включен в программу гибридизации при создании сорта 'Omский 99'.

Сорт 'Omский 90' (рис. 9) – среднеспелый сорт (65–75 суток), устойчив к поражению хлебной полосатой блошкой. Наблюдается дифференциация по устойчивости к заболеваниям: к каменной головне практически устойчив; к пыльной и черной головне средневосприим-

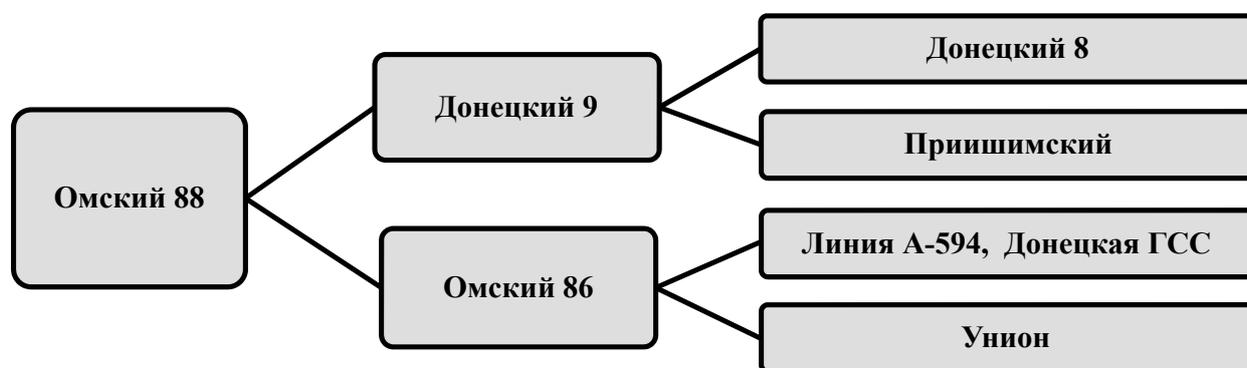


Рис. 7. Родословная сорта ярового ячменя 'Omский 88'

Fig. 7. Pedigree of the spring barley cultivar 'Omский 88'

Сорт 'Omский 89' (рис. 8) относится к лесостепной экологической группе, засухоустойчивость средняя, скороспелый (67–73 суток), среднеустойчив к полеганию.

чив. Характеризуется пониженной массовой долей белка в зерне (менее 12%); высокой урожайностью (+1,1 т/га к стандарту). Сорт включен в Госреестр РФ с 2000 г., реко-

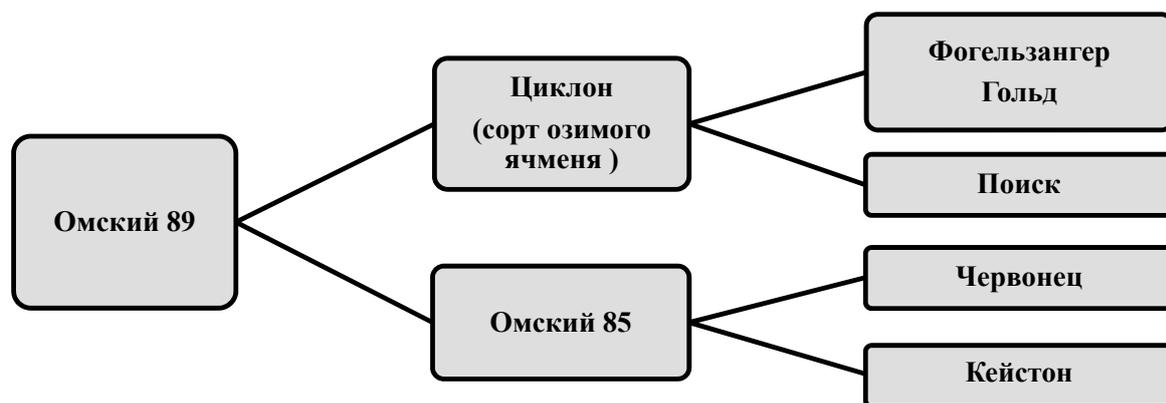


Рис. 8. Родословная сорта ярового ячменя 'Омский 89'

Fig. 8. Pedigree of the spring barley cultivar 'Omsky 89'

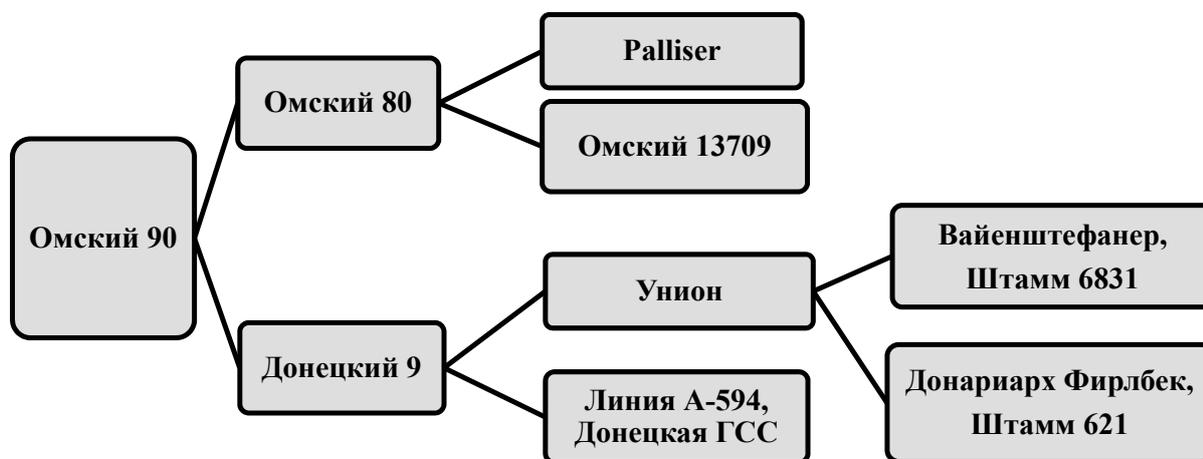


Рис. 9. Родословная сорта ярового ячменя 'Омский 90'

Fig. 9. Pedigree of the spring barley cultivar 'Omsky 90'

мендован к возделыванию в Уральском (9) и Западно-Сибирском (10) регионах. В настоящее время сорт высевается в Республике Казахстан на площади порядка 16 тыс. га.

Сорт 'Омский 91' (рис. 10) – степная экологическая группа сортов, засухоустойчивый, среднеспелый (от 62 до 72 суток), среднерослый (48–62 см). Сорт относится к высокоурожайным, слабовосприимчив к каменной и черной головне и средневосприимчив к пыльной головне. Сорт включен в Госреестр РФ с 2004 г. и допущен к использованию в Западно-Сибирском (10) регионе.

635–740 г/л. Массовая доля белка в зерне – от 9 до 12%. Среднеустойчив к поражению (21,7%) головневыми заболеваниями.

Сорт 'Омский голозерный 1' (рис. 12) – лесостепная экологическая группа, среднерослый (62–90 см), среднеспелый (66–84 суток). Зерно буровато-желтого цвета, полуокруглой формы, крупное (масса 1000 зерен составляет 46–52 г). Устойчивость к заболеваниям: к черной головне средняя; к пыльной и каменной – высокая. Сорт характеризуется высокой урожайностью – максимальный урожай на Тарской СХОС в 2001 г. составил 6,2 т/га



Рис. 10. Родословная сорта ярового ячменя 'Омский 91'

Fig. 10. Pedigree of the spring barley cultivar 'Omsky 91'

Сорт 'Никита' (рис. 11) относится к лесостепной экологической группе, имеет крупное зерно (масса 1000 зерен варьирует от 43 до 50 г). Натура зерна составляет

(+0,6 т/га к стандарту 'Омский 88'). Сорт включен в Госреестр РФ с 2004 г. и допущен к использованию по Уральскому (9) и Западно-Сибирскому (10) регионам. В настоя-

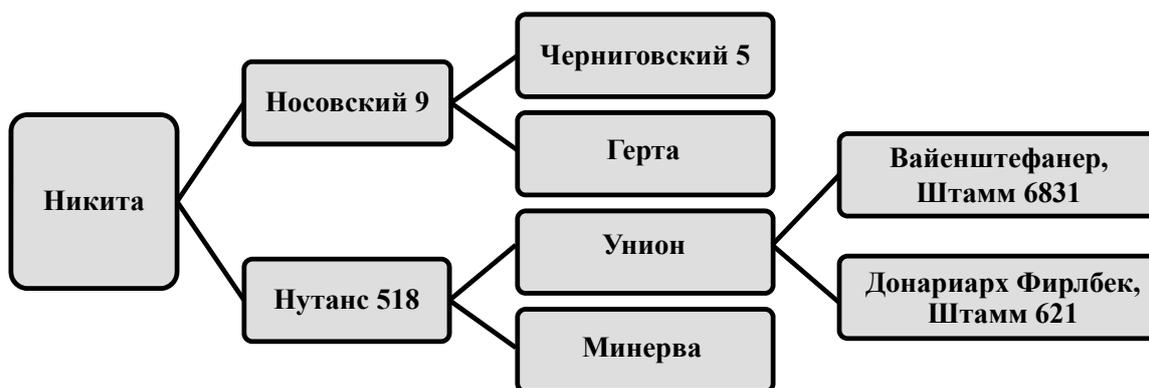


Рис. 11. Родословная сорта ярового ячменя 'Никита'

Fig. 11. Pedigree of the spring barley cultivar 'Nikita'

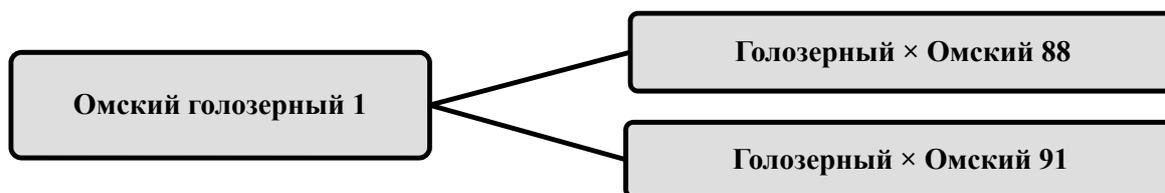


Рис. 12. Родословная сорта ярового ячменя 'Омский голозерный 1'

Fig. 12. Pedigree of the spring barley cultivar 'Omsky Golozerny 1'

щее время сорт высевается в Республике Казахстан на площади порядка 4,5 тыс. га.

Сорт 'Вариант' создан в творческом сотрудничестве Пензенского НИИСХ и Омского АНЦ по программе «Создание многорядного сорта ярового ячменя зернофуражного назначения, не уступающего по продуктивности лучшим двурядным сортам, устойчивого к полеганию, для условий лесостепи Среднего Поволжья». В 1995 г. выделено элитное растение. От низкорослого сорта 'Лель' (стандарт Пензенского НИИСХ) сорт 'Вариант' отличался более высокой соломиной, от сорта 'Кузнецкий' – более поздним (на 3–5 суток) выколашиванием (что соответствует среднеспелой группе). Наблюдается слабый восковой налет на влагалище флагового листа. Колос цилиндрический, шестирядный, полупрямостоячий, средней длины (6–9 см), рыхлый, со слабым восковым налетом. Ости среднезубчатые, антоциановая окраска нервов наружной цветковой чешуи слабая. Зерно средней крупности, пленчатое, желтого цвета. Характеризуется следующими показателями качества: массовая доля белка – 11,5–13,5%; натура в условиях Западной Сибири – 615–620 г/л, в условиях Поволжья – 602–624 г/л; экстрактивность зерна – 80–82%; пленчатость – 10,5%. Зерно крупное (масса 1000 зерен составляла 41–45,5 г). Средняя урожайность в Западной Сибири составляла 3,3 т/га (+0,2 т/га к стандарту 'Нутанс'); в условиях Поволжья максимальное значение данного признака отмечено на уровне 3,9 т/га (+0,2 т/га к стандартному сорту 'Прерия'). Сорт 'Вариант' в средней степени поражается твердой головней, отвечает требованиям механизированной уборки и ухода за посевами. С 2016 г. сорт включен в Госреестр Республики Казахстан в Акмолинской, Павлодарской и Северо-Казахстанской областях.

Сорт 'Омский 95' (рис. 13) – степная экологическая группа, среднеспелый (74–87 суток), среднерослый, (76–95 см), соломина прочная. При изучении поражения головневыми болезнями на искусственном фоне по поражению черной и каменной головнями сорт отнесен к классу слабовосприимчивых, пыльной головней –

к классу средневосприимчивых. Содержание белка в зерне в среднем за 5 лет составило 13,7%. Согласно биотестированию *in vitro*, данный сорт обладает повышенной устойчивостью к засухе. Данный сорт высокоурожаен: при средней урожайности 5,9 т/га прибавка к стандарту составила +0,6 т/га. 'Омский 95' включен в Госреестр РФ с 2006 г. (Уральский и Западно-Сибирский регионы) и в Госреестр Республики Казахстан (Акмолинская и Северо-Казахстанская области). В Республике Казахстан сорт высевается на площади порядка 6,5 тыс. га.

Сорт 'Омский голозерный 2' (рис. 14) – лесостепная экологическая группа, среднеспелый (от 79 до 90 суток), высокая устойчивость к основным видам головни. Зерно желтого цвета, полуокруглой формы, средней крупности (масса 1000 зерен от 40,5 до 41,5 г). Формирует зерно с содержанием белка 13,8%. Сорт высокоурожаемый – максимум отмечен в 2005 г. (5,3 т/га; +0,6 т/га к стандарту). 'Омский голозерный 2' с 2008 г. включен в Госреестр РФ (Западно-Сибирский регион) и в Госреестр Республики Казахстан (Акмолинская и Северо-Казахстанская области).

Сорт 'Омский 96' получен путем отбора *in vitro* из гибридной популяции F_4 (Нутанс 4382 × Нутанс 88). Колос двурядный, рыхлый. Ости длинные, зубчатые. Зерно крупное, масса 1000 зерен – в среднем 50 г. Сорт раннеспелый. Вегетационный период в годы испытаний составлял 60–70 суток. Урожайность – на уровне стандарта или несколько ниже. Максимальный урожай получен в 2004 г. – 5,04 т/га (конкурсное сортоиспытание в лаборатории селекции ячменя СибНИИСХ). Сорт характеризуется повышенной засухоустойчивостью. Устойчивость к полеганию выше средней. Содержание белка в зерне 13–15%. Основное достоинство сорта – сочетание скороспелости с повышенной засухоустойчивостью. Сорт включен в Госреестр РФ с 2008 г. и допущен к использованию по Западно-Сибирскому (10) региону.

Сорт 'Сибирский авангард' (рис. 15) – лесостепная экологическая группа. Сорт среднерослый (68–84 см), среднеспелый (71–77 суток), устойчив к полеганию и за-

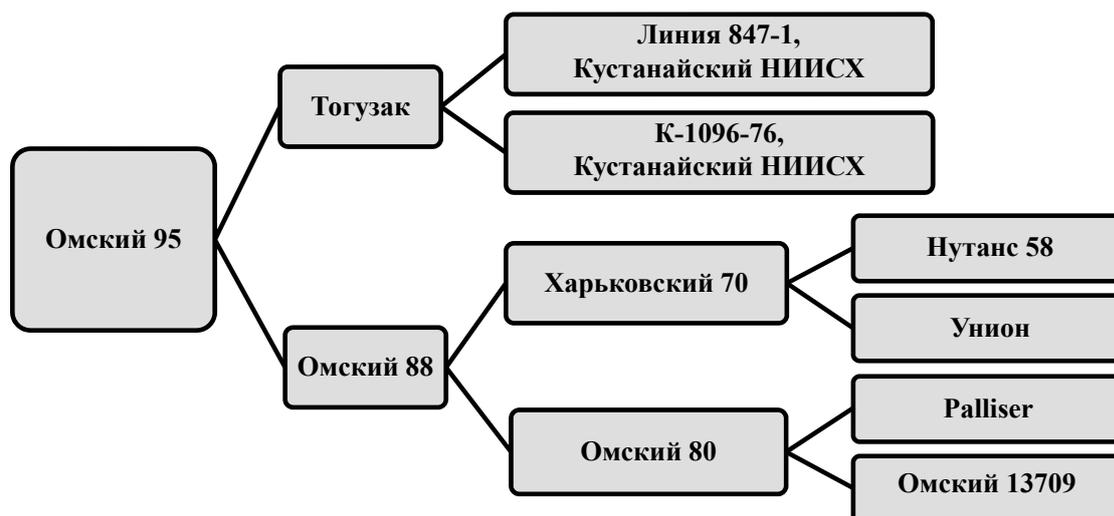


Рис. 13. Родословная сорта ярового ячменя 'Омский 95'

Fig. 13. Pedigree of the spring barley cultivar 'Omsky 95'

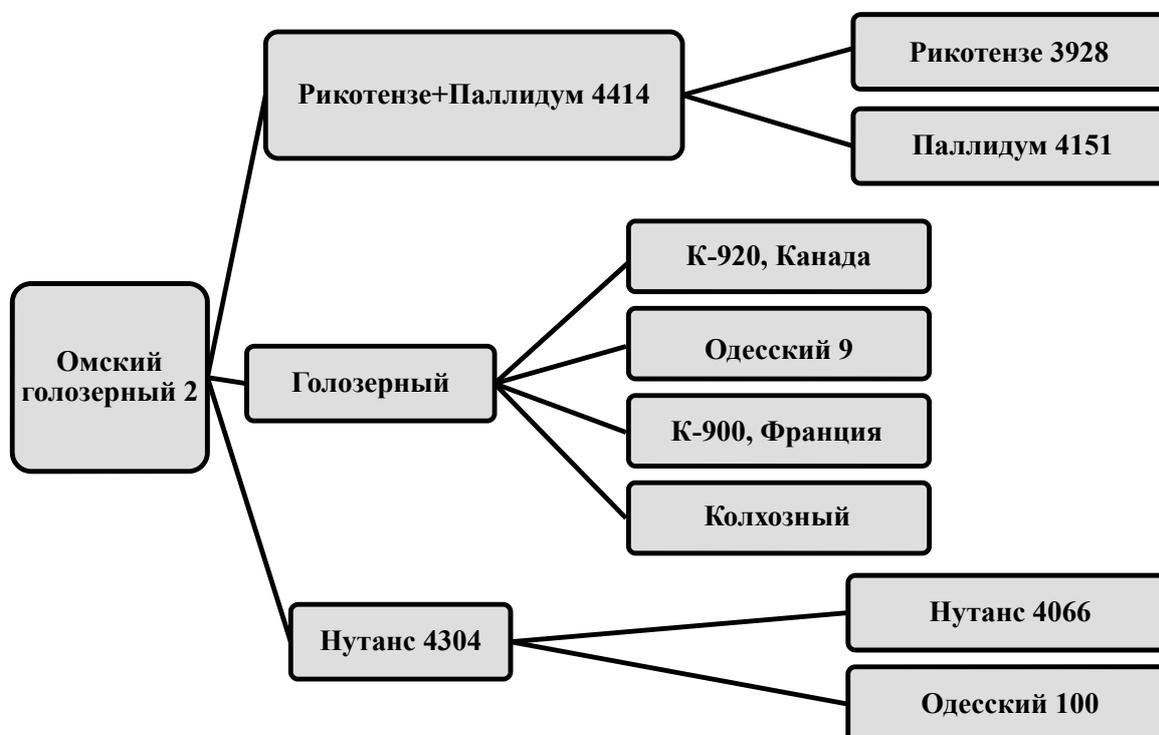


Рис. 14. Родословная сорта ярового ячменя 'Омский голозерный 2'

Fig. 14. Pedigree of the spring barley cultivar 'Omsky Golozerny 2'

сухе. Колосья двурядные, пленчатые зерновки, остистые, соломенно-желтые, цилиндрической формы, средней длины, рыхлые. Переход цветковой чешуи в ость постепенный. Нервация цветочной чешуи явно выражена. На нервах цветочной чешуи в отдельные годы проявляется антоциановая окраска, которая исчезает при созревании или остается в виде тонких прожилок слабо-фиолетовой окраски. Ости длинные, гладкие, расположены вдоль колоса (параллельно колосу), соломенно-желтые, средней грубости, в отдельные годы на концах могут быть слабо-зубрены, а также может наблюдаться проявление антоциановой окраски. Характер щетинки волосистый. Зерно желтое, пленчатое, полуудлиненное, очень крупное. Зерно крупное – масса 1000 зерен составляет 49–

55 г., что на 2,7–5,7 г выше стандарта 'Омский 91'. Сыпучесть зерна при посеве хорошая. Сорт слабовосприимчив к черной и каменной головне. Высокоурожайный – максимальный урожай (6,9 т/га) получен в 2004 г., прибавка к стандарту составила 0,8 т/га. Особенностью нового сорта является то, что уже на ранних этапах развития данный сорт формирует относительно повышенную ассимиляционную поверхность листьев. В фазу выхода в трубку и в последующие периоды формирования и налива зерна достоверно сохраняет свои преимущества по площади листьев в сравнении с сортом 'Омский 95'. 'Сибирский авангард' включен в Госреестр РФ с 2010 г. и допущен к использованию по Западно-Сибирскому (10) региону с 2010 г. В настоящее время высевается в Респуб-

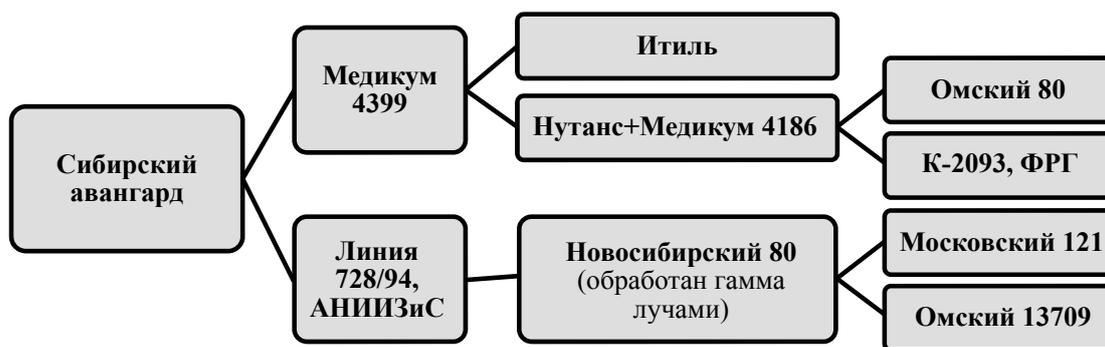


Рис. 15. Родословная сорта ярового ячменя 'Сибирский авангард'

Fig. 15. Pedigree of the spring barley cultivar 'Sibirsky Avangard'

лике Казахстан на площади порядка 0,5 тыс. га. Данный сорт был включен в программу гибридизации при создании сорта 'Омский голозерный 4'.

Сорт 'Саша' (рис. 16) – степная экологическая группа, среднеспелый (от 74 до 81 суток), устойчив к засухе. Характеризуется среднерослостью (70–74 см) и прочной соломиной, за счет чего сорт высокоустойчив к полеганию. Зерно желтое, повышенной крупности (масса 1000 зерен – 51–54,5 г; +5,1–7,7 г к стандарту). Массовая доля белка составляет 14,5–15%. Сорт слабовосприимчив к черной и каменной головне, средне – к пыльной. Урожайность высокая (4,5 т/га), прибавка к стандарту отмечена на уровне 0,7 т/га. Сорт включен в Госреестр РФ с 2012 г. и допущен к использованию по Уральскому (9) и Западно-Сибирскому (10) регионам. В настоящее время высевается в Республике Казахстан на площади порядка 49 тыс. га.

(параллельно), желтые, зазубрены от основания или после 1/3 длины ости. Цветочные чешуи несросшиеся с зерновкой, грубые, глянцевидные. В отдельные годы – с антоциановой окраской, исчезающей при созревании. Зерно буровато-желтого цвета, полуокруглой формы, повышенной крупности (масса 1000 зерен – от 48 до 51 г). Характеризуется устойчивостью к черной, каменной и пыльной головне. Содержание белка – порядка 17%. Максимальная урожайность отмечена на уровне 4,27 ц/га.

Сорт 'Омский 99' (рис. 18) создан с привлечением в родословную сорта озимого ячменя 'Циклон', гибридизация проведена в 1997 г., элитное растение выделено в 2000 г. Сорт относится к лесостепной экологической группе, засухоустойчивый, среднеспелый (78–86 суток), среднерослый (82–95 см), соломина прочная. Колосья шестирядные, пленчатые зерновки, остистые,



Рис. 16. Родословная ярового ячменя 'Саша'

Fig. 16. Pedigree of the spring barley cultivar 'Sasha'

Сорт 'Майский' (рис. 17) – скрещивание проведено в 1994 г., в 2001 г. выделено элитное растение. Сорт лесостепной экологической группы, среднеспелый (от 76 до 89 суток), среднерослый (63–86 см). Колосья двурядные, остистые, желтые, цилиндрической формы, средней длины, рыхлые. Ости длинные, расположены вдоль колоса

желтые, цилиндрической формы, средней длины, рыхлые. Ости длинные, зазубрены, расположены вдоль колоса (параллельно колосу), желтые, легко обламывающиеся при обмолоте. Зерно буровато-желтое, пленчатое, полуудлиненное, средней крупности. Масса 1000 зерен – 39–43 г. Сорт слабовосприимчив к черной



Рис. 17. Родословная сорта ярового ячменя 'Майский'

Fig. 17. Pedigree of the spring barley cultivar 'Maysky'



Рис. 18. Родословная сорта ярового ячменя 'Омский 99'

Fig. 18. Pedigree of the spring barley cultivar 'Omsky 99'

и пыльной головне, устойчив к каменной. Высокоурожайный (максимальная урожайность составила 5,3 т/га; +0,7 т/га к стандарту). Сорт включен в Госреестр РФ с 2015 г. и допущен к использованию по Западно-Сибирскому (10) региону.

Сорт 'Подарок Сибири' (рис. 19) – степная экологическая группа, засухоустойчивый, среднеспелый (от 73 до 86 суток). За счет среднерослости (63–71 см) и прочной соломины устойчив к полеганию. Зерно желтое, крупное (масса 1000 зерен – 47,3 г; +4,6 г к стандарту). Средневосприимчив к черной и пыльной головне и слабо – к каменной. Содержание белка в среднем состав-

ляет 13,5%. Высокоурожайный – максимальный урожай 6,6 т/га.

Сорт 'Омский 100' (рис. 20) – скрещивание проведено в 1996 г., в 1999 г. выделено элитное растение. Сорт относится к лесостепной экологической группе, засухоустойчивый, среднеспелый (от 81 до 89 суток). Среднерослость (65–80 см) и прочная соломина обеспечивают устойчивость к полеганию. Колосья двурядные, зерновки пленчатые, остистые, соломенно-желтые, цилиндрической формы, средней длины, рыхлые. Ости длинные, гладкие, расположены вдоль колоса (параллельно колосу), соломенно-желтые, средней грубо-

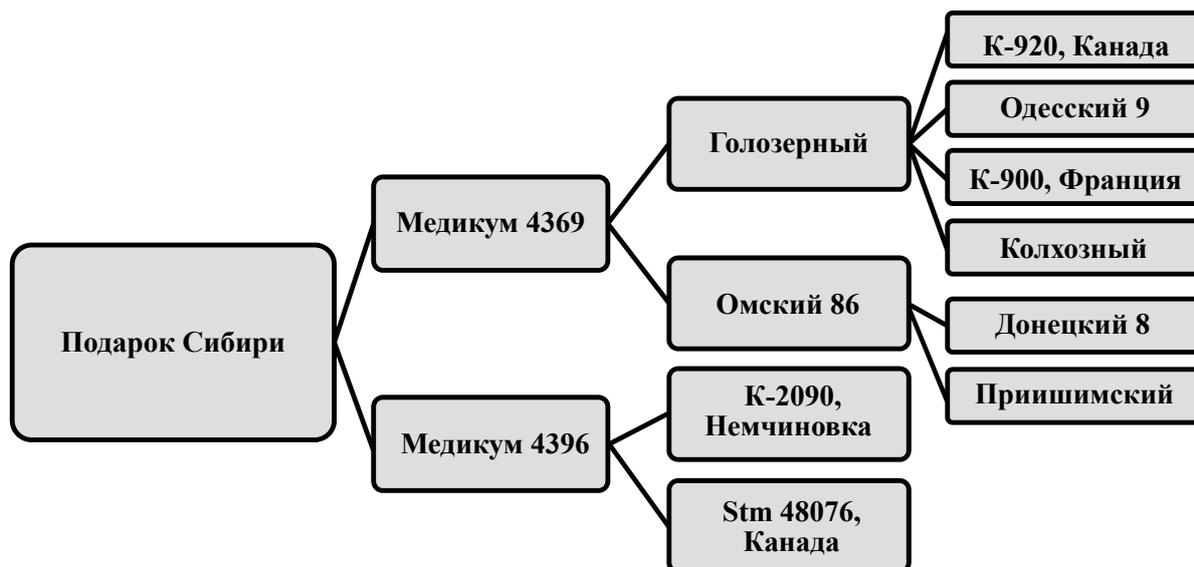


Рис. 19. Родословная ярового ячменя сорта 'Подарок Сибири'

Fig. 19. Pedigree of the spring barley cultivar 'Podarok Sibiri'

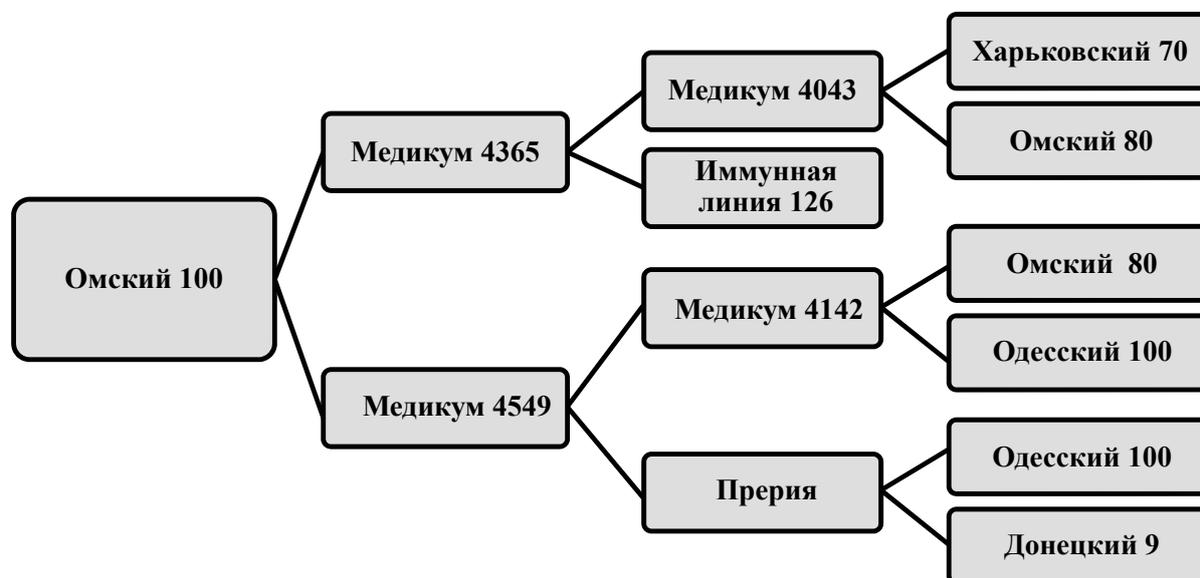


Рис. 20. Родословная сорта ярового ячменя 'Омский 100'

Fig. 20. Pedigree of the spring barley cultivar 'Omskiy 100'

сти. Зерно желтое, пленчатое, полуудлиненное, крупное. Масса 1000 зерен – 47,3 г. Сорт слабовосприимчив к черной головне и средневосприимчив к пыльной. Сорт высокоурожайный, максимальный урожай (6,55 т/га), получен в 2015 г., прибавка к стандарту составила 0,75 т/га. 'Омский 100' включен в Госреестр РФ с 2019 г. и допущен к использованию по Западно-Сибирскому (10) и Восточно-Сибирскому (11) регионам. В настоящее время сорт высевается в Республике Казахстан на площади порядка 2,7 тыс. га.

Сорт 'Омский 101' (рис. 21) – в качестве одного из родительских в программу гибридизации был включен сорт 'Омский 13709' (родительская форма сорта 'Омский 80'). Также в родословных сорта наблюдается линия, полученная с участием высоколизинового образца 'Хайпроли'. Скрещивание проведено в 1998 г., элитное растение выделено в 2000 г. Сорт 'Омский 101' относится

к лесостепной экологической группе, засухоустойчив, среднеспелый (от 82 до 87 суток). Сорт среднерослый (65–80 см), соломина прочная. Колосья двурядные, зерновки пленчатые, остистые, соломенно-желтые, цилиндрической формы, средней длины, рыхлые. Ости длинные, гладкие, расположены вдоль колоса (параллельно колосу), соломенно-желтые, средней густоты. Зерно желтое, пленчатое, полуудлиненное, крупное. Характеризуется повышенной крупностью зерна (масса 1000 зерен – 43–53 г), устойчивостью к полеганию. Отмечена слабая восприимчивость к черной головне и средняя – к пыльной и каменной. Массовая доля белка – на уровне 14%; максимальная урожайность – 5,97 т/га (+0,67 т/га к стандарту). Сорт включен в Госреестр РФ с 2021 г. и допущен к использованию по Западно-Сибирскому (10) региону. Рекомендован для возделывания по Алтайскому краю и Омской области.

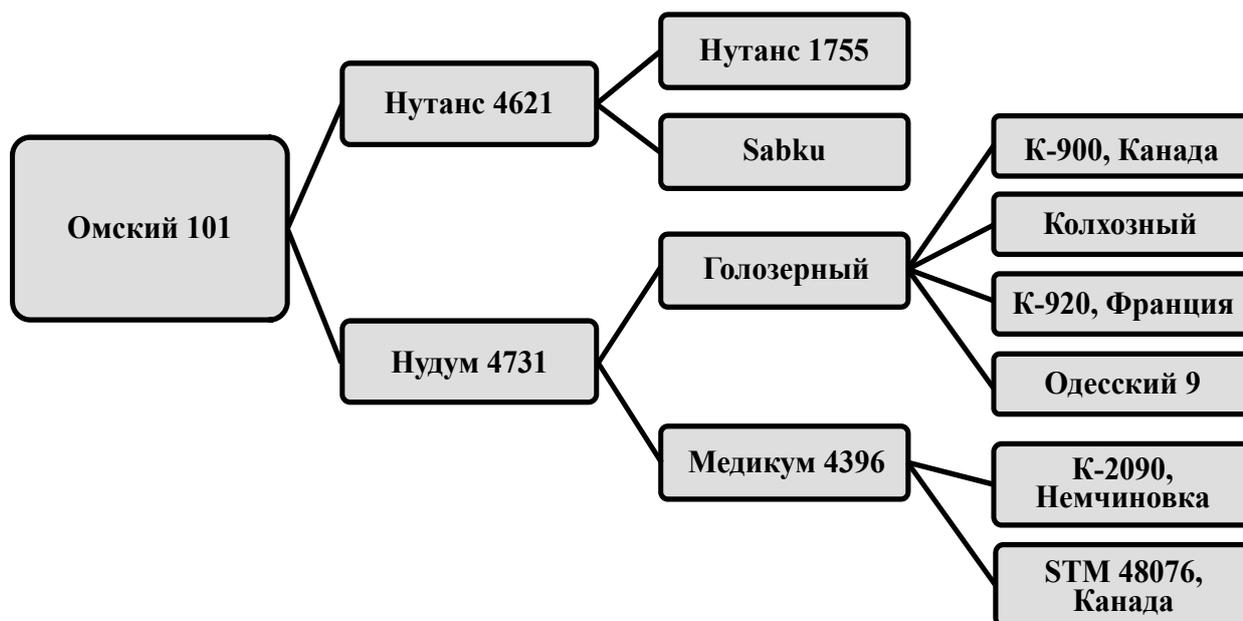


Рис. 21. Родословная сорта ярового ячменя 'Омский 101'

Fig. 21. Pedigree of the spring barley cultivar 'Omsky 101'

Сорт 'Омский голозерный 4' (рис. 22). Скрещивание проведено в 2005 г., элитное растение отобрано в 2008 г. Сорт относится к лесостепной экологической группе, засухоустойчив, среднерослый (от 69 до 87 см). Колосья шестирядные, остистые, соломенно-желтые, средней длины, рыхлые. Ости длинные, зазубренные, расположены вдоль колоса (параллельно колосу), соломенно-желтые. Зерно светло-желтое, голое, средней крупности (масса 1000 зерен 37–40 г). Слабовосприимчив к черной, пыльной и каменной головне. Содержание белка – 13,6%. Высокоурожаен, прибавка к стан-

дарту составила +0,23 т/га. Сорт включен в Госреестр РФ с 2020 г. и допущен к использованию по Уральскому (9) и Западно-Сибирскому (10) регионам.

Проведенный нами ретроспективный анализ ряда сортов ярового ячменя селекции Омского АНЦ, с одной стороны, подтверждает ранее сделанные выводы сибирских ученых (Fedulova, 1984) об ограниченном количестве базовых сортов культуры; с другой – свидетельствует о весьма насыщенных (по количеству родительских форм) родословных сортов ярового ячменя, что способствовало широкому ареалу их возделывания.

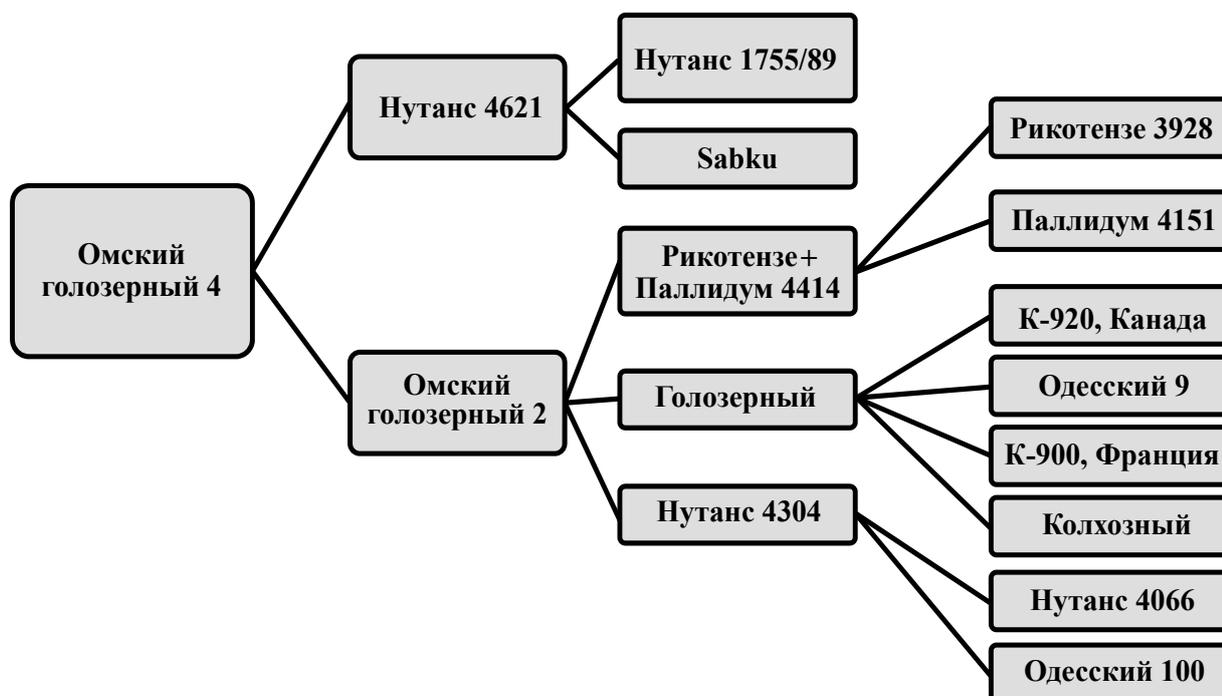


Рис. 22. Родословная сорта ярового ячменя 'Омский голозерный 4'

Fig. 22. Pedigree of the spring barley cultivar 'Omsky Golozerny 4'

Заключение

За период с 1936 по 2021 гг. в Омском аграрном научном центре создано 27 сортов ячменя. В их селекции использованы как местные образцы, так и сортообразцы Украины, Казахстана, Канады, Германии и Турции. Созданы иммунные, экологически пластичные сорта кормового (зерно) и пивоваренного направлений использования, имеющие широкое распространение в Российской Федерации (Уральский, Западно-Сибирский и Восточно-Сибирский регионы, Алтайский край) и в Республике Казахстан (Северо-Казахстанская и Акмолинская области).

Сибирские экотипы ячменя, отличающиеся повышенной адаптивностью к местным жестким климатическим факторам, необходимо продолжать сохранять в коллекции ВИР.

References / Литература

- Aniskov N.I., Popolzukhin P.V. Spring barley in Western Siberia (Yarovoy yachmen v Zapadnoy Sibiri). Omsk; 2010. [in Russian] (Анисков Н.И., Поползухин П.В. Яровой ячмень в Западной Сибири. Омск; 2010).
- Fedulova N.M. Barley (Yachmen). In: *Ways to Increase Forage Grain Production (Puti uvelicheniya proizvodstva furazhnogo zerna)*. K.G. Aziev (ed.). Omsk; 1984. p.3-19. [in Russian] (Федулова Н.М. Ячмень. В кн.: Пути увеличения производства фуражного зерна / под ред. К.Г. Азиева. Омск; 1984. С.3-19).
- Gagkaeva T.Yu., Gavrilova O.P., Orina A.A., Blinova E.V., Loskutov I.G. Diversity of the species of genus *Avena* revealed by morphological characters and resistance to *Fusarium* infection of grain. *Ecological Genetics*. 2017;15(1):20-29. [in Russian] (Гагкаева Т.Ю., Гаврилова О.П., Орина А.С., Блинова Е.В., Лоскутов И.Г. Разнообразие видов рода *Avena* по морфологическим признакам и устойчивости к фузариозу зерна. *Экологическая генетика*. 2017;15(1):20-29). DOI: 10.17816/ecogen15120-29
- Nettevich E.D. Selected Works (Izbrannye trudy). Moscow; 2008. [in Russian] (Неттевич Э.Д. Избранные труды. Москва; 2008).
- Potanin W.G., Aleinikov A.L., Stepochkin P.I. A new approach to estimation of the ecological plasticity of plant varieties. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2014;18(3):548-552. [in Russian] (Потанин В.Г., Алейников А.Л., Степochкин П.И. Новый подход к оценке экологической пластичности сортов растений. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2014;18(3):548-552).
- State Register for Selection Achievements Admitted for Usage (National List). Vol. 1. "Plant varieties" (official publication). Moscow; Rosinformagrotekh; 2021. [in Russian] (Государственный реестр селекционных достижений, допущенных к использованию. Т. 1. «Сорта растений» (официальное издание). Москва: Росинформгротех; 2021). URL: <https://gossortrf.ru/wp-content/uploads/2021/04/Итоговый-реестр-2021.pdf> [дата обращения: 04.10.2022].
- Surin N.A., Lyakhova N.E., Gerasimov S.A., Lipshin A.G. Biological features and selection value of barley varieties bred in Eastern Siberia. *Siberian Herald of Agricultural Science*. 2016;1(248):13-22. [in Russian] (Сурин Н.А., Ляхова Н.Е., Герасимов С.А., Липшин А.Г. Биологические особенности и селекционное значение сортов ячменя сибирской селекции. *Сибирский вестник сельскохозяйственной науки*. 2016;1(248):13-22).
- Vakula S.I., Orlovskaya O.A., Khotyleva L.V., Leonova I.N. Manifestation of productivity traits in *Triticum aestivum* / *T. timopheevii* introgression lines in different environmental conditions. *Agricultural Biology*. 2018;53(5):916-926. [in Russian] (Вакула С.И., Орловская О.А., Хотылева Л.В., Леонова И.Н. Оценка признаков продуктивности у интрогрессивных линий *Triticum aestivum* / *T. timopheevii* в различных экологических условиях. *Сельскохозяйственная биология*. 2018;53(5):916-926). DOI: 10.15389/agrobiology.2018.5.916rus
- Voytsutskaya N.P., Loskutov I.G. Breeding value of European oat accessions in the environments of Kuban Experiment Station of VIR. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2019;180(1):52-58. [in Russian] (Войцутская Н.П., Лоскутов И.Г. Селекционная ценность европейских образцов овса в условиях Кубанской опытной станции ВИР. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2019;180(1):52-58). DOI: 10.30901/2227-8834-2019-1-52-58
- Zilke R.A. Study of inheritance of quantitative traits of soft spring wheat in topcrosses (Izucheniye nasledovaniya kolichestvennykh priznakov myagkoj yarovoy pshenitsy v topkrossnykh skreshchivaniyakh). *Genetika = Genetics*. 1975;11(2):15-23. [in Russian] (Цильке Р.А. Изучение наследования количественных признаков мягкой яровой пшеницы в топкроссных скрещиваниях. *Генетика*. 1975;11(2):15-23).

Информация об авторах

Петр Николаевич Николаев, кандидат сельскохозяйственных наук, заведующий лабораторией, Омский аграрный научный центр, 644012 Россия, Омск, пр. Королева, 26, nikolaev@anc55.ru, <https://orcid.org/0000-0002-5192-2967>

Оксана Александровна Юсова, кандидат сельскохозяйственных наук, заведующая лабораторией, Омский аграрный научный центр, 644012 Россия, Омск, пр. Королева, 26, yusova@anc55.ru, <https://orcid.org/0000-0003-3679-8985>

Николай Иванович Анисков, доктор сельскохозяйственных наук, старший научный сотрудник, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44, n.aniskov@vir.nw.ru, <https://orcid.org/0000-0001-8138-930X>

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

Ирина Владимировна Сафонова, кандидат сельскохозяйственных наук, старший научный сотрудник, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44, i.safonova@vir.nw.ru, <https://orcid.org/0000-0002-7819-8286>

Information about the authors

Petr N. Nikolaev, Cand. Sci. (Agriculture), Head of a Laboratory, Omsk Agricultural Scientific Center, 26 Koroleva Ave., Omsk 644012, Russia, nikolaev@anc55.ru, <https://orcid.org/0000-0002-5192-2967>

Oksana A. Yusova, Cand. Sci. (Agriculture), Head of a Laboratory, Omsk Agricultural Scientific Center, 26 Koroleva Ave., Omsk 644012, Russia, yusova@anc55.ru, <https://orcid.org/0000-0003-3679-8985>

Nikolay I. Aniskov, Dr. Sci. (Agriculture), Senior Researcher, N.I Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, n.aniskov@vir.nw.ru, <https://orcid.org/0000-0001-8138-930X>

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

Irina V. Safonova, Cand. Sci. (Agriculture), Senior Researcher, N.I Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, i.safonova@vir.nw.ru, <https://orcid.org/0000-0002-7819-8286>

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

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

Конфликт интересов: авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

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

Статья поступила в редакцию 15.02.2022; одобрена после рецензирования 31.05.2022; принята к публикации 01.06.2023.
The article was submitted on 15.02.2022; approved after reviewing on 31.05.2022; accepted for publication on 01.06.2023.

ОТЕЧЕСТВЕННАЯ СЕЛЕКЦИЯ НА СОВРЕМЕННОМ ЭТАПЕ

Научная статья
УДК 633.112.6:575.827.5
DOI: 10.30901/2227-8834-2023-2-139-148



Маркер-ориентированная селекция в создании гибридных линий *Triticum dicoccon* (Schrank) Schuebl. × *Triticum aethiopicum* Jakubz. с фиолетовоокрашенным зерном

П. И. Стёпочкин¹, Е. И. Гордеева², Е. К. Хлесткина^{2,3}

¹ Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук, Сибирский научно-исследовательский институт растениеводства и селекции, Новосибирская обл., Россия

² Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук, Новосибирск, Россия

³ Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, Санкт-Петербург, Россия

Автор, ответственный за переписку: Петр Иванович Стёпочкин, petstep@ngs.ru

Актуальность. Злаки, содержащие полезные для здоровья людей антиоксиданты, представляют интерес для использования их в функциональном питании. Антоцианы, придающие зерну фиолетовую окраску, являются антиоксидантами, и работы по увеличению их содержания актуальны. Целью данной работы была оценка по содержанию антоцианов в зерне и по продуктивности селекционных линий гибридов полбы с фиолетовой окраской зерна.

Материалы и методы. Изучали линии F₂, созданные двухступенчатой гибридизацией фиолетовозерной эфиопской пшеницы (*Triticum aethiopicum* Jakubz. var. *arraseita*) с полбой (*Triticum dicoccon* (Schrank) Schuebl.), и выделенные в F₂ с помощью маркер-ориентированной селекции по гомозиготным доминантным аллелям двух генов, комплементарное взаимодействие которых приводит к фиолетовой окраске зерна. В происхождении линий участвовали сорт голозерной полбы 'Греммэ', безостая полба к-25516 из мировой коллекции ВИР и эфиопская пшеница TRI15744 – донор фиолетовой окраски перикарпия зерна из коллекции IPK Gatersleben. Определяли содержание антоцианов в муке из цельного зерна у 12 линий и родительских форм, проводили структурный анализ растений и оценивали количественные признаки.

Результаты. Наивысшее содержание антоцианов (82,5 мкг на 1 г) отмечено у линии № 10 гибрида 27-3. Наибольшее количество зерновок без пленок (86,9 ± 7,3%) вымолочено у линии № 6 гибрида 31-19. Высокая натура зерна (802 ± 13 г/л) отмечена у линии № 11 гибрида 27-12. По зерновой продуктивности отличилась линия № 9 гибрида 27-1 (389 ± 25 г/м²).

Заключение. Маркер-ориентированный метод селекции позволил выделить гомозиготные доминантные аллели двух комплементарно взаимодействующих генов *Pp3* и *Pp-B1*, отвечающих за проявление фиолетовой окраски перикарпия зерна. Линии с фиолетовым перикарпием характеризуются различным содержанием в нем антоцианов, различной натурой зерна и продуктивностью. Селекционную ценность представляют линии с высокими показателями этих признаков.

Ключевые слова: полба, гибрид, селекционная линия, признак, антоцианы

Благодарности: работа поддержана бюджетным проектом ИЦиГ СО РАН № FWNR-2022-0018.

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

Для цитирования: Стёпочкин П.И., Гордеева Е.И., Хлесткина Е.К. Маркер-ориентированная селекция в создании гибридных линий *Triticum dicoccon* (Schrank) Schuebl. × *Triticum aethiopicum* Jakubz. с фиолетовоокрашенным зерном. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2023;184(2):139-148. DOI: 10.30901/2227-8834-2023-2-139-148

DOMESTIC PLANT BREEDING AT THE PRESENT STAGE

Original article

DOI: 10.30901/2227-8834-2023-2-139-148

Marker-assisted breeding of hybrid lines of *Triticum dicoccon* (Schrank) Schuebl. × *Triticum aethiopicum* Jakubz. with purple grainPetr I. Steepochkin¹, Elena I. Gordeeva², Elena K. Khlestkina^{2,3}¹ Institute of Cytology and Genetics, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Siberian Research Institute of Plant Production and Breeding, Novosibirsk Province, Russia² Institute of Cytology and Genetics, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia³ N.I. Vavilov All-Russian Research Institute of Plant Genetic Resources, St. Petersburg, Russia**Corresponding author:** Petr I. Steepochkin, petstep@ngs.ru

Background. Cereals whose grain contains antioxidants salutary for human health are promising for functional nutrition. Anthocyanins inducing purple grain color are antioxidants, and it is crucial to make efforts towards increasing their content in grain. The objective of this work was to assess the content of anthocyanins in emmer grain and the productivity of breeding lines with purple grain.

Materials and methods. The study included the F₉ lines developed by two-step hybridization between purple-colored Ethiopian wheat (*Triticum aethiopicum* Jakubz. var. *arraseita*) and emmer (*Triticum dicoccon* (Schrank) Schuebl.), and those isolated in F₂ using marker-based selection for homozygous dominant alleles of two genes. The parent forms of the hybrids were a naked-grain emmer cultivar 'Gremme', an awnless emmer accession (k-25516) from the VIR collection, and an accession from the collection of IPK Gatersleben (Ethiopian wheat line TRI 15744), the donor of the purple color. The content of anthocyanins in whole-grain flour was measured in 12 lines, a structural analysis of plants was carried out, and their quantitative characteristics were assessed.

Results. The highest anthocyanin content (82.5 µg per 1 g) was observed in line No. 10 of the 27-3 hybrid. The largest share of threshed naked grains (86.9 ± 7.3%) was recorded for line No. 6 of the 31-19 hybrid. Line No. 11 of the 27-12 hybrid had the highest test weight (802 ± 13 g/L). Line No. 9 of the 27-1 hybrid showed the best index of grain productivity (389 ± 25 g/m²).

Conclusion. Marker-assisted selection made it possible to identify homozygous dominant alleles of the two complementary interacting genes, *Pp3* and *Pp-B1*, which cause the purple color of the grain pericarp. Breeding lines with purple-colored grain demonstrated different levels of the total anthocyanin content, test weight, and grain yield. The lines with high indices of these traits are valuable for breeding practice.

Keywords: emmer, hybrid, breeding line, trait, anthocyanins

Acknowledgements: this work was supported by the budget project of the Institute of Cytology and Genetics, SB RAS, No. FWNR-2022-0018.

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

For citation: Steepochkin P.I., Gordeeva E.I., Khlestkina E.K. Marker-assisted breeding of hybrid lines of *Triticum dicoccon* (Schrank) Schuebl. × *Triticum aethiopicum* Jakubz. with purple grain. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2023;184(2):139-148. DOI: 10.30901/2227-8834-2023-2-139-148

Введение

Селекционеры разных стран большое внимание уделяют созданию сортов для использования в функциональном питании цельного зерна. Одной из злаковых культур, подходящих для этого направления в селекции, является полба (*Triticum dicoccon* (Schrank) Schuebl.) – пшеница-двузернянка. Зерно полбы чаще используется для производства крупы. Оно богато полезными для здоровья людей высокоактивными антиоксидантами, белком, каротиноидами и полифенольными соединениями (Lachman et al., 2012). В связи с тем, что колосовой стержень двузернянки довольно ломкий и зерновка вымачивается с трудом, селекционеры предпринимают попытки создания форм полбы с зерновкой, легко отделяемой от цветковой и колосковой чешуй. Такие формы двузернянки предложено относить к подвиду *T. dicoccon* subsp. *nudicoccon* Kobył. et Smekal. (Smekalova, Kobylyansky, 2019). В данном направлении в 2012 г. в России создан Э. Ф. Ионовым голозерный сорт полбы ‘Греммэ’ (Temirbekova et al., 2014).

Селекционеры стремятся создавать сорта с высокой питательной ценностью и приспособленностью к локальным условиям среды (Lar et al., 2021). Вторичные метаболиты, определяющие у злаков окраску зерна, имеют большое значение в повышении питательной ценности. Стратегически важным для получения функциональных продуктов питания является использование ингредиентов из цельного зерна злаков (Francavilla, Joye, 2020).

Антоцианы определяют окраску зерновки у злаков и относятся к классу флавоноидных соединений, которые являются природными антиоксидантами (Procházkova et al., 2011). Пять антоциановых соединений, локализованные в перикарпии, из которых доминирует цианидин-3-гликозид, обуславливают фиолетовую окраску зерна (Abdel-Aal, 2008; Knievel et al., 2009; Trojan, 2014).

По ячменю с темноокрашенной зерновкой к настоящему времени накоплен большой объем знаний о генетическом контроле биосинтеза пигментов (Shoeva et al., 2018). На генетическом уровне изучен метаболизм флавоноидов. Фиолетовая окраска зерна пшеницы регулируется совместно комплементарным действием двух генов (транскрипционных факторов), локализованных на разных хромосомах (Khlestkina et al., 2009, 2010; Tereshchenko et al., 2012). Трудности для отбора представляет и тот факт, что перикарпий – это часть материнского растения и при селекции гибриды первого поколения от скрещивания формы, лишенной фиолетовой окраски зерна, с отцовской формой, обладающей этой окраской, будут иметь неокрашенное зерно (Zeven, 1991). И отбор нужно проводить во втором, третьем и даже четвертом поколениях на большой выборке растений.

Зерно риса с окрашенным перикарпием обладает более высокой антиоксидантной активностью (Zelenskaaya et al., 2018). У пшеницы с темной окраской зерна антоцианы играют защитную регуляторную роль против биотических и абиотических стрессоров (Wang et al., 2018).

Роль флавоноидов для здоровья человека очень важна. Они используются в профилактике и лечении сердечно-сосудистых заболеваний, сахарного диабета второго типа, артритов, болезни Альцгеймера, различных видов рака и ожирения (Wang et al., 2007; Yawadio et al., 2007; Prior et al., 2008; Svorovic et al., 2010; Pojer et al., 2013). Антоцианы уменьшают агрегацию тромбоцитов и ингиби-

руют окисление липопротеинов низкой плотности (Astadi et al., 2009; Pirro et al., 2013). Поэтому в плане применения для функционального питания злаки с окрашенным зерном, используемые для производства крупы, а также продукты из цельного зерна, представляют определенный интерес. Целью данной работы была оценка по количеству содержанию антоцианов в зерне и по продуктивности гибридных линий с фиолетовой окраской зерна.

Материал и методы

В работе использовали новые линии полбы *T. dicoccon*, полученные из популяций гибридов от сложных скрещиваний в Институте цитологии и генетики СО РАН. В происхождении линий участвовали сорт голозерной полбы ‘Греммэ’, безостая полба (к-25516, Чувашия, Россия) из мировой коллекции ВИР и эфиопская пшеница *T. aethiopicum* Jakubz. (TRI 15744) – донор фиолетовой окраски перикарпия зерна из коллекции IPK Gatersleben.

На первом этапе остистую фиолетовозерную эфиопскую пшеницу TRI 15744 скрестили с остистой голозерной полбой сорта ‘Греммэ’. Полученный гибрид F_1 был опылен дважды безостой красноколосой пленчатой краснозерной полбой (к-25516). На следующем этапе путем маркер-ориентированной селекции в поколениях F_1F_2 и $F_1BC_1F_2$ проводили отбор с помощью фенотипических маркеров антоциановой окраски и с использованием микросателлитных SSR-маркеров.

В качестве фенотипического молекулярного маркера гена *Pp-1* использовали визуальную оценку – темно-красную окраску колеоптилей (Gordeeva et al., 2015). Поколение $F_1BC_1F_2$ с темно-красными колеоптилями самоопылялось с получением семян $F_1BC_1F_3$, которые собирали отдельно от каждого из растений, и полученные семейства оценивали в полевых условиях.

Для уточнения генотипа гибридов на уровне ДНК были использованы микросателлитные полиморфные ПЦР-маркеры GWM (Röder et al., 1998), фланкирующие целевые гены *Pp3* на хромосоме 2A (маркер *Xgwm0312*) и *Pp-B1* на хромосоме 7B (маркер *Xgwm0046*) (Khlestkina et al., 2009; Tereshchenko et al., 2012). ДНК экстрагировали из молодых листьев растений в соответствии с процедурой, описанной J. Plaschke с соавторами (Plaschke et al., 1995). Придерживались условий ПЦР, описанных в работе Röder с соавторами (Röder et al., 1998). Продукты ПЦР разделяли в 5-процентном агарозном геле высокого разрешения ACTGene (ACTGene, Inc., Piscataway, NJ, USA).

Молекулярный отбор гомозиготных фиолетовозерных образцов поколений F_2 проводили с помощью полиморфного ПЦР-маркера *Xgwm0312*, выбранного ранее из группы микросателлитных маркеров, сцепленных с геном *Pp3* в хромосоме 2A тетраплоидной пшеницы, и с помощью полиморфного ПЦР-маркера *Xgwm0046*, выбранного ранее из группы микросателлитных маркеров, сцепленных с геном *Pp-B1* в хромосоме 7B тетраплоидной пшеницы. Потомство выделенных этим методом растений в дальнейших поколениях было константным по данному признаку зерна.

Растения поколения $F_1BC_1F_4$ отобрали в теплице по раннеспелости и с поколения $F_1BC_1F_5$ оценивали в поле.

Созданные сложные гибриды F_5 уже по фенотипу были стабильными, хотя в пределах популяции некоторых из них находили отдельные растения, немного (на 2-3 дня) отличавшиеся вегетационным периодом от большинства растений популяции. Проводили отбор растений с фиолетовой окраской зерновки. В популяции F_4 расщепления по этому признаку уже не наблюдали и,

начиная с F_3 , создавали линии. В 2020–2021 гг. изучали гибридные линии поколения F_2 , отобранные по фиолетовой окраске зерна, повышенной устойчивости к ломкости колосового стержня и ряду других селекционно ценных признаков.

Антоцианы выделяли экстракцией в 1-процентном HCl в метаноле из перемолотых зрелых зерен согласно методике P. J. Christie et al. (1994) с модификациями из расчета 1 мл раствора на 200 мг растертого сухого зерна для каждой повторности, тщательно перемешивали. Экстракты оставляли на ночь при $+4^\circ\text{C}$, далее проводили центрифугирование образцов в течение 30 минут при $+4^\circ\text{C}$ при скорости 12 000 об/мин. Отобранный супернатант использовали для количественной оценки общего содержания антоцианов в растворе с помощью спектрофотометра SmartSpec™Plus (BioRad) при длине волны 530 нм. Пересчет из OD530-700 в массовую концентрацию проводили с помощью метода, описанного E. S. M. Abdel-Aal и P. Hucl (1999), с использованием цианидин-3-глюкозида (Cy-3-glu) в качестве стандарта (молярная поглощающая способность $\varepsilon = 25\,965$, молекулярная масса = 449), который является основным представителем антоцианов в фиолетовых зерновках пшеницы (Abdel-Aal et al., 2006). Для каждого образца было сделано три биологических повтора. Достоверность сравнения полученных данных проверяли, применяя критерий Манна – Уитни (U -test).

Фенотипические особенности изучаемого материала гибридных линий и родительских форм следующие:

- 1) сорт полбы 'Гремме' – голозерный, белозерный, длинностебельный, остистый;
- 2) форма полбы из коллекции ВИР (к-25516) – красноколосая, краснозерная, безостая, полупленчатая, длинностебельная;
- 3) селекционная линия из гибрида 31-16 – белоколосая, фиолетовозерная, полуостистая, низкостебельная, слабопленчатая;
- 4) селекционная линия из гибрида 31-16 – белоколосая, фиолетовозерная, безостая, низкостебельная, слабопленчатая;
- 5) селекционная линия из гибрида 31-16 – красноколосая, фиолетовозерная, полуостистая, низкостебельная, слабопленчатая;
- 6) селекционная линия из гибрида 31-19 – красноколосая, фиолетовозерная, полуостистая, низкостебельная, слабопленчатая;

7) селекционная линия из гибрида 31-20 – красноколосая, темнозерная, полуостистая, низкостебельная, слабопленчатая;

8) донор фиолетовой окраски зерна, пшеница TRI 15744 – остистая, низкостебельная, голозерная;

9) селекционная линия из гибрида 27-1 – красноколосая, фиолетовозерная, полуостистая, низкостебельная, слабопленчатая;

10) селекционная линия из гибрида 27-3 – красноколосая, фиолетовозерная, полуостистая, длинностебельная, полупленчатая;

11) селекционная линия из гибрида 27-12 – красноколосая, фиолетовозерная, безостая, длинностебельная, полупленчатая;

12) селекционная линия из гибрида 28-12 – красноколосая, фиолетовозерная, безостая, длинностебельная, полупленчатая.

В процессе структурного анализа растений полбы использовали ранее опубликованный метод определения натуры зерна (Stepochkina, Stepochkin, 2015). Статистическую обработку результатов проводили с помощью t -критерия Стьюдента (Dospekhov, 1985).

Результаты исследований

Все проростки фиолетовоокрашенных зерен пшеницы имеют темно-красный цвет coleoptилей. Данный признак коррелирует с фиолетовой окраской зерна (Gordeeva et al., 2015). Это облегчает контроль и дальнейший отбор растений, на которых завязывались фиолетовоокрашенные зерна. Фенотипическая оценка окраски coleoptилей у изучаемых нами растений показала, что проростки безостой полбы (к-25516), как и тетраплоидной линии-донора *T. aestivum* TRI 15744, обладают ярко выраженной темно-красной окраской coleoptилей, что предполагало присутствие в данных линиях доминантных аллелей гена *Pp-B1* и отсутствие доминантных аллелей второго гена *Pp3*, необходимого для биосинтеза антоцианов в перикарпии.

Для подтверждения фенотипического маркера мы использовали микросателлитный маркер *Xgwm0046* к геномной ДНК изучаемых нами гибридов. Результат анализа для ПЦР-маркера *Xgwm0046* с геномной ДНК линии-донора *T. aestivum* TRI 15744, сорта-реципиента 'Гремме', полбы (к-25516) и их гибридов приведены на рисунке 1. Стрелками указаны фрагменты ДНК (дли-

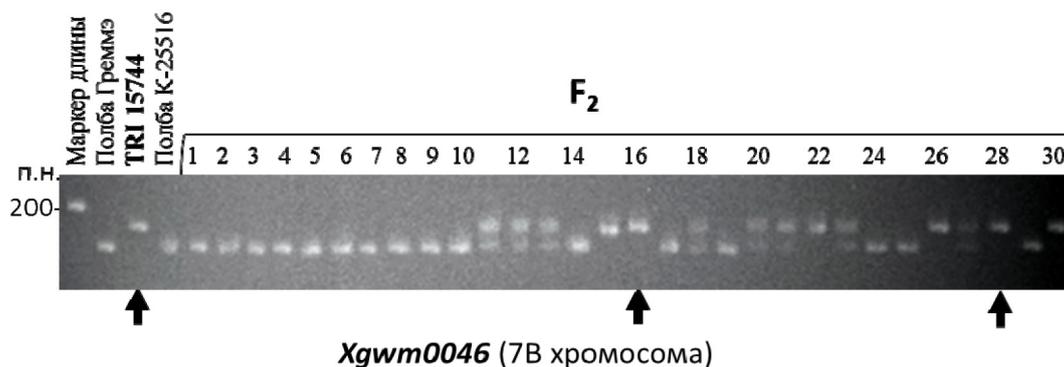


Рис. 1. Электрофореграмма продуктов ПЦР-маркера *Xgwm0046* с геномной ДНК линии-донора *Triticum aestivum* TRI 15744, сорта-реципиента 'Гремме', полбы (к-25516) и их гибридов поколения F_1F_2 в 5-процентном агарозном геле высокого разрешения

Fig. 1. An electrophoregram of PCR products with the *Xgwm0046* marker for the genomic DNA of the donor line *Triticum aestivum* TRI 15744, recipient cv. 'Gremme', emmer (k-25516), and their hybrids in the 5% high-resolution agarose gel

ной около 186 п.н.), свидетельствующие о наличии доминантных аллелей генов *Pp-B1* от *T. aethiopicum* TRI 15744 в гомозиготном состоянии (растения 16 и 28).

По результатам ПЦР-анализа мы смогли отобрать только гомозиготные формы с аллелями от *T. aethiopicum* TRI 15744. Продукты ПЦР образца полбы к-25516 с окрашенным колеоптилем не отличались от продуктов ПЦР полбы сорта 'Гремме' с неокрашенными колеоптилями. Вероятно, окраска колеоптиля у полбы обусловлена наличием горячей точки рекомбинации между маркером *Xgwm0046* и геном *Pp-B1* на хромосоме 7В. Таким образом, в поколении F_3 высаживали семена от растений с окрашенными колеоптилями.

Для выявления гибридов с доминантными аллелями второго гена фиолетовой окраски перикарпия *Pp3* была использована пара праймеров полиморфного микросателлитного маркера *Xgwm0312*. Результат анализа для ПЦР-маркера *Xgwm0312* с геномной ДНК линии-донора *T. aethiopicum* TRI 15744, сорта-реципиента 'Гремме', полбы (к-25516) и их гибридов поколения F_2 приведен на рисунке 2. Стрелками указаны фрагменты ДНК (длиной около 300 п.н.), свидетельствующие о наличии доминантных аллелей гена *Pp3*, присутствующие в геноме в гомозиготном состоянии (растения: 5, 16, 17, 20, 23, 28 и 29).

ченные как семейства или селекционные линии гибридов № 31, № 27 и № 28.

Определение содержания антоцианов в зерне у изученных форм позволило обнаружить разнообразие форм по этому показателю (рис. 4). Наибольшее содержание антоцианов (82,5 мкг на 1 г цианидин-3-глюкозид) отмечено у линии № 10 гибрида 27-3 (таблица), которая характеризуется средней длины стеблем, полустистым колосом (рис. 5), полупленчатым зерном. У донора фиолетовой окраски зерна – эфиопской пшеницы TRI 15744, антоцианов было меньше – 68,4 мкг/г. Красноколосая линия № 5 гибрида 31-16 также имела повышенное содержание антоцианов (55,5 мкг/г). У белоколосых линий № 3 и № 4 того же гибрида 31-16, количество антоцианов было меньше. Самый низкий показатель этого признака (18,4 мкг/г) среди созданных нами форм полбы отмечен у линии № 9 гибрида 27-1. У родительских форм полбы сорта 'Гремме' и образца к-25516 антоцианов обнаружено менее 5 мкг/г.

Почти у всех изученных форм полбы, кроме сорта 'Гремме', колосовой стержень довольно хрупкий и ломкий, что в полевых условиях приводит к потере урожая зерна при перестое растений в фазе зрелости и при уборке. В таблице представлены данные по некоторым селекционно ценным признакам у линий полбы и их родительских форм. По массе 1000 зерен все они значительно

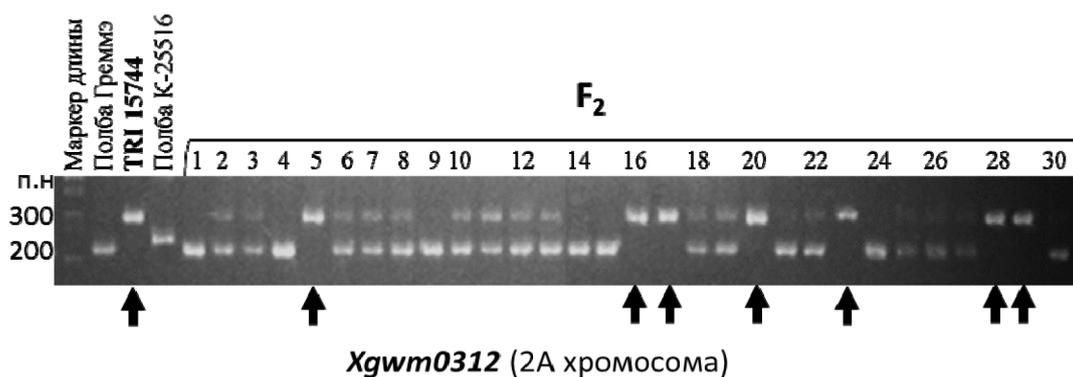


Рис. 2. Электрофореграмма продуктов ПЦР маркера *Xgwm0312* с геномной ДНК линии-донора *T. aethiopicum* TRI 15744, сорта-реципиента 'Гремме', полбы (к-25516) и их гибридов в 5-процентном агарозном геле высокого разрешения

Fig. 2. An electrophoregram of PCR products with the *Xgwm0312* marker for the genomic DNA of the donor line *T. aethiopicum* TRI 15744, recipient cv. Gremme', emmer (k-25516), and their hybrids in the 5% high-resolution agarose gel

Таким образом, у растений 16 и 28 присутствовали доминантные аллели двух комплементарных генов *Pp3* и *Pp-B1* в гомозиготном состоянии, то есть оба растения имели генотип *Pp-B1Pp-B1Pp3Pp3*. Однако, несмотря на близость данного маркера к изучаемому гену, надо учитывать, что случаются рекомбинации в точках разрыва между ними. Для достоверности полученного результата были отобраны и посеяны зерна от каждого растения в отдельности и проверено расщепление гибридов последующего поколения по окраске перикарпия.

Среди размножаемых самоопылением потомств фиолетовозерных гибридов в последующих поколениях проводили отбор растений по другим морфологическим признакам. При этом расщепления растений в пределах линии по зерну с фиолетовой окраской не наблюдали, но сами линии различались по интенсивности окрашивания зерна (рис. 3). Для дальнейшей селекции были выбраны потомства с растений поколения $F_1BC_1F_5$, обозна-

уступают голозерному сорту 'Гремме', имевшему значение этого признака $42,3 \pm 2,2$ г. Высокая натура зерна (802 ± 13 г/л) отмечена у линии № 11 гибрида 27-12. По зерновой продуктивности на уровне родительских форм полбы была линия № 9 гибрида 27-1 (389 ± 25 г/м²). У остальных линий этот показатель был ниже.

Полностью голозерных форм, таких как сорт 'Гремме', пока среди селекционного материала не выявлено. Из всех селекционных форм наибольшее количество зерновок без пленок ($86,9 \pm 7,3\%$) вымолочено у линии № 6 гибрида 31-19. Однако продуктивность зерна с делянок у нее низкая по причине небольшой массы 1000 зерен.

Все изученные формы полегли в разной степени. Наибольший показатель устойчивости к полеганию (3–3,5 балла) по 5-балльной шкале имели три низкостебельные (70–82 см) линии гибрида 31-16. Они же обладали и повышенной кустистостью в сравнении с другими формами.



Рис. 3. Колоски и семена родительских форм:

а) фиолетовозерная пшеница TRI 15744; б) голозерная полба сорта 'Греммэ'; в) безостая полба (к-25516).

Колоски и семена фиолетовозерных линий гибридов:

г) белоколосый низкостебельный (линия № 6 гибрида 31-19); д) красноколосый низкостебельный (линия № 5 гибрида 31-16); е) красноколосый длинностебельный (линия № 11 гибрида 27-12)

Fig. 3. Spikelets and seeds of the parent forms:

a) purple-grain wheat TRI 15744; б) naked emmer cv. 'Gremme'; в) awnless emmer (к-25516).

Spikelets and seeds of the purple-grain hybrid lines:

г) line No. 6 of the 31-19 hybrid; д) line No. 5 of the 31-16 hybrid; е) line No. 11 of the 27-12 hybrid

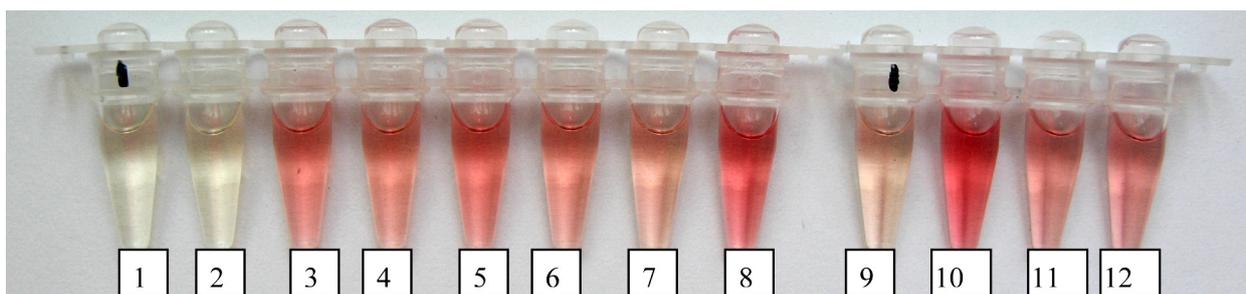


Рис. 4. Наличие антоцианов в фиолетовоокрашенных зернах полбы:

1) 'Греммэ'; 2) к-25516; 3) полуостистая линия № 3 гибрида 31-16; 4) безостая линия № 4 гибрида 31-16; 5) красноколосая линия № 5 гибрида 31-16; 6) линия № 6 гибрида 31-19; 7) линия № 7 гибрида 31-20; 8) эфиопская пшеница TRI 15744; 9) линия № 9 гибрида 27-1; 10) линия № 10 гибрида 27-3; 11) линия № 11 гибрида 27-12; 12) линия № 12 гибрида 28-12

Fig. 4. The presence of anthocyanins in purple-colored emmer grains:

1) 'Gremme'; 2) к-25516; 3) semi-awned line No. 3 of the 31-16 hybrid; 4) awnless line No. 4 of the 31-16 hybrid; 5) red-spike line No. 5 of the 31-16 hybrid; 6) line No. 6 of the 31-19 hybrid; 7) line No. 7 of the 31-20 hybrid; 8) Ethiopian wheat TRI 15744; 9) line No. 9 of the 27-1 hybrid; 10) line No. 10 of the 27-3 hybrid; 11) line No. 11 of the 27-12 hybrid; 12) line No. 12 of the 28-12 hybrid

Таблица. АгронOMICкие характеристики линий полбы и их родителей
Table. Agronomic characteristics of emmer breeding lines and their parents

Название пшеничных форм / Names of wheat forms	Общее содержание антоцианов в зерне, мкг/г Total content of anthocyanins in grain, µg/g	Число продуктивных стеблей, шт. / Number of productive stems, pcs	Длина соломы, см / Straw length, cm	Доля вымоловочных зерен, % / Share of threshed grains, %	Натура зерна, г/л / Test weight of grains, g/l	Масса 1000 зерен, г / 1000 grain weight, g	Урожайность, г/м ² / Grain yield, g/m ²
'Gremma', стандарт / reference	3,7 ± 0,6	2,1 ± 0,2	106,6 ± 2,6	94,6 ± 3,7	766 ± 9	42,3 ± 2,2	492 ± 71
к-25516	4,3 ± 0,7	2,5 ± 0,3	104,7 ± 3,3	14,7 ± 1,9**	768 ± 7	35,4 ± 1,1	368 ± 38
31-16 (линия 3 / line 3)	45,7 ± 15,4**	3,3 ± 0,4	76,6 ± 3,5**	85,0 ± 9,3	772 ± 14	33,1 ± 1,1*	353 ± 16
31-16 (линия 4 / line 4)	43,5 ± 4,02**	3,1 ± 0,7	71,0 ± 2,6**	74,4 ± 14,3	715 ± 15	28,9 ± 3,5	332 ± 34
31-16 (линия 5 / line 5)	55,5 ± 12,2**	3,4 ± 0,4*	82,0 ± 3,8**	41,1 ± 8,2*	758 ± 10	27,7 ± 2,6	282 ± 26*
31-19 (линия 6 / line 6)	39,7 ± 1,4**	1,7 ± 0,3	71,3 ± 2,1**	86,9 ± 7,3	716 ± 16	27,4 ± 3,4	275 ± 41*
31-20 (линия 7 / line 7)	27,5 ± 2,6**	1,8 ± 0,3	70,8 ± 2,1**	73,8 ± 11,0	719 ± 15	27,0 ± 2,3*	267 ± 30*
TRI 15744	68,4 ± 5,8**	1,7 ± 0,3	59,7 ± 2,3**	98,3 ± 2,2	671 ± 17*	25,9 ± 1,0*	218 ± 41*
27-1 (линия 9 / line 9)	18,4 ± 0,4**	2,1 ± 0,4	75,6 ± 2,9*	53,3 ± 11,0	791 ± 17	37,9 ± 2,6	389 ± 25
27-3 (линия 10 / line 10)	82,5 ± 11,6**	2,5 ± 0,4	85,4 ± 3,1**	46,5 ± 10,0*	724 ± 12	29,6 ± 3,9	304 ± 28
27-12 (линия 11 / line 11)	40,1 ± 3,2**	2,2 ± 0,3	95,5 ± 4,4	58,2 ± 6,5*	802 ± 13	31,2 ± 2,2	364 ± 50
28-12 (линия 12 / line 12)	41,0 ± 3,4**	2,3 ± 0,5	98,7 ± 5,4	52,7 ± 8,3*	722 ± 29	29,0 ± 2,3	272 ± 38*

Примечание: достоверные отличия от стандарта: * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$
Note: significant differences from the reference: * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$



Рис. 5. Колосья родительских форм:

а) фиолетовозерная пшеница TRI 15744; б) голозерная полба 'Греммэ'; в) безостая полба (к-25516).

Колосья фиолетовозерных гибридов:

г) линия № 6 гибрида 31-19; д) линия № 5 гибрида 31-16; е) линия № 11 гибрида 27-12

Fig. 5. Spikes of the parent forms:

а) purple-grain wheat TRI 15744; б) naked emmer cv. 'Gremme'; в) emmer (k-25516).

Spikes of the purple-grain hybrid lines:

г) line No. 6 of the 31-19 hybrid; д) line No. 5 of the 31-16 hybrid; е) line No. 11 of the 27-12 hybrid

Обсуждение результатов

Повторы простых последовательностей ДНК (SSR) являются предпочтительными молекулярными маркерами в селекции растений из-за их распространенности, надежности, высокой воспроизводимости, высокой эффективности обнаружения вариаций. Такой высокий уровень полиморфизма обусловлен появлением различного количества повторов в микросателлитных областях и может быть легко обнаружен с помощью ПЦР (Röder et al., 1998). Их можно использовать для картирования сцепления, QTL и обнаружения генов, популяционной генетики, анализа родословных, филогенетических и эволюционных исследований, регуляции генов и генетических нарушений (Khlestkina, 2014).

Фиолетовая окраска зерна обусловлена комплементарным взаимодействием доминантных аллелей двух генетических систем *Pp3* и *Pp-V1*, локализованных в разных хромосомах (Khlestkina et al., 2009, 2010; Tereshchenko et al., 2012). Гомозиготные формы одновременно по двум доминантным генам у гибридных растений традиционной селекцией в ранних поколениях создать трудно. Получение гомозиготного материала с фиолетовой окраской зерна в ранних гибридных поколениях становится возможным благодаря применению маркер-ориентированной селекции с помощью метода ПЦР (Gordeeva et al., 2020). «С помощью фенотипических и молекулярных маркеров можно проводить отбор по генотипу, тогда как в традиционной селекции отбор индивидуумов для скрещиваний осуществляется только на основе анализа фенотипа» (Khlestkina, 2014, p. 1049). Используя ПЦР-метод и молекулярные маркеры *Xgwm312* удалось в $F_1BC_1F_{2-3}$ выделить гомозиготные по двум доминантным аллелям генов *Pp3* и *Pp-V1* растения, обладающие фиолетовоокрашенными зернами. Этот этап селекционного процесса является узловым для создания гибридных линий, обладающих данным признаком, так как он

проявляется при комплементарном взаимодействии доминантных аллелей этих двух генов. В последующих поколениях отбор растений проводили по другим селекционно важным, но расщепляющимся признакам. Начиная с F_4-F_5 появлялись уже достаточно стабильные по большинству признаков линии.

Среди изученных нами форм по фенотипу к виду *T. dicoccon*, то есть к двузернянке, можно отнести лишь две: образец из мировой коллекции ВИР к-25516 и линию № 11 гибрида 27-12, колоски которых содержат по 2 зерновки. У остальных селекционных форм, а также у сорта 'Греммэ' в колосках нередко завязывалось 3, а иногда даже и 4 зерновки. Тем не менее 'Греммэ' признан как голозерный сорт полбы (Temirbekova et al., 2014), которую Т. Н. Смекалова и В. Д. Кобылянский предложили отнести к новому подвиду двузернянки – *Triticum dicoccon* (Schrank) Schübl. subsp. *nudicoccon* Kobyl. et Smekal. (Smekalova, Kobylansky, 2019). Возможно, что в условиях Западной Сибири проявили активность «спящие гены» одной из родительских форм твердой пшеницы, участвовавшей в происхождении этого сорта. Передать важный признак – голозерность – нашим селекционным формам полностью пока не удалось, так как основной упор на первом этапе создания селекционного материала был сделан на получение растений с фиолетовой окраской зерна.

Выводы

Маркер-ориентированный метод селекции позволил в сложном трехступенчатом скрещивании эфиопской пшеницы и полбы в поколении $F_1BC_1F_{2-3}$ гибридов выделить формы, несущие в гомозиготном состоянии доминантные аллели двух комплементарно взаимодействующих генов *Pp3* и *Pp-V1*, отвечающих за проявление фиолетовой окраски перикарпия зерна. Полученные в последующих поколениях селекционные линии культурной двузернянки с фиолетовоокрашенным зерном характе-

ризуются различным содержанием в нем антоцианов, различной натурой и продуктивностью зерна. Селекционную ценность представляют линии с высокими показателями этих признаков. Основными недостатками созданных форм пшеницы двузернянки с фиолетовоокрашенными зернами пока остаются относительно невысокий урожай зерна, недостаточно прочный колосовой стержень, неполная вымолачиваемость зерновки из цветковых и колосковых чешуй. Однако дальнейшей селекционной работой можно добиться улучшения этих признаков.

References / Литература

- Abdel-Aal E.S.M., Abou-Arab A.A., Gamel T.H., Hucl P., Young J.C., Rabalski I. Fractionation of blue wheat anthocyanin compounds and their contribution to antioxidant properties. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*. 2008;56(23):11171-11177. DOI: 10.1021/jf802168c.
- Abdel-Aal E.S.M., Hucl P. A rapid method for quantifying total anthocyanins in blue aleurone and purple pericarp wheats. *Cereal Chemistry*. 1999;76(3):350-354. DOI: 10.1094/CCHEM.1999.76.3.350
- Abdel-Aal E.S.M., Young J.C., Rabalski I. Anthocyanin composition in black, blue, pink, purple, and red cereal grains. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*. 2006;54(13):4696-4704. DOI: 10.1021/jf0606609
- Astadi I.R., Astuti M., Santoso U., Nugraheni P.S. *In vitro* antioxidant activity of anthocyanins of black soybean seed coat in human low density lipoprotein (LDL). *Food Chemistry*. 2009;112(3):659-663. DOI: 10.1016/j.foodchem.2008.06.034
- Christie P.J., Alfenito M.R., Walbot V. Impact of low-temperature stress on general phenylpropanoid and anthocyanin pathways: enhancement of transcript abundance and anthocyanin pigmentation in maize seedlings. *Planta*. 1994;194(4):541-549. DOI: 10.1007/BF00714468
- Cvorovic J., Tramer F., Granzotto M., Candussio L., Decorti G., Passamonti S. Oxidative stress-based cytotoxicity of delphinidin and cyanidin in colon cancer cells. *Archives of Biochemistry and Biophysics*. 2010;501(1):151-157. DOI: 10.1016/j.abb.2010.05.019
- Dospikhov B.A. Methodology of field trial (with fundamentals of statistical processing of research results) (Metodika polevogo opyta [s osnovami statisticheskoy obrabotki rezultatov issledovaniy]). Moscow: Agropromizdat; 1985. [in Russian] (Доспехов Б.А. Методика полевого опыта (с основами статистической обработки результатов исследований). Москва: Агропромиздат; 1985).
- Francavilla A., Joye I.J. Anthocyanins in whole grain cereals and their potential effect on health. *Nutrients*. 2020;12(10):2922. DOI: 10.3390/nu12102922
- Gordeeva E., Shamanin V., Shoeva O., Kukoeva T., Morgounov A., Khlestkina E. The strategy for marker-assisted breeding of anthocyanin-rich spring bread wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars in Western Siberia. *Agronomy*. 2020;10(10):1603. DOI: 10.3390/agronomy10101603
- Gordeeva E.I., Shoeva O.Y., Khlestkina E.K. Marker-assisted development of bread wheat near-isogenic lines carrying various combinations of purple pericarp (Pp) alleles. *Euphytica*. 2015;203(2):469-476. DOI: 10.1007/s10681-014-1317-8
- Khlestkina E.K. Molecular markers in genetic studies and breeding. *Russian Journal of Genetics: Applied Research*. 2014;4(3):236-244. DOI: 10.1134/S2079059714030022
- Khlestkina E.K., Pshenichnikova T.A., Röder M.S., Börner A. Clustering anthocyanin pigmentation genes in wheat group 7 chromosomes. *Cereal Research Communications*. 2009;37(3):391-398. DOI: 10.1556/CRC.37.2009.3.8
- Khlestkina E.K., Röder M.S., Börner A. Mapping genes controlling anthocyanin pigmentation on the glume and pericarp in tetraploid wheat (*Triticum durum* L.). *Euphytica*. 2010;171(1):65-69. DOI: 10.1007/s10681-009-9994-4
- Kniewel D.C., Abdel-Aal E.S.M., Rabalski I., Nakamura T., Hucl P. Grain color development and the inheritance of high anthocyanin blue aleurone and purple pericarp in spring wheat (*Triticum aestivum* L.). *Journal of Cereal Science*. 2009;50(1):113-120. DOI: 10.1016/j.jcs.2009.03.007
- Lachman J., Orsák M., Pivec V., Jírů K. Antioxidant activity of grain of einkorn (*Triticum monococcum* L.), emmer (*Triticum dicoccum* Schuebl [Schrack]) and spring wheat (*Triticum aestivum* L.) varieties. *Plant, Soil and Environment*. 2012;58(1):15-21. DOI: 10.17221/300/2011-PSE
- Lap B., Rai M., Tyagi W. Playing with colours: genetics and regulatory mechanisms for anthocyanin pathway in cereals. *Biotechnology and Genetic Engineering Reviews*. 2021;37(1):1-29. DOI: 10.1080/02648725.2021.1928991
- Pirro M., Lupattelli G., Del Giorno R., Schillaci G., Berisha S., Mannarino M.R. et al. Nutraceutical combination (red yeast rice, berberine and policosanols) improves aortic stiffness in low/moderate risk hypercholesterolemic patients. *PharmaNutrition*. 2013;1(2):73-77. DOI: 10.1016/j.phanu.2013.02.003
- Plaschke J., Ganal M.W., Röder M.S. Detection of genetic diversity in closely related bread wheat using microsatellite markers. *Theoretical and Applied Genetics*. 1995;91(6-7):1001-1007. DOI: 10.1007/BF00223912
- Pojer E., Mattivi F., Johnson D., Stockley C.S. The case for anthocyanin consumption to promote human health. *A Review. Comprehensive Reviews in Food Science and Food Safety*. 2013;12(5):483-508. DOI: 10.1111/1541-4337.12024
- Prior R.L., Wu X., Gu L., Hager T.J., Hager A., Howard L.R. Whole berries versus berry anthocyanins: interactions with dietary fat levels in the C57BL/6J mouse model of obesity. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*. 2008;56(3):647-653. DOI: 10.1021/jf071993o
- Procházková D., Boušová I., Wilhelmová N. Antioxidant and prooxidant properties of flavonoids. *Fitoterapia*. 2011;82(4):513-523. DOI: 10.1016/j.fitote.2011.01.018
- Röder M.S., Korzun V., Wendehake K., Plaschke J., Tixier M.H., Leroy P. et al. A microsatellite map of wheat. *Genetics*. 1998;149(4):2007-2023. DOI: 10.1093/genetics/149.4.2007
- Shoeva O.Yu., Strygina K.V., Khlestkina E.K. Genes determining the synthesis of flavonoid and melanin pigments in barley. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2018;22(3):333-342. [in Russian] (Шоева О.Ю., Стрыгина К.В., Хлесткина Е.К. Гены, контролирующие синтез флавоноидных и меланиновых пигментов ячменя. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2018;22(3):333-342). DOI: 10.18699/VJ18.369
- Smekalova T.N., Kobylansky V.D. A new subspecies of wheat: *Triticum dicoccon* (Schrack) Schuebl. subsp. *nudicoccon* Kobyl. et Smekal. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2019;180(4):148-151. [in Russian] (Смекалова Т.Н., Кобылянский В.Д. Новый подвид пшеницы *Triticum dicoccon* Schrank subsp. *nudicoccon* Kobyl. et Smekal. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2019;180(4):148-151). DOI: 10.30901/2227-8834-2019-4-148-151
- Stepochkina N.I., Stepochkin P.I. Use of microchondrometer for determination of grain nature of single plants of triticale and wheat. *Achievements of Science and Technology of AIC*. 2015;29(11):39-40. [in Russian] (Стёпочкина Н.И., Стёпоч-

- кин П.И. Использование микропушки при определении природы зерна отдельных растений. *Достижения науки и техники АПК*. 2015;29(11):39-40).
- Temirbekova S.K., Ionov E.F., Ionova N.E., Afanaseva Yu.V. Spelt winter and spring using the ancient species of wheat to boost the immune system of the child's body. *Agrarnoye obozreniye = Agrarian Review*. 2014;(6):40-42. [in Russian] [Темирбекова С.К., Ионов Э.Ф., Ионова Н.Э., Афанасьева Ю.В. Спельта озимая и яровая использование древних видов пшеницы для укрепления иммунной системы детского организма. *Аграрное обозрение*. 2014;(6):40-42).
- Tereshchenko O.Y., Gordeeva E.I., Arbuzova V.S., Börner A., Khlestkina E.K. The D genome carries a gene determining purple grain colour in wheat. *Cereal Research Communications*. 2012;40(3):334-341. DOI: 10.1556/CRC.40.2012.3.2
- Trojan V., Musilová M., Vyhnanek T., Klejdus B., Hanaček P., Havel L. Chalcone synthase expression and pigments deposition in wheat with purple and blue colored caryopsis. *Journal of Cereal Science*. 2014;59(1):48-55. DOI: 10.1016/j.jcs.2013.10.008
- Wang F., Dong Y.X., Tang X.Z., Tu T.L., Zhao B., Sui N. et al. Comparative transcriptome analysis revealing the effect of light on anthocyanin biosynthesis in purple grains of wheat. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*. 2018;66(13):3465-3476. DOI: 10.1021/acs.jafc.7b05435
- Wang Q., Han P., Zhang M., Xia M., Zhu H., Ma J. et al. Supplementation of black rice pigment fraction improves antioxidant and anti-inflammatory status in patients with coronary heart disease. *Asia Pacific Journal of Clinical Nutrition*. 2007;16 Suppl 1:295-301.
- Yawadio R., Tanimori S., Morita N. Identification of phenolic compounds isolated from pigmented rice and their aldose reductase inhibitory activities. *Food Chemistry*. 2007;101(4):1616-1625. DOI: 10.1016/j.foodchem.2006.04.016
- Zelenskaya O.V., Zelensky G.L., Ostapenko N.V., Tumanyan N.G. Genetic resources of rice (*Oryza sativa* L.) with colored pericarp. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2018;22(3):296-303. [in Russian] [Зеленская О.В., Зеленский Г.Л., Остапенко Н.В., Туманьян Н.Г. Генетические ресурсы риса (*Oryza sativa* L.) с окрашенным перикарпом зерна. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2018;22(3):296-303. DOI: 10.18699/VJ18.363].
- Zeven A.C. Wheats with purple and blue grains: a review. *Euphytica*. 1991;56(3):243-258. DOI: 10.1007/BF00042371

Информация об авторах

Пётр Иванович Стёпочкин, доктор сельскохозяйственных наук, ведущий научный сотрудник, Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук, Сибирский научно-исследовательский институт растениеводства и селекции – филиал ИЦиГ СО РАН, 630501 Россия, Новосибирская обл., Новосибирский р-н, п. п. Краснообск, ул. С-200, зд. 5/1, а/я 375, petstep@ngs.ru, <https://orcid.org/0000-0003-1136-0469>

Елена Ивановна Гордеева, кандидат биологических наук, научный сотрудник, Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук, 630090 Россия, Новосибирск, пр. Академика Лаврентьева, 10, elgordeeva@bionet.nsc.ru, <https://orcid.org/0000-0003-3166-7409>

Елена Константиновна Хлесткина, доктор биологических наук, профессор РАН, директор, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44, director@vir.nw.ru, <https://orcid.org/0000-0002-8470-8254>

Information about the authors

Petr I. Stepochkin, Dr. Sci. (Agriculture), Leading Researcher, Institute of Cytology and Genetics, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Siberian Research Institute of Plant Production and Breeding, a branch of the ICG SB RAS, P.O. Box 375, bldg. 5/1 S-200 St., Krasnoobsk, Novosibirsky District, Novosibirsk Province 630501, Russia, petstep@ngs.ru, <https://orcid.org/0000-0003-1136-0469>

Elena I. Gordeeva, Cand. Sci. (Biology), Researcher, Institute of Cytology and Genetics, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 10 Akademika Lavrentyeva Ave., Novosibirsk 630090 Russia, elgordeeva@bionet.nsc.ru, <https://orcid.org/0000-0003-3166-7409>

Elena K. Khlestkina, Dr. Sci. (Biology), Professor of the RAS, Director, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, director@vir.nw.ru, <https://orcid.org/0000-0002-8470-8254>

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

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

Конфликт интересов: авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

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

Статья поступила в редакцию 19.09.2022; одобрена после рецензирования 13.03.2023; принята к публикации 01.06.2023. The article was submitted on 19.09.2022; approved after reviewing on 13.03.2023; accepted for publication on 01.06.2023.

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

Научная статья

УДК: 575.174.015.3:582.99.1

DOI: 10.30901/2227-8834-2023-2-149-159



Сравнительный анализ генетического полиморфизма в популяциях *Rhaponticum carthamoides* (Asteraceae) в Республике Алтай

Е. В. Жмудь¹, И. Н. Кубан¹, А. А. Ачимова², М. Б. Ямтыров², О. В. Дорогина¹

¹Центральный сибирский ботанический сад Сибирского отделения Российской академии наук, Новосибирск, Россия

²Центральный сибирский ботанический сад Сибирского отделения Российской академии наук, Горно-Алтайский ботанический сад, Шебалинский район, Республика Алтай, Россия

Автор, ответственный за переписку: Елена Викторовна Жмудь, elenazhmu@gmail.com

Актуальность. *Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Pjlin (Asteraceae) – редкий вид для Республики Алтай (РА). Цель данного исследования – в сравнительном плане охарактеризовать генетический полиморфизм *Rhaponticum carthamoides* для введения в культуру образцов из наиболее генетически гетерогенных ценопопуляций, произрастающих в РА.

Материалы и методы. Вид изучен с использованием ISSR-маркеров в пяти ценопопуляциях (ЦП). ДНК выделена из высушенных листьев на основе STAB-метода. Апробированы 17 ISSR-праймеров, из которых отобраны семь наиболее информативных.

Результаты и заключение. Анализ показал, что особи из пяти ЦП на дендрограмме распределились по трем группам сходства. Отдельная клада образована особями из двух ЦП Катунского заповедника. Особи одной из них, произрастающей на хорошо прогреваемых южных склонах, характеризовались более высокой генетической гетерогенностью по сравнению с остальными. Наиболее высокое внутривидовое и межвидовое сходство по распределению фрагментов ДНК обнаружено в двух ЦП, произрастающих в местообитаниях с наименьшей географической удаленностью друг от друга. Достоверно более низкое сходство обнаружено между растениями небольшой по площади изолированной популяции на территории заказника ООПТ «Шавлинский» и особями из других ЦП. Можно предположить, что одна из основных причин наименьшего сходства этой популяции с другими – произрастание в непосредственной близости от подножия перевала в Ачик (Онгудайский район, абсолютная высота 2300 м н. у. м.). Такое местоположение может ограничивать обмен генетической информацией с растениями из других популяций.

Ключевые слова: ISSR-маркеры, краснокнижный вид, генетическая и географическая дистанции, популяционная дифференциация

Благодарности: работа выполнена при поддержке РФФИ (проект № 20-44-040003, р_а) и при частичной поддержке средств в рамках государственного задания Центрального сибирского ботанического сада СО РАН «Анализ биоразнообразия, сохранение и восстановление редких и ресурсных видов растений с использованием экспериментальных методов» (AAAA-A21-121011290025-2).

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

Для цитирования: Жмудь Е.В., Кубан И.Н., Ачимова А.А., Ямтыров М.Б., Дорогина О.В. Сравнительный анализ генетического полиморфизма в популяциях *Rhaponticum carthamoides* (Asteraceae) в Республике Алтай. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2023;184(2):149-159. DOI: 10.30901/2227-8834-2023-2-149-159

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

Original article

DOI: 10.30901/2227-8834-2023-2-149-159

Comparative analysis of genetic polymorphism in *Rhaponticum carthamoides* (Asteraceae) populations by ISSR markers in the Altai Republic

Elena V. Zhmud¹, Irina N. Kuban¹, Altyнай A. Achimova², Maxim B. Yamtyrov², Olga V. Dorogina¹

¹ Central Siberian Botanical Garden, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia

² Central Siberian Botanical Garden, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Gorno-Altai Botanical Garden, Shebalinsky District, Altai Republic, Russia

Corresponding author: Elena V. Zhmud, elenazhmu@gmail.com

Background. *Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Iljin (Asteraceae) is a rare species for the Altai Republic (AR). The purpose of this study was to characterize the genetic polymorphism of *Rhaponticum carthamoides* at the inter- and intrapopulation level in a comparative analysis for subsequent selection of seed samples from the genetically most heterogeneous natural populations of the AR for practical purposes.

Materials and methods. The species was studied for ISSR variability in five habitats in the AR. DNA from dried leaves of *R. carthamoides* was isolated using the STAB method. For testing seventeen ISSR primers were used, seven of which were selected as most informative ones.

Results and conclusion. The analysis showed that individual plants from five cenopopulations (CP) were distributed into three groups of similarity on the dendrogram. A separate clade was formed by plant samples from two CPs of the Katun Nature Reserve (KNR). Samples of one of those CPs grew on well-warmed southern slopes and exhibited a higher genetic heterogeneity than the others. The highest intrapopulation and interpopulation similarity in the distribution of DNA fragments was also found in two CPs from habitats with the smallest geographic distance from each other. Representatives of a separate population, least in size and number of individuals in the KNR, showed a high level of similarity in the distribution of DNA fragments. Significantly lower coefficients of genetic similarity with other CPs were found in plants from a small isolated CP from the Shavlinsky Protected Area. It can be assumed that one of the main reasons for the least genetic similarity of this population with others is its location in the immediate vicinity of the foothill at the pass to Achik (Ongudaysky District; absolute height: 2300 masl). This location can be a limiting factor for the exchange of genetic information with individuals from other populations.

Keywords: ISSR markers, Red Data Book species, genetic and geographic distances, population differentiation

Acknowledgements: the research was supported by the Russian Foundation for Basic Research (Project No. 20-44-040003, p_a) and partially from the funds within the framework of the state task assigned to the Central Siberian Botanical Garden, SB RAS, a project entitled "Analysis of biodiversity, conservation and restoration of rare and resource plant species using experimental methods" (AAAA-A21-121011290025-2).

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

For citation: Zhmud E.V., Kuban I.N., Achimova A.A., Yamtyrov M.B., Dorogina O.V. Comparative analysis of genetic polymorphism in *Rhaponticum carthamoides* (Asteraceae) populations by ISSR markers in the Altai Republic. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2023;184(2):149-159. DOI: 10.30901/2227-8834-2023-2-149-159

Введение

При решении задач, касающихся рационального использования полезных растений, немаловажную роль играет фактор генетической гетерогенности растений, семена которых взяты из природных условий для реинтродукции, для введения в культуру и отбора наиболее ценных генотипов. Кроме того, для разработки эффективных программ по сохранению генофонда редких видов растений важным критерием является оценка их генетической изменчивости на меж- и внутривидовом уровне. Поэтому работа по восстановлению вида должна включать исследование изменчивости и динамики изменчивости в популяциях редких и близких к ним полиморфных видов, а также популяционно-генетической структуры вида, для чего в последние десятилетия все шире используются молекулярные методы (Nechaeva et al., 2013; Pakhrou et al., 2017; Bhattacharyya, van Staden, 2018; Nigmatullina et al., 2018). Их роль важна для решения вопросов, касающихся не только таксономии, филогении, эволюции, но и для изучения генетической вариабельности и выявления инбридинговой депрессии в природных популяциях. А полевые эксперименты необходимы для проверки гипотез, отражающих долгосрочную экологическую и эволюционную историю видов (Anderson et al., 2011). В природных популяциях может нарушаться эволюционно сложившееся соотношение компонент, характеризующих внутри- и межпопуляционную изменчивость. Это может происходить, например, в результате антропогенного воздействия. В процессе любой эксплуатации природных ресурсов нарушаются эволюционно сложившиеся уровни генного разнообразия. Во всех случаях непропорциональное изъятие одних генотипов и недоиспользование других либо их неравномерное воспроизводство порождают неблагоприятные процессы, приводящие к снижению приспособленности популяций. Механизм, лежащий в основе таких явлений, сопряжен не только с уменьшением генетического разнообразия, но и с его увеличением по отношению к исторически сложившемуся оптимуму (Altukhov, 2003).

В местообитаниях изолированных или с наличием антропогенной нагрузки также может произойти обеднение генетической структуры популяции из-за нарушения процессов естественного семенного возобновления. По литературным данным, полученным для сосудистых растений, изучение полиморфизма ISSR-маркеров позволяет дать оценку межвидовой и внутривидовой генетической гетерогенности популяций (Nabieva et al., 2020). Исследования в изолированных местообитаниях должны проводиться в сравнительном плане с популяционно-генетическими показателями у особей того же вида, произрастающих в охраняемых местообитаниях с отсутствием антропогенной нагрузки. Согласно литературным данным, ненарушенные экосистемы эффективны как резервуар генетического разнообразия, так как способны к поддержанию генетической гетерогенности, аналогичной уровню исходных диких популяций (Cabrera-Toledo et al., 2020). Только на основе сохранения, восстановления и имитации исторически обусловленных направлений и интенсивности генетических информационных потоков возможно длительное существование охраняемого сообщества и его способность целесообразно реагировать на те или иные внешние воздействия, которые не выходят за пределы исторически сложившегося оптимума (Altukhov, 2004).

Rhaponticum carthamoides (Willd.) Iljin (Asteraceae) – корневищное поликарпическое растение с монокарпическими генеративными побегами. Вид охраняется в Республике Алтай (РА) (Red Data Book..., 2017). Надземная и подземная части у этого вида используются в качестве кормового, лекарственного сырья и в косметической промышленности (Zhmd et al., 2022). Развитие особей в местах с наличием антропогенной нагрузки лимитировано активным выпасом, проведением массовых, нерегулируемых заготовок корневищ. Эти факторы создают угрозу нарушения семенного возобновления. Самым опасным для редких видов последствием нарушения естественного семенного возобновления может стать увеличение гомозиготных особей в популяциях в местообитаниях с антропогенным воздействием. Это ведет к выпадению видов из травостоя, несмотря на наличие вегетативного возобновления (Zhmd et al., 2022). При антропогенном воздействии происходит нарушение вегетативного, а затем и семенного размножения, что может приводить также к сокращению генетического разнообразия популяций. Согласно литературным данным, *R. carthamoides*, как правило, полностью исчезает в местах, где проводится выпас скота и ведется промышленный сбор сырья (Nekratova et al., 2020). Нами применен метод ISSR-маркирования с целью исследования сравнительного генетического полиморфизма. Основой этого метода является анализ полиморфных участков ДНК между микросателлитами, широко представленными в геномах растений. Подобных исследований с использованием данного метода у представителей *R. carthamoides* до недавнего времени не проводилось. Поэтому на сегодняшний день уровень полиморфизма и популяционно-генетическая структура этого вида на Алтае остается малоизученной.

Актуальность данных исследований определяется возможностью выявления перераспределения генетического материала в популяциях у этого редкого для Республики Алтай вида, так как уменьшение внутривидовой компоненты и нарастание межпопуляционной может привести к деградации популяций *R. carthamoides* (Dorogina, Zhmd, 2020).

Цель данного исследования – сравнительная характеристика генетического полиморфизма *Rhaponticum carthamoides* на меж- и внутривидовом уровне для сохранения генофонда этого вида и отбора образцов семян из генетически наиболее гетерогенных природных популяций Республики Алтай для введения в культуру.

Для этого выполнены следующие задачи:

- собран материал (фрагменты листовых пластинок) для исследования в ценопопуляциях вида в различных эколого-географических условиях;
- подобраны условия в соответствии с методикой для проведения ПЦП-анализа;
- проведен анализ полиморфизма ISSR-маркеров в популяциях *R. carthamoides*;
- выявлены наиболее гетерогенные природные популяции для последующего отбора образцов семян для введения в культуру.

Материалы и методы

Материал (фрагменты листовых пластинок) *R. carthamoides* собран в Республике Алтай в 2019–2020 гг. в пяти ценопопуляциях (ЦП). ЦП 1 – Семинский перевал (Онгудайский район); ЦП 2 – у подножия горы Красная

(Усть-Коксинский район, окр. с. Кайтанак); ЦП 3 – особо охраняемая природная территория (ООПТ) заказник «Шавлинский» (Онгудайский район, окр. с. Белый Бом). В Катунском заповеднике (КЗ, Усть-Коксинский район) исследованы особи в ЦП 4 и ЦП 5. В качестве дополнительной характеристики для каждой популяции определено проективное покрытие (ПП, %) (табл. 1, рис. 1).

В пределах ЦП № 3 особи вида, вероятно, подвергались антропогенному воздействию, так как у большей части особей отсутствовали соцветия, вероятно, в результате выпаса.

ДНК из высушенных листьев *R. carthamoides* выделена на основе STAB-метода с некоторыми модификациями (Doyle, Doyle, 1987). Для апробации использованы 17 ISSR-праймеров, из которых отобраны семь наиболее информативных. Они характеризовались полиморфным и воспроизводимым паттерном. Это 17898A, 17899B, HB-10, M-1, HB-12, UBS-857, UBC-807 (Vasilyeva et al., 2018). ПЦР проведена на амплификаторе C1000 (Bio-Rad, USA). Объем реакционной смеси составлял 25 мкл. В ее составе использованы следующие компоненты: 1,5 ед. Taq ДНК-полимеразы (Medigen, Russia); 2,7 mM MgCl₂; 0,8 mM ISSR-праймер (Medigen, Russia); раствор ДНК – 2 мкл; вода mQ H₂O – 2 мкл. Изучение полиморфизма ISSR-маркеров

проведено в листьях, высушенных в полевых и лабораторных условиях, у 34 особей *R. carthamoides*.

Амплификация состояла из нескольких этапов: денатурация ДНК в течение 90 с при 94°C и 35 циклов, каждый из которых включал 40 с при 94°C, 45 с – отжиг праймера и 90 с при 72°C (табл. 2).

Продолжительность заключительного этапа пролонгирования нуклеотидной цепи составила 5 мин при 72°C. Электрофоретическое разделение продуктов амплификации проводили в 1,5-процентном агарозном геле в буфере 1x TAE при напряжении 4 В/см. Для статистической обработки данных использовали пакеты программ TREECON (Van de Peer, De Wachter, 1994) и GenALEX 6.51 для MS Excel с определением доли полиморфных локусов, абсолютного числа аллелей (Na), эффективного числа аллелей (Ne) и ожидаемой гетерозиготности (He) (Nei, 1987). Каждый ISSR-маркер рассматривался как доминантный, и отмечалось его наличие (1) либо отсутствие (0). Генетические дистанции рассчитывали по Нею. Уровень полиморфизма (P, %) каждого праймера рассчитывали по формуле $P = 100 * N_p / N$, где N_p – число полиморфных фрагментов, N – общее число фрагментов (Nei, Li, 1979). Анализ внутри- и межпопуляционной изменчивости проводили с использованием метода ANOVA.

Таблица 1. Характеристика местообитаний *Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Iljin в Республике Алтай

Table 1. Characteristics of *Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Iljin habitats in the Altai Republic

№ ЦП / CP No.	Название местонахождения / Name of the CP location	Высота н. у. м., м; экспозиция (эксп.) склона; координаты / Height, masl; slope exposure; coordinates	Название фитоценоза; общее проективное покрытие, %; сопутствующие виды растений / Name of the phytocenosis; total projective cover, %; other plant species in the location
1	Онгудайский район (р-н), Семинский перевал	1850 м; склон северной эксп.; 51°13'51" N, 85°21'07" E	Редкостойный кедровый лес; 95–98%; <i>Bupleurum aureum</i> Fisch. ex Hoffm., <i>Hedysarum neglectum</i> Ledeb., <i>Geranium albiflorum</i> Ledeb., <i>Poa palustris</i> L., <i>Rhaponticum carthamoides</i> (Willd.) Iljin, <i>Trollius altaicus</i> C.A. Mey.
2	Усть-Коксинский р-н, окр. с. Кайтанак, подножие горы Красная	1830 м; склон северной эксп.; 50°10'32" N, 85°22'48" E	Субальпийский луг среди редкостойного кедрового леса; 50–60%; <i>Alopecurus pratensis</i> L., <i>Aquilegia glandulosa</i> Fisch. ex Link, <i>Bupleurum aureum</i> , <i>Dactylis glomerata</i> L., <i>Geranium albiflorum</i> , <i>G. sylvaticum</i> L., <i>Poa sibirica</i> Roshev., <i>R. carthamoides</i> , <i>Polygonum bistorta</i> L., <i>Ranunculus grandifolius</i> C.A. Mey., <i>Sanguisorba officinalis</i> L., <i>Trollius asiaticus</i> L., <i>Viola altaica</i> Ker-Gawl.
3	Онгудайский р-н, окр. с. Белый Бом (ООПТ «Шавлинский»)	2100 м; склон южной эксп.; 50°16' N, 87°12'31" E	Субальпийский луг; 80–90%; <i>Aconitum altaicum</i> Steinb., <i>Geranium albiflorum</i> , <i>Poa sibirica</i> , <i>Polygonum bistorta</i> , <i>R. carthamoides</i> , <i>Trollius altaicus</i>
4	КЗ*, Усть-Коксинский р-н, бер. р. Зайчиха	1594 м; склон южной эксп.; 49°21'36" N, 85°26'24" E	Опушка редкостойного березового леса с кустарником; 80–90%; <i>Lonicera tatarica</i> L., <i>Bupleurum aureum</i> , <i>Chamaenerion angustifolium</i> (L.) Holub., <i>Dactylis glomerata</i> , <i>Galium boreale</i> L., <i>Lathyrus gmelinii</i> Fritsch., <i>R. carthamoides</i> , <i>Saussurea alpina</i> (L.) DC., <i>Veratrum lobelianum</i> Bernh., <i>Viola altaica</i>
5	КЗ, Усть-Коксинский р-н, перекаат из оз. Верх. Поперечное в оз. Поперечное	2056 м; склон северной эксп.; 49°56'55" N, 86°06'05" E	Субальпийский луг; <i>Pinus sibirica</i> Du Tour, <i>Betula rotundifolia</i> Spach, <i>Aconitum antheroideum</i> DC., <i>Hedysarum theinum</i> Krasnob., <i>Poa pratensis</i> L., <i>Rhodiola rosea</i> L., <i>Rumex confertus</i> Willd., <i>Salix</i> sp., <i>Sanguisorba alpina</i> Bunge, <i>Saussurea alpina</i> , <i>Vaccinium myrtillus</i> L., <i>Veratrum lobelianum</i>

Примечание: * КЗ – Катунский заповедник; ЦП – ценопопуляция

Note: * KZ – Katun Nature Reserve; CP – cenopopulation

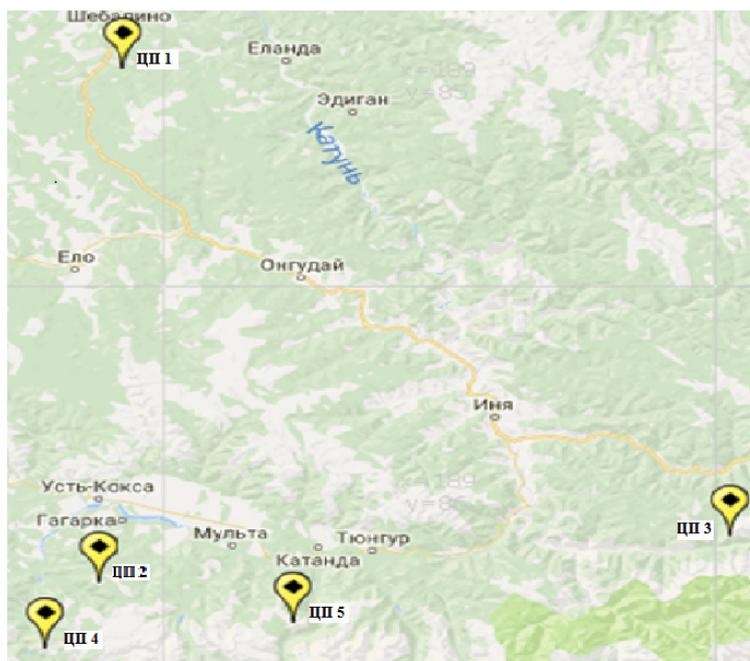


Рис. 1. Местонахождения исследованных растений *Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Pjin в Республике Алтай (обозначения: ЦП 1 – Онгудайский район, Семинский перевал; ЦП 2 – Усть-Коксинский район, окр. с. Кайтанак, подножие горы Красная; ЦП 3 – ООПТ заказник «Шавлинский»; ЦП 4 и ЦП 5 – Катунский заповедник)

Fig. 1. Locations of the investigated *Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Pjin plants in the Altai Republic (designations: ЦП 1 – Seminsky Pass, Ongudaysky District; ЦП 2 – Krasnaya Mountain's foothill, vicinity of Kaytanak Village, Ust-Koksinsky District; ЦП 3 – Shavlin'sky Protected Area; ЦП 4 and ЦП 5 – Katun Nature Reserve)

Таблица 2. Характеристика ISSR-спектров в популяциях *Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Pjin
Table 2. Characterization of ISSR patterns for *Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Pjin populations

Название праймера / Primer name	Нуклеотидная последовательность 5' - 3' / Nucleotide sequence 5' - 3'	Температура отжига, °С / Annealing temperature, °C	Количество фрагментов Number of fragments		Уровень полиморфизма праймера / Primer polymorphism level
			амплифицированных / amplified	полиморфных / polymorphic	
UBC-807	(AG)8T	52	10	8	80,0
M-1	(AC)7AC	56	13	12	92,3
17899 A	(CA)6AG	47	13	12	92,3
17898 B	(CA) 6GT	42	15	13	86,7
HB-10	(CAC) 3GC	51	9	7	77,8
HB-12	(GA) 6CC	42	13	11	84,6
UBC-857	(AC) 8 YG	55	14	13	92,0

Результаты

В результате исследования *R. carthamoides* в природных условиях обнаружено, что для ЦП 1 занимаемая площадь составила $800 \times 800 \text{ м}^2$, а ПП варьировало в пределах 80–100% особей в травостое. В ЦП 2, произрастающей на площади около $900 \times 500 \text{ м}^2$, величина ПП приближалась к 50–80%. В ЦП 5, на территории $1300 \times 1400 \text{ м}^2$ в Катунском заповеднике, величина ПП особей этого вида приближалась к 50%. Величина ПП для особей из ЦП 3, произрастающей на площади $200 \times 600 \text{ м}^2$, не превышала 10–30%, что мы обнаружили также и в ЦП 5, занимавшей наименьшую площадь – около $10 \times 30 \text{ м}^2$.

При тестировании 17 ISSR-праймеров отобраны семь наиболее информативных (см. табл. 2). Всего выявлено 78 амплифицированных фрагментов ДНК, из которых 76 – полиморфные. Число амплифицированных фрагментов ДНК зависело от использованного праймера. С помощью праймера (СА)6GT выявлено наибольшее число локусов (15). Число полиморфных локусов находилось в пределах от 8 до 13, а доля полиморфных локусов варьировала от 77,8 до 92,3%. На электрофореграмме можно видеть вариабельность ISSR-образцов *Rhaponticum carthamoides* в Республике Алтай при использовании праймера UBS-857 (рис. 2).

Она занимала локальное местообитание на южном склоне у подножия перевала сабсолютной высотой 2300 м, и ее особи находились в определенной изоляции от представителей вида из других изученных ЦП.

Из таблицы 3 следует, что средние значения коэффициентов внутривидового сходства у растений из четырех изученных ЦП, а также межвидового сходства, за исключением ЦП 3, высоки и не имели достоверных отличий.

Сравнение показало, что особи из ЦП 3 характеризовались максимальными отличиями в распределении ISSR-маркеров, то есть наименьшим сходством с исследованными образцами из других четырех ЦП, включая сравнительно близко произрастающие особи из ЦП 5. Это, вероятно, явилось результатом определенной географической изоляции ЦП 3, как обсуждалось выше.

По данным анализа ANOVA обнаружено, что доля внутривидовой изменчивости в исследованных популяциях *R. carthamoides* составляет 2/3 от общей генетической изменчивости (рис. 4).

Исходя из оценки генетического разнообразия, в изученных ЦП показатели ожидаемой и фактической гетерозиготности оказались близкими. Наибольшей гетерогенностью в распределении ISSR-маркеров характеризовались представители из ЦП 3 и ЦП 4, произрастающие

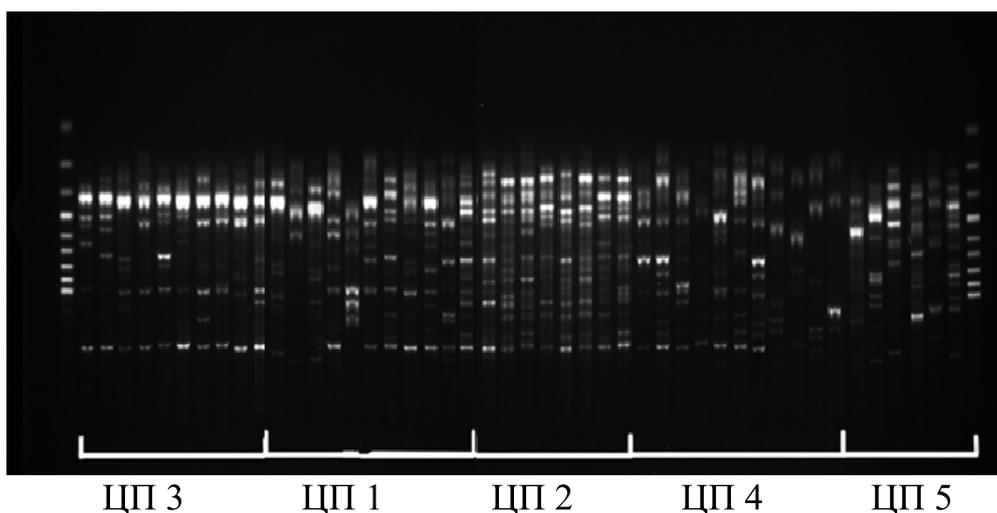


Рис. 2. Электрофореграмма продуктов амплификации с праймером UBS-857 в популяциях *Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Iljin в Республике Алтай

Fig. 2. Electropherogram of amplification products with primer UBS-857 in populations of *Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Iljin in the Altai Republic

На дендрограмме изученные особи *R. carthamoides* образовали три клады (рис. 3). В первую кладу вошли в основном особи из ЦП 4 и ЦП 5 из Катунского заповедника (5 и 6 особей соответственно). Вторая клада образована в основном особями из ЦП 1 и ЦП 2, произрастающими на Семинском перевале и у подножия горы Красная. Их генотипы между собой характеризовались высокой степенью сходства (77,4%) (табл. 3) и не формировали отдельные клады.

Особи из ЦП 3 расположены на дендрограмме автономно. При анализе средних коэффициентов сходства обнаружено, что для особей из этой ЦП характерно достоверно более низкое сходство (17,4; 18,7; 18,4% соответственно) по сравнению с растениями из других ЦП (см. табл. 3).

в изолированном местообитании ООПТ «Шавлинский» и в Катунском заповеднике соответственно (табл. 4). Условия в этих местообитаниях отличались тем, что особи из ЦП 3 произрастали на большей абсолютной высоте, а из ЦП 4 – на относительно небольших абсолютных высотах. Сходство заключалось в произрастании особей из этих ЦП на хорошо прогреваемых склонах южной экспозиции (см. табл. 1).

На основании анализа данных по географической (км) и генетической дистанции (табл. 5) обнаружено, что минимальными отличиями географических и генетических расстояний характеризовались особи из ЦП 4 и ЦП 5, произрастающие в Катунском заповеднике на относительно небольшом расстоянии друг от друга, что представляется естественным.

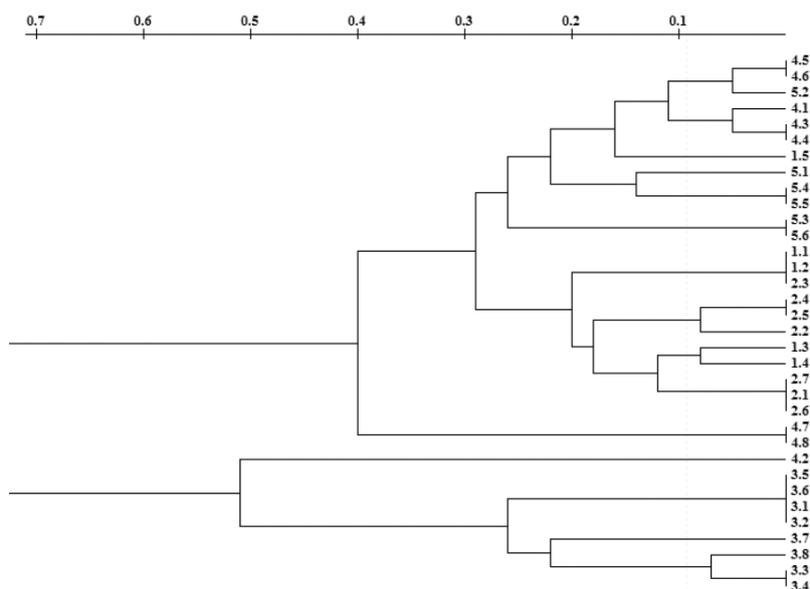


Рис. 3. Консенсусная (по двум праймерам UBS-857 и 17899A) дендрограмма, построенная на основе данных по ISSR-спектрам *Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Iljin через программу TREECON (верхняя шкала – генетические расстояния (Nei, Li, 1979); обозначения: ЦП 1 – особи № 1.1–№ 1.5; ЦП 2 – особи № 2.1–№ 2.7; ЦП 3 – особи № 3.1–№ 3.8; ЦП 4 – особи № 4.1–№ 4.8; ЦП 5 – особи № 5.1–№ 5.6)

Fig. 3. Consensus dendrogram (for two primers UBS-857 and 17899A) built on the basis of the data on the ISSR patterns of *Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Iljin using the TREECON program (the upper scale is genetic distances (Nei, Li, 1979); designations: ЦП 1 – plant samples Nos. 1.1–1.5; ЦП 2 – samples Nos. 2.1–2.7; ЦП 3 – samples Nos. 3.1–3.8; ЦП 4 – samples Nos. 4.1–4.8; ЦП 5 – samples Nos. 5.1–5.6)

Таблица 3. Значения коэффициентов сходства внутри и между популяциями *Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Iljin в Республике Алтай

Table 3. Values of the coefficients of similarity within and between the populations of *Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Iljin in the Altai Republic

№ ЦП / CP No.	M ± m	Cv, %	min	max
ЦП 1 ср	74,0 ± 2,9	8,7	65,5	81,8
1.2	77,4 ± 4,2	12,0	61,7	84,2
1.3	17,4 ± 0,6	7,1	16,0	19,4
1.4	69,8 ± 4,5	14,3	52,9	76,1
1.5	73,5 ± 3,1	9,4	62,4	79,8
ЦП 2 ср	87,5 ± 1,6	4,2	81,6	90,6
2.3	18,7 ± 0,4	4,6	17,3	19,4
2.4	71,5 ± 2,3	7,2	65,9	75,7
2.5	79,3 ± 4,5	12,6	71,4	90,3
ЦП 3 ср	82,3 ± 1,4	4,7	74,0	84,6
3.4	25,8 ± 2,8	30,2	13,5	31,0
3.5	18,4 ± 5,2	79,6	0,0	29,4
ЦП 4 ср	73,5 ± 4,4	15,9	52,0	81,9
4.5	74,9 ± 6,8	23,9	49,3	90,6
ЦП 5 ср	92,9 ± 0,8	2,0	89,5	94,5

Примечание: ЦП – ценопуляция; M – среднее значение; m – ошибка; Cv, % – коэффициент вариации; min – минимальное значение; max – максимальное значение

Note: CP – cenopopulation; M – mean value; m – error; Cv, % – coefficient of variation; min – minimum value; max – maximum value

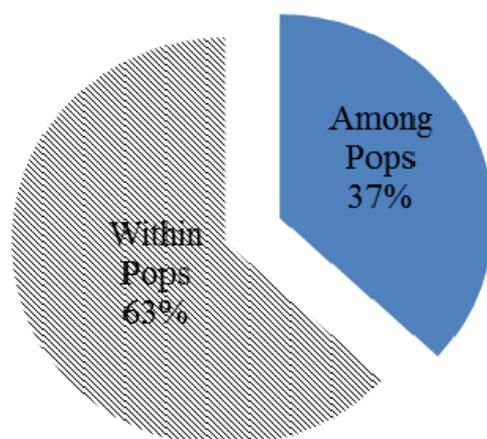


Рис. 4. Результаты ANOVA-анализа генетической изменчивости (%) у *Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Iljin в Республике Алтай

Fig. 4. ANOVA results for genetic variance (%) among *Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Iljin in the Altai Republic

Таблица 4. Параметры генетического разнообразия популяций *Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Iljin

Table 4. Genetic diversity parameters in *Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Iljin populations

№ ЦП / CP No.	He	uHe	Na	Ne	% P
ЦП 1	0,140 ± 0,075	0,155 ± 0,083	1,000 ± 0,327	1,246 ± 0,139	37,5
ЦП 2	0,103 ± 0,068	0,111 ± 0,073	0,750 ± 0,313	1,176 ± 0,118	25,0
ЦП 3	0,175 ± 0,065	0,187 ± 0,069	1,375 ± 0,324	1,273 ± 0,111	62,5
ЦП 4	0,291 ± 0,081	0,310 ± 0,086	1,625 ± 0,263	1,549 ± 0,167	75,0
ЦП 5	0,113 ± 0,074	0,123 ± 0,081	0,875 ± 0,295	1,208 ± 0,138	25,0

Примечание: ЦП – ценопопуляция; He – ожидаемая гетерозиготность; uHe – объективная ожидаемая гетерозиготность; Na – число аллелей; Ne – число эффективных аллелей; % P – процент полиморфных локусов

Note: CP – cenopopulation; He – expected heterozygosity; uHe – objective expected heterozygosity; Na – number of alleles; Ne – number of effective alleles; % P – percentage of polymorphic loci

Таблица 5. Параметры географической (км) и генетической дистанции популяций *Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Iljin

Table 5. Parameters of geographic (km) and genetic distances among *Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Iljin populations

№ ЦП / CP No.	ЦП 1 / CP 1	ЦП 2 / CP 2	ЦП 3 / CP 3	ЦП 4 / CP 4	ЦП 5 / CP 5
ЦП 1	–	122*	210	215	162
ЦП 2	0,022**	–	165	89	72
ЦП 3	0,522	0,483	–	177	100
ЦП 4	0,358	0,308	0,404	–	87
ЦП 5	0,318	0,284	0,657	0,087	–

Примечание: ЦП – ценопопуляция; * – географические расстояния; ** – генетические дистанции; прочерк означает идентичность параметров

Note: CP – cenopopulation; * – geographic distances; ** – genetic distances; a dash means identical parameters

Можно также предположить, что особи из ЦП 4 явились наиболее близкородственными с особями из ЦП 5 из-за географической близости. Минимальными генетическими отличиями характеризовались и особи из ЦП 1 и ЦП 2. Для особей из этих популяций характерно также сравнительно небольшое географическое расстояние (см. табл. 5). Особи, произраставшие в ЦП 1 и ЦП 3, в высокой степени отличались географически, поэтому их низкое генетическое сходство не вызывает удивления (см. табл. 5).

Сравнение остальных образцов показало, что особи из ЦП 3 максимально отличались по распределению ISSR-маркеров, то есть обладали наименьшим сходством с исследованными образцами в других четырех ЦП, включая сравнительно близко произраставшие особи из ЦП 5. Это, вероятно, явилось результатом определенной географической изоляции особей из ЦП 3, как уже обсуждалось выше.

Обсуждение результатов

Генетический процесс в норме можно определить как тип воспроизводства видовых генофондов, при котором соотношение внутри- и межпопуляционной компонент генного разнообразия сохраняется на эволюционно сложившемся оптимальном уровне, специфичном для каждого вида (Altukhov, 2004). Поэтому исследования естественного генетического полиморфизма особенно актуальны для редких видов из-за относительно небольшого числа и объема их природных популяций.

Сравнение по численности особей и занимаемой ими площади в изученных местообитаниях показало, что наиболее высокое ПП *R. carthamoides* наблюдалось в ЦП 1 и ЦП 2 в пределах наибольших площадей, занимаемых этим видом. То есть эти ЦП относительно более благополучны по численности и занимаемой площади. Обнаружено наименьшее генетическое расстояние между этими ЦП, что согласуется с результатами ISSR-анализа, на основании которого выявлено высокое генетическое сходство особей из этих ЦП, произраставших на Семинском перевале и у подножия горы Красная. Кроме того, в данных местообитаниях наблюдалось сходство по экологическим условиям. Можно предположить, что наличие сходных экологических условий для произрастания растений (близкие значения абсолютных высот и произрастание особей вида под пологом леса) может служить в качестве фактора генетической общности растений в этих местонахождениях *R. carthamoides*. Это могло способствовать сохранению влаги в почвенном горизонте и повлиять на развитие определенного генетического пула особей вида, так как произрастание в условиях более высокой влагообеспеченности имеет решающее значение при их росте и развитии (см. табл. 1) (Kuban et al., 2018). Близость показателей ожидаемой и фактической гетерозиготности может свидетельствовать о спонтанности скрещивания особей (Chesnokolov, Artemyeva, 2015).

Особи *R. carthamoides* из ЦП 3 характеризовались достоверно более низким сходством с растениями из трех местообитаний (ЦП 1, ЦП 2, ЦП 5) (p -level составил соответственно 0,0015; 0,011; 0,005). Вероятно, особи этой ЦП находились в определенной генетической изоляции от других исследованных ЦП вида. Основным фактором изоляции может быть перевал с абсолютной высотой 2300 м, у подножия которого произрастали ее особи. Кроме того, эта ЦП расположена в определенной близости от берега реки Шавла, что также может служить в ка-

честве одного из факторов обособления особей этого вида в данном местообитании. Других ЦП этого вида здесь нами не найдено. Представители *R. carthamoides* из ЦП 5 в Катунском заповеднике произрастали на близких абсолютных высотах с особями из ЦП 3. Однако местообитание ЦП 5 расположено на увлажненном склоне северной экспозиции, а ЦП 3 – на более сухом южном склоне (см. табл. 1). Возможно, что особи из ЦП 5 находились в более благоприятных условиях, и кроме того, местообитание ЦП 5 не являлось столь же изолированным.

ЦП 4 характеризовалась наиболее высокой генетической гетерогенностью и сравнительно высоким обилием особей. К отличительным особенностям данного местообитания относится также полное отсутствие антропогенного воздействия на растения в силу их произрастания на охраняемой территории. В ЦП 3, так же как в ЦП 4, обнаружена высокая внутривидовая генетическая гетерогенность, одной из возможных причин которой являются похожие условия местообитаний, заключающиеся в экологических особенностях – произрастании растений этих двух ЦП на хорошо прогреваемых склонах южной экспозиции.

Аналогичные результаты получены у растений из природных популяций *Arabidopsis thaliana*, произраставших в благоприятных условиях локальных местообитаний в северной части ареала этого вида (Fedorenko et al., 2014). Это также согласуется с утверждением о том, что изолированная популяция, если она не исчезает в ходе истории, способна поддерживать динамическое равновесие с окружающей средой, так как внутривидовая генетическая дифференциация в условиях нормальной природной среды протекает в среднем по селективно-нейтральному типу (Altukhov, 2004).

Заключение

Таким образом, исследование генетического полиморфизма особей из пяти ценопопуляций *R. carthamoides* показало, что особи из четырех ценопопуляций обладают высоким внутри- и межпопуляционным генетическим сходством, выявленным по распределению ISSR-маркеров.

Выявленный низкий полиморфизм по ISSR-маркерам ($K_{sx} = 73,5-92,9\%$) соответствует сложившимся представлениям об эндемичных видах, имеющих узколокальное распространение. Уровень генетической изменчивости у таких видов может снижаться в результате антропогенного воздействия и уменьшения численности особей на ограниченной территории. Генетическое разнообразие растений в охраняемых естественных популяциях при отсутствии антропогенного воздействия, какими являются местообитания особей в ООПТ, зачастую является единственным возможным ориентиром для сохранения на видовом уровне. Можно предположить, что усилению гомогенной структуры популяций этого вида способствует значительная антропогенная нагрузка, что должно послужить предпосылкой для усиления мер охраны. Для введения в культуру целесообразно использовать семенной материал из популяций, которые характеризуются отсутствием факторов изоляции и сравнительно высокой генетической гетерогенностью особей.

Принимая во внимание незначительную величину популяционной дифференциации вида, для его сохранения *in situ* можно рекомендовать исключение из хозяйственного использования и охрану наиболее полиморфных популяций *R. carthamoides*.

References / Литература

- Altukhov Yu.P. Dynamics of gene pools under anthropogenic impacts (Dinamika genofondov pri antropogennykh vozdeystviyakh). *The Herald of Vavilov Society for Geneticists and Breeding Scientists*. 2004;8(29):40-59. [in Russian] (Алтухов Ю.П. Динамика генофондов при антропогенных воздействиях. *Информационный вестник ВОВУС*. 2004;8(29):40-59).
- Altukhov Yu.P. Genetic processes in populations (Geneticheskiye protsessy v populyatsiyakh). Moscow: Akademkniga; 2003. [in Russian] (Алтухов Ю.П. Генетические процессы в популяциях. Москва: Академкнига; 2003).
- Anderson J.T., Willis J.H., Mitchell-Olds T. Evolutionary genetics of plant adaptation. *Trends in Genetics*. 2011;27(7):258-266. DOI: 10.1016/j.tig.2011.04.001
- Bhattacharyya P., van Staden J. Molecular insights into genetic diversity and population dynamics of five medicinal *Eulophia* species: a threatened orchid taxa of Africa. *Physiology and Molecular Biology of Plants*. 2018;24(4):631-641. DOI: 10.1007/s12298-018-0523-6
- Cabrera-Toledo D., Vargas-Ponce O., Ascencio-Ramírez S., Valadez-Sandoval L.M., Pérez-Alquicira J., Morales-Saavedra J. et al. Morphological and genetic variation in monocultures, forestry systems and wild populations of *Agave maximiliana* of Western Mexico: implications for its conservation. *Frontiers in Plant Science*. 2020;11:817. DOI: 10.3389/fpls.2020.00817
- Chesnokov Yu.V., Artemyeva A.M. Evaluation of the measure of polymorphism information of genetic diversity. *Agricultural Biology*. 2015;50(5):571-578. DOI: 10.15389/agrobiology.2015.5.571eng
- Dorogina O.V., Zhmud E.V. Molecular-genetic methods in plant ecology. *Contemporary Problems of Ecology*. 2020;13(4):333-345. DOI: 10.1134/S1995425520040058
- Doyle J.J., Doyle J.L. A rapid DNA isolation of fresh leaf tissue. *Phytochemical Bulletin*. 1987;19(1):11-15.
- Fedorenko O.M., Zaretskaya M.V., Lebedeva O.N., Titov A.F. Genetic diversity of *Arabidopsis thaliana* (L.) natural populations in the northern part of the species range. *Transactions of the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences*. 2014;(2):36-42. [in Russian] (Федоренко О.М., Зарецкая М.В., Лебедева О.Н., Титов А.Ф. Генетическое разнообразие природных популяций *Arabidopsis thaliana* (L.), расположенных на северной периферии ареала вида. *Труды Карельского научного центра Российской академии наук*. 2014;(2):36-42).
- Kuban I.N., Dorogina O.V., Zhmud E.V. The local populations of the rare species *Rhaponticum carthamoides* (Asteraceae) in the Altai Republic condition. *Flora and Vegetation of Asian Russia*. 2018;3(31):66-76. [in Russian] (Кубан И.Н., Жмудь Е.В., Дорогина О.В. Состояние ценопопуляций редкого вида *Rhaponticum carthamoides* (Asteraceae) в Республике Алтай. *Растительный мир Азиатской России*. 2018;3(31):66-76). DOI: 10/21782/RMAR1995-2449-2018-3(66-76)
- Nabieva A., Zhmud E., Kuban I., Dorogina O. Morphometric and molecular analysis of *Cypripedium × ventricosum* (Orchidaceae) population in the Novosibirsk Region. *Botanicheskii zhurnal = Botanical Journal*. 2020;105(6):78-85. [in Russian] (Набиева А.Ю., Жмудь Е.В., Кубан И.Н., Дорогина О.В. Морфометрический и молекулярный анализ популяции *Cypripedium × ventricosum* (Orchidaceae) в Новосибирской области. *Ботанический журнал*. 2020;105(6):78-85). DOI: 10.31857/S0006813620060058
- Nechaeva Y.S., Boronnikova S.V., Yusupov R.R., Heinze B. The study of ISSR-markers polymorphism in natural and cultural populations of larch. *Fundamental Research*. 2013;(6-6):1426-1431. [in Russian] (Нечаева Ю.С., Боронникова С.В., Юсупов Р.Д., Хайнус Б. Изучение полиморфизма ISSR-маркеров в природных и искусственных популяциях лиственницы. *Фундаментальные исследования*. 2013;(6-6):1426-1431).
- Nei M. Molecular evolutionary genetics. New York, NY: Columbia University Press; 1987.
- Nei M., Li W.H. Mathematical model for studying genetic variation in terms of restriction endonucleases. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 1979;76(10):5269-5273. DOI: 10.1073/pnas.76.10.5269
- Nekratova N.A., Kurovskiy A.V., Shurupova M.N. Impact of elevation and slope exposure on abundance of rare medicinal plant *Rhaponticum carthamoides* (Maral root). *Ukrainian Journal of Ecology*. 2020;10(4):210-217. DOI: 10.15421/2020_190
- Nigmatullina N.V., Kuluev A.R., Kuluev B.R. Molecular markers used to determine the genetic diversity and species identification of wild plants. *Biomics*. 2018;10(3):290-318. [in Russian] (Нигматулина Н.В., Кулуев А.Р., Кулуев Б.Р. Молекулярные маркеры, применяемые для определения генетического разнообразия и видоидентификация дикорастущих растений. *Биомика*. 2018;10(3):290-318). DOI: 10.31301/2221-6197.bmcs.2018-39
- Pakhrou O., Medraoui L., Yatrib C., Alami M., Filali-Maltouf A., Belkadi B. Assessment of genetic diversity and population structure of an endemic Moroccan tree (*Argania spinosa* L.) based in IRAP and ISSR markers and implications for conservation. *Physiology and Molecular Biology of Plants*. 2017;23(3):651-661. DOI: 10.1007/s12298-017-0446-7
- Red Data Book of the Altai Republic (plants) (Krasnaya kniga Respubliki Altai.[rasteniya]). 3rd ed. Gorno-Altai; 2017. [in Russian] (Красная книга Республики Алтай (растения). 3-е изд. Горно-Алтайск, 2017).
- Van de Peer Y., De Wachter R. TREECON for Windows: a software package for the construction and drawing of evolutionary trees for the Microsoft Windows environment. *Computer Applications in the Biosciences*. 1994;10(5):569-570. DOI: 10.1093/bioinformatics/10.5.569
- Vasilyeva O.Yu., Dorogina O.V., Kuban I.N., Sarlaeva I.Ya., Buglova L.V. Methodical aspects of studying of biore-source collections of rare and economic valuable plants. *Horticulture and Viticulture*. 2018;4(214):12-18. [in Russian] (Васильева О.Ю., Дорогина О.В., Кубан И.Н., Сарлаева И.Я., Буглова Л.В. Методические аспекты изучения биоресурсных коллекций редких и хозяйственно ценных растений. *Садоводство и виноградарство*. 2018;4(214):12-18). DOI: 10.31676/0235-2591-2018-4-12-18
- Zhmud E.V., Achimova A.A., Kuban I.N., Yamtirov M.B., Dorogina O.V. *Rhaponticum carthamoides* (Asteraceae) in the Altai Republic: assessment of the state of the plant affected by human activities. *Journal of Siberian Federal University. Biology*. 2022;15(1):92-106. [in Russian] (Жмудь Е.В., Ачимова А.А., Кубан И.Н., Ямтыров М.Б., Дорогина О.В. *Rhaponticum carthamoides* (Asteraceae) в Республике Алтай: оценка состояния при антропогенном воздействии. *Вестник Сибирского федерального университета. Биология*. 2022;15(1):92-106). DOI: 10.17516/1997-1389-0376

Информация об авторах

Елена Викторовна Жмудь, доктор биологических наук, старший научный сотрудник, Центральный сибирский ботанический сад Сибирского отделения Российской академии наук, 630090 Россия, Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101, elenazhmu@gmail.com, <https://orcid.org/0000-0001-5534-7691>

Ирина Николаевна Кубан, младший научный сотрудник, Центральный сибирский ботанический сад Сибирского отделения Российской академии наук, 630090 Россия, Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101, irinakuban@gmail.com, <https://orcid.org/0000-0002-4305-9729>

Алтынай Алексеевна Ачимова, кандидат биологических наук, директор филиала, Центральный сибирский ботанический сад Сибирского отделения Российской академии наук, Горно-Алтайский ботанический сад – Алтайский филиал ЦСБС СО РАН, 649218 Россия, Республика Алтай, Шебалинский район, с. Камлак, урочище Чистый Луг, gabs@ngs.ru, <https://orcid.org/0000-0002-1940-2224>

Максим Борисович Ямтыров, младший научный сотрудник, Центральный сибирский ботанический сад Сибирского отделения Российской академии наук, Горно-Алтайский ботанический сад – Алтайский филиал ЦСБС СО РАН, 649218 Россия, Республика Алтай, Шебалинский район, с. Камлак, урочище Чистый Луг, gabs@ngs.ru, <https://orcid.org/0000-0001-9065-3811>

Ольга Викторовна Дорогина, доктор биологических наук, заведующая лабораторией, Центральный сибирский ботанический сад Сибирского отделения Российской академии наук, 630090 Россия, Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101, olga-dorogina@yandex.ru, <https://orcid.org/0000-0001-5729-3594>

Information about the authors

Elena V. Zhmut, Dr. Sci. (Biology), Senior Researcher, Central Siberian Botanical Garden, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 101 Zolotodolinskaya St., Novosibirsk 630090, Russia, elenazhmu@gmail.com, <https://orcid.org/0000-0001-5534-7691>

Irina N. Kuban, Associate Researcher, Central Siberian Botanical Garden, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 101 Zolotodolinskaya St., Novosibirsk 630090, Russia, irinakuban@gmail.com, <https://orcid.org/0000-0002-4305-9729>

Altynai A. Achimova, Cand. Sci. (Biology), Director of the Branch, Central Siberian Botanical Garden, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Gorno-Altai Botanical Garden, Altai Branch of the CSBG, SB RAS, Chisty Lug Tract, Kamlak, Shebalinsky District, Altai Republic 649218, Russia, gabs@ngs.ru, <https://orcid.org/0000-0002-1940-2224>

Maxim B. Yamtyrov, Associate Researcher, Central Siberian Botanical Garden, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Gorno-Altai Botanical Garden, Altai Branch of the CSBG, SB RAS, Chisty Lug Tract, Kamlak, Shebalinsky District, Altai Republic 649218, Russia, gabs@ngs.ru, <https://orcid.org/0000-0001-9065-3811>

Olga V. Dorogina, Dr. Sci. (Biology), Head of a Laboratory, Central Siberian Botanical Garden, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 101 Zolotodolinskaya St., Novosibirsk 630090, Russia, olga-dorogina@yandex.ru, <https://orcid.org/0000-0001-5729-3594>

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

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

Конфликт интересов: авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

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

Статья поступила в редакцию 21.09.2021; одобрена после рецензирования 22.12.2022; принята к публикации 01.06.2023. The article was submitted on 21.09.2021; approved after reviewing on 22.12.2022; accepted for publication on 01.06.2023.

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

Научная статья
УДК 633.152:581.192
DOI: 10.30901/2227-8834-2023-2-160-175



Спектры зеина как эффективные маркеры хозяйственно ценных признаков кукурузы

В. В. Сидорова, А. В. Конарев, Ю. А. Керв

Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, Санкт-Петербург, Россия

Автор, ответственный за переписку: Юлия Андреевна Керв, kerv@mail.ru

Эффективное использование кукурузы (*Zea mays* L.) в сельском хозяйстве целиком зависит от изученности ее генофонда, который, в свою очередь, нуждается в регистрации и паспортизации по мере поступления новых данных. Кукуруза является одним из модельных объектов применения маркерной методологии. Данная статья обобщает результаты многолетнего изучения генофонда кукурузы в Федеральном исследовательском центре Всероссийском институте генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова (ВИР) по двум основным направлениям: идентификация мирового генетического разнообразия кукурузы (включая наиболее важных для селекционного использования дикорастущих родичей) и поиск надежных белковых (зеиновых) маркеров селекционно ценных признаков для использования в селекции, семеноводстве и семенном контроле этой культуры. На конкретных примерах показана эффективность использования зеиновых маркеров при создании новых и улучшении существующих инбредных линий. На примерах таких хозяйственно ценных признаков, как раннеспелость, взрываемость и восковидность зерна, продемонстрирована возможность контроля с помощью зеиновых маркеров за «включением» этих признаков в селекционный материал. Приведены доказательства эффективности использования зеиновых маркеров при подборе родительских пар для получения высокогетерозисных гибридов. Проведено сравнение принятой в ВИР номенклатуры спектров зеина после разделения его электрофорезом в полиакриламидном геле в кислом буфере (PAGE), с номенклатурой зеина после электрофореза в полиакриламидном геле с додецилсульфатом натрия (SDS-PAGE), принятой в зарубежном научном сообществе. Исследования проведены на большом объеме образцов из коллекции ВИР, а также на селекционном материале, предоставленном ведущими селекционерами страны.

Ключевые слова: *Zea mays* L., запасные белки кукурузы, белковые маркеры, электрофоретические спектры зеина, номенклатура зеина, α -зеин, β -зеин, γ -зеин, δ -зеин

Благодарности: работа выполнена в рамках государственного задания согласно тематическому плану ВИР по проекту № FGEM-2022-0009 «Структурирование и раскрытие потенциала наследственной изменчивости мировой коллекции зерновых и крупяных культур ВИР для развития оптимизированного генбанка и рационального использования в селекции и растениеводстве».

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

Для цитирования: Сидорова В.В., Конарев А.В., Керв Ю.А. Спектры зеина как эффективные маркеры хозяйственно ценных признаков кукурузы. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2023;184(2):160-175. DOI: 10.30901/2227-8834-2023-2-160-175

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

Original article

DOI: 10.30901/2227-8834-2023-2-160-175

Zein patterns as effective markers of valuable agronomic traits in maize

Valeriya V. Sidorova, Alexey V. Konarev, Yulia A. Kerv

N. I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, St. Petersburg, Russia

Corresponding author: Yulia A. Kerv, kerv@mail.ru

The effective use of maize (*Zea mays* L.) in agriculture depends entirely on the knowledge of its gene pool, which, in turn, needs to undergo registration and certification as new data become available.

Maize is one of the model objects for applying the marker methodology. This article summarizes the results of a long-term study of the maize gene pool at N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources (VIR) in two main areas: identification of the world genetic diversity of maize (including the most important wild relatives for breeding use), and search for reliable protein (zein) markers of traits valuable for breeding in order to use them in improvement, seed production, and seed control of this crop. Specific examples show the effectiveness of using zein markers in the development of new inbred lines and improvement of the existing ones. On the examples of such agronomic traits as early maturity, explosiveness, and waxiness of maize grain, the possibility of controlling the “inclusion” of these traits in the breeding material with the help of zein markers has been demonstrated. Evidence of the effectiveness of applying zein markers in the selection of parental pairs to obtain highly heterotic hybrids is presented. The nomenclature of zein adopted at VIR after its separation by polyacrylamide gel electrophoresis (PAGE) in an acidic buffer was compared with the nomenclature of zein after polyacrylamide gel electrophoresis with sodium dodecyl sulfate (SDS-PAGE) adopted among the foreign scientific community. The studies were performed on a large volume of accessions from the VIR collection as well as on breeding material provided by the country’s leading breeders.

Keywords: *Zea mays* L., maize storage proteins, protein markers, zein electrophoretic patterns, zein nomenclature, α -zein, β -zein, γ -zein, δ -zein

Acknowledgements: the research was performed within the framework of the state task according to the theme plan of VIR, Project No FGEM-2022-0009 “Structuring 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”.

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

For citation: Sidorova V.V., Konarev A.V., Kerv Yu.A. Zein patterns as effective markers of valuable agronomic traits in maize. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2023;184(2):160-175. DOI: 10.30901/2227-8834-2023-2-160-175

Введение

Большинство традиционных сортов кукурузы представляют собой сложные популяции, различающиеся по генотипическому составу. В последние десятилетия на смену таким генетически гетерогенным сортам пришли высокопродуктивные гибриды. Преимущества гибридов перед сортами-популяциями очевидны. Однако гибридная селекция требует более высокого уровня научного и агротехнического обеспечения и, что самое важное, нуждается в методах объективного контроля. Это обусловлено тем, что невозможно без ошибок и потерь разной природы, «на глаз», определить момент завершения создания генетически однородной линии, оценить уровень генетической чистоты и однородности полученных гибридов (как простых, так и разной степени сложности – многолинейных). Метод контроля должен не только быть воспроизводимым в разных лабораториях, но и базироваться на оцениваемых приборами дискретных характеристиках. Схема получения гибридных сортов обеспечивает большую управляемость селекционным процессом, а генетическая однородность повышает эффективность агротехнических приемов. Экономические показатели продукции, получаемой от гибридных сортов, во многом зависят от степени однородности и других свойств родительских линий. Главной задачей здесь является поиск такого сочетания линий, которое обеспечит в производстве высокий эффект гетерозиса. Основным источником получения инбредных линий кукурузы являются синтетические сорта и популяции, а также гибриды разной степени сложности. Инбридинг позволяет выявлять и устранять неблагоприятные аллели генов, которые сохраняются в гетерозиготном состоянии у сортовых популяций. Соответственно, переход на линейную (гибридную) селекцию у кукурузы сопровождается снижением генетического разнообразия, тем более что в большинстве стран для получения гибридов используется весьма ограниченное число инбредных линий.

Общеизвестно, что почти вся селекционная работа по кукурузе как в нашей стране, так и за рубежом базируется на использовании примерно двух десятков самоопыленных линий преимущественно зарубежной селекции (B73, B14, C103, Oh43, W64A и др.) или их производных, то есть большая часть мировой зародышевой плазмы была и остается в значительной мере не затронута селекционным процессом (Shmarayev, 1983; Mikov, 2002; Troyer, 2009). По официальным данным, вклад сорта 'Reid's Yellow Dent' в зародышевую плазму современных гибридов США составляет 56%. Другие популярны сорта, такие как 'Lancaster Sure Crop' и 'Minnesota', вносят оставшиеся 44%. Эти лучшие сорта стали основой для высоко адаптированных коммерческих гибридов (Тройер, 2009). Но селекционная практика, ориентированная на ограниченный пул исходного (пусть даже элитного) материала, приводит к снижению адаптивных свойств и может стать причиной всплеск болезней на посевах кукурузы. Для предотвращения дальнейшего обеднения генетического разнообразия исходного и селекционного материала кукурузы, губительного для селекции и производства, учеными Всероссийского института генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова (ВИР) в настоящее время принимаются активные меры по его сохранению и обогащению.

Богатейшими «генетическими» источниками улучшения биохимических характеристик зерна кукурузы являются образцы из Латинской Америки. Селекционеры

США для улучшения питательной ценности белка кукурузы используют зародышевую плазму южноамериканской расы крахмалистой кукурузы Sogoiso, которая отличается повышенным содержанием белка с высоким уровнем лизина. При изучении местных рас кукурузы Венесуэлы, Боливии и Колумбии были обнаружены новые источники гена *opaque-2* и его модификации (Tarakanov, Chmeleva, 1986). Ценным источником нового генетического материала для селекции также является кукуруза Мексики. Изучение происхождения (родословных) мексиканских форм показало, что многие из них в результате неоднократной интрогрессии теосинте являются ценным исходным материалом, содержащим зародышевую плазму дикого родича (Shmarayev, 1986; Hake, Ross-Ibarra, 2015).

В коллекции кукурузы ВИР особую ценность для селекции и селекционерского производства имеет гибридный материал, особенно синтетические сорта, главные достоинства которых состоят в том, что они имеют высокий уровень генетического полиморфизма и хорошо проработаны в селекционном плане.

Благодаря внедрению в селекцию методов ДНК- и белковых маркеров в раскрытии уровней и свойств генетической гетерогенности морфологически однородных популяций произошел решительный сдвиг. Термин «белковые маркеры» был впервые введен В. Г. Конаревым в серии статей под общим названием «Белковые маркеры геномов пшеницы и ее диких сородичей» (Konarev et al., 1970a, b). Белковые маркеры, основанные на электрофоретических спектрах запасных белков семян, с самого начала их становления и использования показали свою пригодность на всех этапах сопровождения гибридной селекции. Относительная простота методик получения спектров белков и их интерпретации обеспечивает достоверность и хорошую воспроизводимость в ходе анализа исходного и селекционного материала. Одно из базовых свойств маркера – независимость состава спектра от условий выращивания (Konarev, 2002). Под такими условиями подразумеваются соответствующие культуре почвенно-климатические, погодные и прочие внешние обстоятельства.

Запасной белок кукурузы (зеин) вызывает научный интерес у селекционеров всех стран именно как маркер в селекции на качество. Ценным для практики разработкам всегда предшествуют фундаментальные исследования, что в полной мере относится к зеину. Биохимической и генетической характеристике этого белка посвящены многочисленные исследования, выполненные преимущественно в последней четверти двадцатого столетия. Зеин составляет около 70% от общего количества белка зерновки и относится к спирторастворимым запасным белкам эндосперма; он накапливается в так называемых белковых телах (Wu, Messing, 2014). Гены зеина образуют мультигенные семейства, при этом гаплоидный геном содержит до 100 генов, относящихся к 15 семействам, а триплоидный эндосперм – около 300 генов (Wilson, 1986; Lending, Larkins, 1989; Woo et al., 2001). Для распознавания различных типов зеина были разработаны несколько систем классификации. Однако классификация типов зеина усложняется их различной растворимостью в водно-спиртовых растворителях и способностью некоторых белков образовывать дисульфидные связи (Esen, 1987; Holding, 2014). Изоэлектрофокусированием (IEF) зеин разделили на 41 компонент, в то время как спектры, полученные после электрофореза в полиакриламидном геле с додецилсульфатом натрия (SDS-

PAGE), включали около 15 компонентов. Каждый метод давал характерные типы спектров зеина для различных образцов кукурузы (Wilson, 1986; Sidorova et al., 1987). Однако ни IEF, ни SDS-PAGE, используемые отдельно, не могли адекватно фракционировать зеин на компоненты. Поэтому два метода были объединены. При анализе методом двумерного электрофореза отдельные компоненты зеина, разделенные с помощью IEF, были фракционированы с помощью SDS-PAGE (Wilson, 1985).

В 1989 г. была предложена система классификации зеина, основанная на структуре белка (Lending, Larkins, 1989), а не только на различиях в подвижности в SDS-PAGE или растворимости. С использованием иммунной и электронной микроскопии была создана модель белкового тела и разработаны ген-специфичные и антитело-специфичные зонды, которые позволили изучить картину экспрессии генов запасного белка в развивающемся эндосперме.

Современные методы, применяемые в исследованиях зеина, включают сверхэкспрессию трансгенов, нокдаун генов с помощью РНК-интерференции, делеционный мутагенез и инструменты редактирования генома. Большинство исследований сосредоточено на использовании этих инструментов для выяснения роли генов зеина в развитии эндосперма кукурузы (Khan et al., 2019).

Из литературных источников известно, что SDS-PAGE, безусловно, является наиболее частым методом исследования зеина. Разделение зеина с помощью SDS-PAGE воспроизводимо в разных лабораториях, однако число компонентов и их распределение в спектрах не является таковым. Это в значительной степени обусловлено необычной структурой белков, в результате чего скорость их миграции в геле отличается от предсказанной на основании молекулярной массы. Отдельные компоненты зеина имеют разный аминокислотный состав. Поскольку эти белки являются самыми количественно преобладающими в эндосперме кукурузы, то они вносят значительный вклад в аминокислотный состав всего эндосперма и напрямую влияют на его питательную ценность.

Зарубежными учеными была разработана повсеместно принятая номенклатура, которая классифицировала запасные белки кукурузы на основе их растворимости и структурных отношений на несколько групп: α -, β -, γ - и δ -зеины (Esen, 1987; Coleman, Larkins, 1999; Holding, Larkins, 2009).

В это же время в лаборатории биохимии и молекулярной биологии ВИР разработана номенклатура для классификации компонентов суммарного зеина после электрофореза в полиакриламидном геле в кислом буфере (PAGE). В ее основе, кроме размера полипептидов, лежит их электрофоретическая подвижность. Электрофоретический спектр зеина содержит от 12 до 22 основных компонентов. При регистрации их записывают в величинах электрофоретической подвижности (rf). Позиции основных компонентов зеина изученных нами инбредных линий находятся в пределах rf 32–92.

Анализ полиморфизма зеиновых спектров, полученных путем электрофореза в кислом буфере, положен в основу международных и отечественных стандартных методов идентификации линий и сортов, а также оценки степени гибридности кукурузы (International Rules..., 1996; Konarev, 2000; Pomortsev et al., 2004). По спектрам компонентов зеина возможна не только идентификация инбредных линий, но и выявление полиморфизма популяций, идентификация и регистрация генотипов, определение их соотношения в популяциях и т. д. Все это

необходимо для оценки генетической структуры сортов и гибридов, а также для сохранения и эффективного использования существующего генофонда кукурузы в селекции. Маркерная технология уже несколько десятилетий успешно используется в ВИР для изучения пшеницы, ржи, тритикале, ячменя, кукурузы, подсолнечника, некоторых овощных культур и др. В 2012–2018 гг. электрофорез белков был внедрен в систему Россельхознадзора (утвержден Министерством сельского хозяйства Российской Федерации в 2002 г.) в качестве стандартного лабораторного метода семенного контроля. В Беларуси метод имеет статус государственного стандартного и включен в ГОСТ этой страны. Его надежность неоднократно подтверждена на большом коллекционном и селекционном материале и даже примерами из арбитражной практики (Konarev et al., 1990; Kerv, Sidorova, 2018).

Маркерная технология включает следующие этапы:

1. Электрофоретический анализ запасных белков позволяет контролировать процесс создания генетически однородных инбредных линий, что является одним из условий получения высокопродуктивных гибридов. У генетически чистой линии все зерна выборки (50–100 семян) дают одинаковый спектр. Анализ спектров зеина позволяет полностью контролировать процесс перехода большинства генов в гомозиготное состояние, наглядно показывая селекционеру момент, на котором создание той или иной линии завершается. Разным линиям для достижения полной гомозиготности требуется различное число поколений самоопыления. Благодаря использованию электрофореза зеинов ускоряется процесс создания генотипов и улучшается «качество» инбредных линий. Для большинства инбредных линий характерны специфические спектры зеина, что делает возможным их маркирование с последующей паспортизацией, регистрацией и созданием баз данных спектров не только линий, но и созданных на их основе межлинейных гибридов разной степени сложности.

2. Спектры зеина позволяют с большой надежностью идентифицировать и регистрировать генотипы – выявлять генотипический состав популяций, определяя соотношение генотипов в популяциях, оценивать степень их генетического родства и т. п. По составу спектров зеина можно судить о родстве линий и сортов (предполагать генетическую близость и общность происхождения).

3. В ходе дальнейшего развития методологии было установлено, что в спектрах зеина, помимо компонентов, маркирующих генотипы, обнаруживаются такие, наличие которых с различным уровнем достоверности коррелирует с проявлением селекционно ценных и экономически важных признаков и, следовательно, они могут служить маркерами этих признаков.

Предлагаемая вниманию читателей статья обобщает результаты многолетнего изучения генофонда кукурузы в ВИР. На конкретных примерах показана эффективность использования белковых маркеров в селекции. Кроме того, проведено сравнение номенклатуры зеина после разделения его электрофорезом в полиакриламидном геле (PAG) в кислом буфере, принятой в ВИР, с номенклатурой зеина после SDS-PAGE, повсеместно используемой в зарубежном научном сообществе.

Материалы и методы

Исследования проводили в отделе биохимии и молекулярной биологии ВИР в период с 1987 по 2022 г. Объект исследования – линии, популяции, сорта и гибриды куку-

рузы (*Zea mays* L.) из коллекции ВИР и предоставленные ведущими селекционерами страны, а также образцы диких родичей кукурузы – теосинте (*Euchlaena* Schrad.) из коллекции ВИР, всего около полутора тысяч образцов.

Электрофорез зеина в кислом буфере проводили в вертикальных пластинах полиакриламидного геля. Пластина содержит 10% акриламида и 8 М мочевины. В раствор для экстракции зеина входит 6 М мочевины и 0,01 М дитиотрейтол. Электрофорез идет без охлаждения в течение 4 ч 30 минут при напряжении 500–580 В по стандартной методике ISTA (International Seed Testing Association), разработанной с участием отдела биохимии и молекулярной биологии ВИР (International rules..., 1996). Окрашивание гелевых пластин длится 16 часов, затем пластины отмываются, высушиваются и сканируются. Регистрация электрофоретических спектров зеина проводилась путем сравнения со стандартом – французской самоопыленной линией кремнистой кукурузы «F2»,

комбинации были обозначены нами следующим образом – «36–39–40», «38–57», «52–67», «64–69». Отдельные компоненты из комбинаций также могут встречаться самостоятельно.

Иллюстрации (рис. 1–4) демонстрируют различия в уровне генетического полиморфизма сортов – от высокого у 'Reid's Yellow Dent' и 'Schindelmeiser', до низкого у 'Lancaster Sure Crop' и 'Funk's Crug Corn'. Сорт зубовидной кукурузы 'Reid's Yellow Dent' отличается высоким полиморфизмом. Тем не менее и для него были выявлены маркерные компоненты, встречающиеся у большинства генотипов. Компоненты же в позициях 40 и 63 имеют 100-процентную встречаемость. Высокий полиморфизм по спектрам зеина сорту обеспечивают разные сочетания компонентов в позициях 64, 65 и 66. В нашей базе электрофоретических спектров оказалось много линий, которые имели близкое сходство по указанным маркерам с биотипами (генотипами) этого сорта (рис. 1).

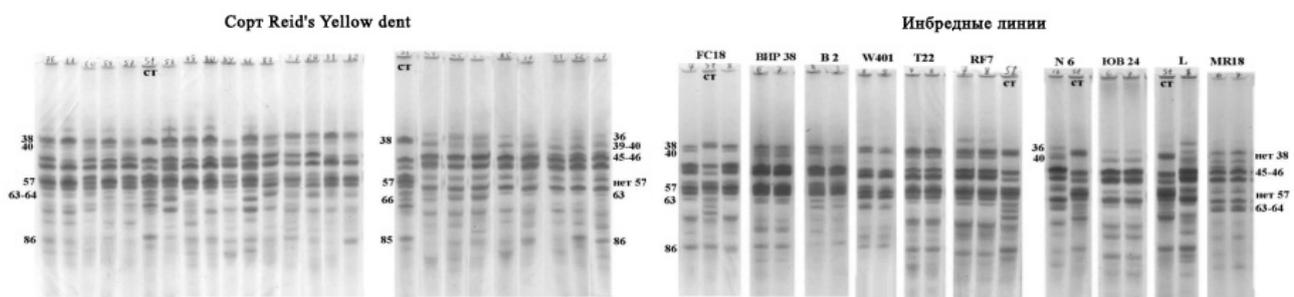


Рис. 1. Маркерные компоненты, идентичные для спектров зеина сорта 'Reid's Yellow Dent' и ряда инбредных линий (цифрами показаны позиции маркерных компонентов («39–40», 63, 64 и 65); стандарт (СТ) – инбредная линия «F2»)

Fig. 1. Marker components identical for the zein patterns of cv. 'Reid's Yellow Dent' and a number of inbred lines (the numbers show the positions of the marker components ("39–40", 63, 64 and 65); standard reference (CT): inbred line "F2")

экстракт зеина которой наносился на каждую пластину. Номера белковых компонентов соответствуют величинам их электрофоретической подвижности (Kerv, Sidorova, 2018).

Результаты и обсуждение

Благодаря исследованиям, проводимым в отделе биохимии и молекулярной биологии ВИР, база данных маркерных компонентов зеина постоянно пополняется. Информация, заключенная в этой базе, в дальнейшем используется для проведения сравнительного анализа линий, сортов и гибридов кукурузы, при подборе исходных родительских форм (сортов, линий, простых гибридов и т. д.) для достижения высокого эффекта гетерозиса, и для других селекционных целей. По маркерным компонентам можно судить о родословных используемых инбредных линий, что необходимо учитывать при подборе генетически отдаленных пар для скрещивания. Такой подход позволяет избежать скрещивания близкородственных или даже сестринских линий, при котором фактически нет гетерозисного эффекта, и дает возможность получить гибриды, в которых гетерозис хорошо проявляется.

В процессе работы было выяснено, что некоторые компоненты в белковых спектрах могут быть «сцеплены», то есть образуют комбинации полипептидов. Такие

Для сортов кремнистой кукурузы характерна наибольшая встречаемость типов спектров с комбинацией маркерных компонентов «38–57». Так, у сорта кремнистой кукурузы 'Schindelmeiser' комбинация маркерных компонентов «38–57» встречается в спектрах с частотой 98%. Также в большинстве спектров этого сорта присутствуют компоненты в позициях 63 и 65. Из нашей базы данных были подобраны инбредные линии, электрофоретические спектры которых имели сходство с этим сортом по указанным выше маркерам (рис. 2). Другой сорт кремнистой кукурузы 'Gloria Janetzi' имеет 100% спектров с комбинацией «38–57» (Sidorova et al., 2012).

Установлено, что маркерами сорта зубовидной кукурузы 'Lancaster Sure Crop' могут служить комбинация компонентов «52–67» (встречаемость 100%) и отдельные компоненты (позиции 63 и 64), присутствующие в большинстве спектров сорта. Из нашей базы данных были подобраны линии, электрофоретические спектры которых имеют упомянутые выше маркеры (рис. 3). В спектрах линий кремнистой кукурузы комбинация компонентов «52–67» встречается очень редко. Эта комбинация маркерных компонентов отсутствует и в спектрах сортов кремнистой кукурузы 'Schindelmeiser' (см. рис. 2) и 'Gloria Janetzi'.

У позднеспелого сорта зубовидной кукурузы 'Funk's Crug Corn' спектры с комбинацией маркерных компонентов «38–57» не встречаются. Для этого сорта в качестве

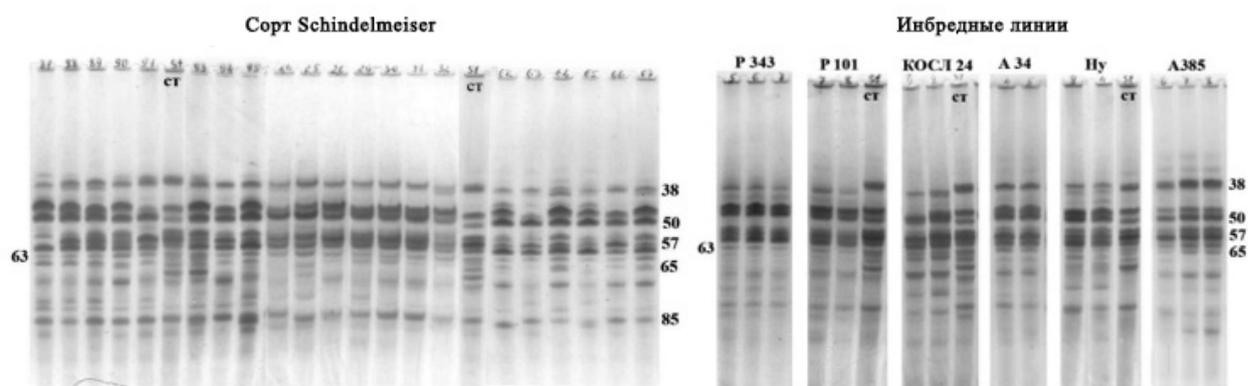


Рис. 2. Маркерные компоненты, идентичные для спектров зеина сорта 'Schindelmeiser' и ряда инбредных линий (цифрами показаны позиции маркерных компонентов («38–57», 63 и 65); стандарт (ст) – инбредная линия «F2»)

Fig. 2. Marker components identical for the zein patterns of cv. 'Schindelmeiser' and a number of inbred lines (the numbers show the positions of the marker components ("38–57", 63 and 65); standard reference (ст): inbred line "F2")

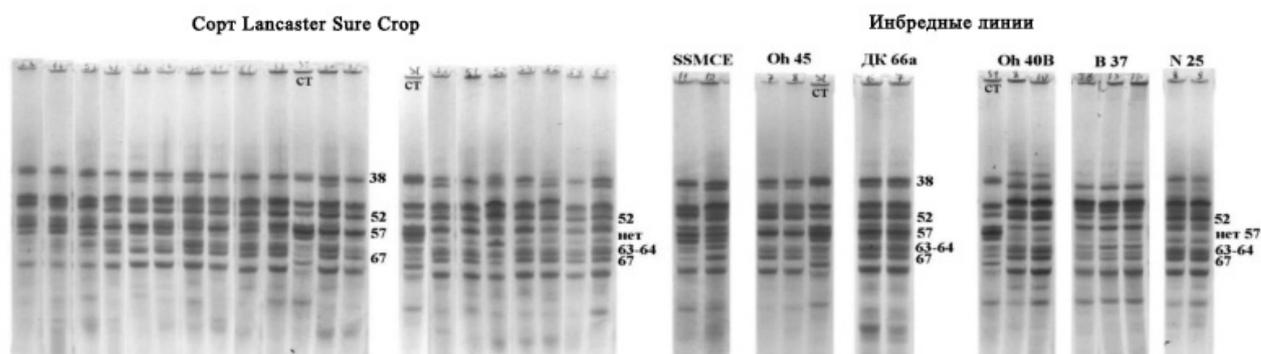


Рис. 3. Маркерные компоненты, идентичные для спектров сорта 'Lancaster Sure Crop' и ряда инбредных линий (цифрами показаны позиции маркерных компонентов («52–67», 63 и 64); стандарт (ст) – инбредная линия «F2»)

Fig. 3. Marker components identical for the zein patterns of cv. 'Lancaster Sure Crop' and a number of inbred lines (the numbers show the positions of the marker components ("52–67", 63 and 64); standard reference (ст): inbred line "F2")

маркеров установлены компоненты в позициях 40, 45 и 46, присутствующие в большинстве спектров, а также маркерная комбинация компонентов «64–69» (встречаемость 96%). Линий с такими маркерами в нашей базе данных оказалось немного (рис. 4).

Поскольку сорта и линии кремнистой и зубовидной кукурузы имеют различную генетическую основу, их можно использовать при создании высокоурожайных гетерозисных гибридов. Лучшие двойные гибриды были получены скрещиванием инбредных линий, созданных на основе либо выделенных из разных сортов. Родительские линии, созданные на основе разных сортов кукурузы, как правило, существенно отличаются друг от друга по наличию маркерных компонентов в спектрах. При скрещивании они дают гибриды с высоким гетерозисным эффектом (Sidorova et al., 2012).

В результате многократных самоопылений у инбредных линий могут снизиться устойчивость к болезням, урожайность и другие экономически важные биологические показатели. Такие линии требуют своевременного улучшения. Для этого селекционеры скрещивают их со свободноопыляющимися сортами. Успех достигается при использовании генетически разнородного материала. В выборе сорта для скрещивания существенную помощь также могут оказать белковые (зеиновые) маркеры. В ка-

честве подтверждения этого приведем пример из практики. Селекционер В. Г. Гаркушка на Кубанской опытной станции ВИР создал линию 205МВ. Для скрещивания были подобраны формы, отличающиеся по спектрам зеина. Материнской формой служил сорт кремнистой кукурузы MA21. Спектр линии MA21 отличался комбинацией маркерных компонентов «64–69». В сорте 'Schindelmeiser' спектров с комбинацией компонентов «64–69» оказалось всего 4%. Скрещиваемые формы были очень разными не только фенотипически, но и по спектрам зеина (рис. 5). Созданная в результате этой работы линия 205МВ обладает высокой комбинационной способностью и в настоящее время с успехом используется в селекции.

Известно много районированных гибридов селекции Краснодарского научно-исследовательского института сельского хозяйства (КНИИСХ) им. П.П. Лукьяненко, в которые вошла линия зубовидной кукурузы W64 с высокой комбинационной способностью. Она использовалась в качестве родительской формы в простом межлинейном гибриде (W64 × Сг25) и во многих других гибридах. Линии различаются по маркерным компонентам зеина. Так, в спектре материнской линии W64 нет комбинации маркерных компонентов «38–57», но имеется интенсив-

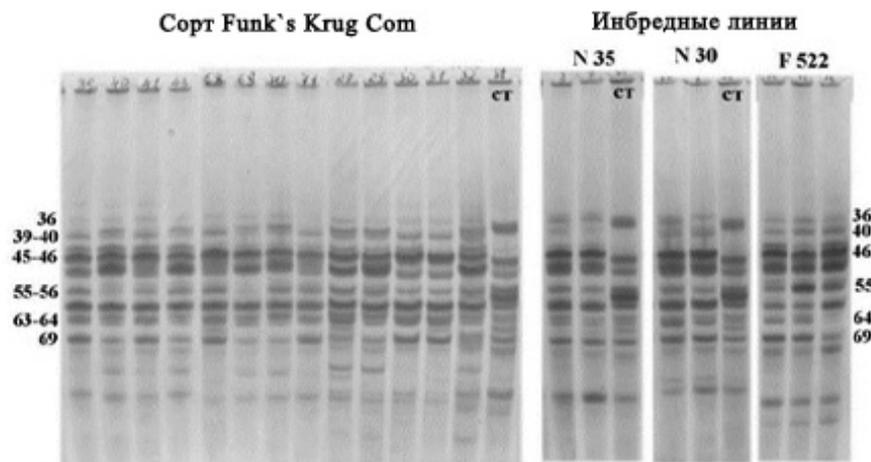


Рис. 4. Маркерные компоненты, идентичные для спектров зеина сорта 'Funk's Krug Corn' и ряда инбредных линий (цифрами показаны позиции маркерных компонентов (40, «45–46», 63 и «64–69»); стандарт (ст) – инбредная линия «F2»)

Fig. 4. Marker components identical for the zein patterns of cv. 'Funk's Krug Corn' and a number of inbred lines (the numbers show the positions of the marker components (40, "45–46", 63 and "64–69"); standard reference (ст): inbred line "F2")

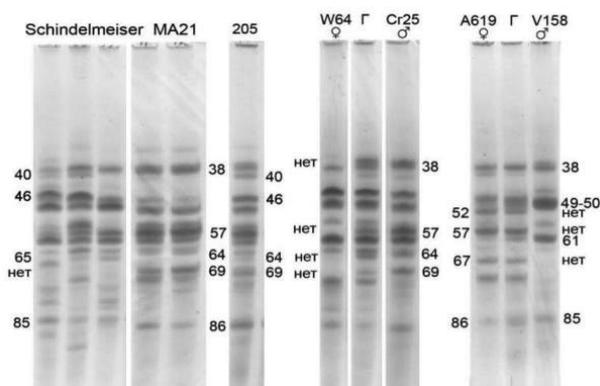


Рис. 5. Контроль наследования маркерных компонентов родительских форм в ходе создания инбредной линии 205MB и простых позднеспелых высокогетерозисных гибридов (Г) W64 × Cr25 и A619 × V158

Fig. 5. Control over the inheritance of marker components in parental forms during the development of the 205MB inbred line and simple late-maturing highly heterotic hybrids (G) W64 × Cr25 and A619 × V158

ный компонент в позиции 46, которого нет в отцовской линии. В то же время в спектрах отцовской линии присутствуют сразу две комбинации маркерных компонентов «38–57» и «64–69», которые являются и маркерами гибридности.

На рисунке 6 представлены спектры инбредных линий (N6, Mc401 и др.) и их гибридов (Г), отличающихся высокой степенью гетерозиса. Цифрами (32, 37, 38, 40, 69 и т. д.) обозначены основные маркерные компоненты гибридности (происходящие от отцовской линии, присутствующие у гибрида и отсутствующие у материнской линии). Из представленных спектров видно, что родительские линии высокогетерозисных гибридов достаточно сильно отличаются друг от друга по компонентному составу (по трем-четырем компонентам).

Для увеличения генетического разнообразия генофонда культурных форм целесообразны отдаленные скрещивания с дикорастущими родичами. Успех селекции кукурузы с привлечением генетического материала дикорастущих родичей во многом зависит от знания характера и степени их генетического разнообразия, а также родства с культурными формами. Гибридизация

культурных растений с дикими родичами позволяет обогатить их генофонд, который сужается (обедняется) в ходе длительного искусственного отбора перспективных форм в процессе селекции. Для кукурузы таковым является теосинте (*Euchlaena*). Нами изучены белковые спектры зеина дикорастущего теосинте и его естественного гибрида с кукурузой. Целью было определить степень участия дикорастущего родича в формировании гибрида. Установлено, что изученный образец теосинте состоит из двух генетически различных форм. Они отличаются по наличию и отсутствию в спектрах зеина маркерного компонента в позиции 57. Компонентный состав электрофоретических спектров зеина естественного гибрида кукурузы и теосинте позволяет высказать предположение о различной избирательности скрещивания этих форм теосинте с кукурузой. Преимущественно скрещиваются с кукурузой растения теосинте, у которых в спектрах зеина отсутствует маркерный компонент в позиции 57 (рис. 7).

Информация о возможном участии теосинте в формировании различных сортов кукурузы подробно освещалась нами ранее (Sidorova et al., 2010a; 2015).

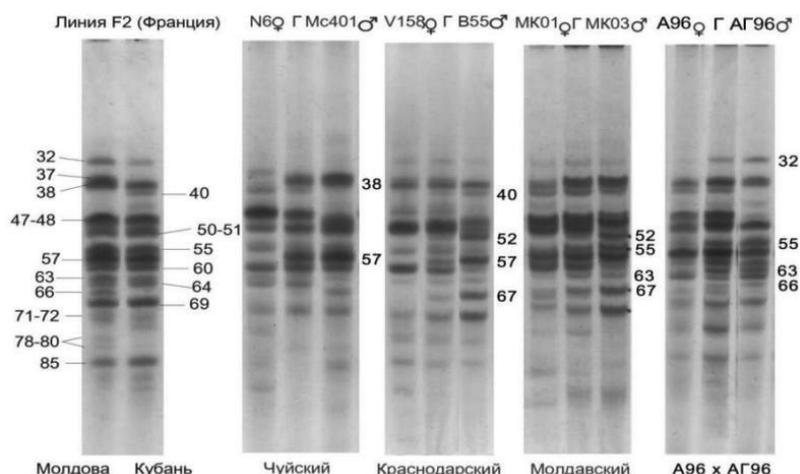


Рис. 6. Наследование компонентов зеина исходных родительских линий в простых гибридах (Г) первого поколения: Чуйский, Краснодарский, Молдавский и A96 × AG96

(цифрами обозначены маркерные компоненты гибридности; стандарт – инбредная линия «F2»)

Fig. 6. Inheritance of zein components in the original parental lines by simple hybrids (G) of the first generation: Chuisky, Krasnodarsky, Moldavsky, and A96 × AG96

(the numbers indicate the marker components of hybridity; standard reference: inbred line “F2”)

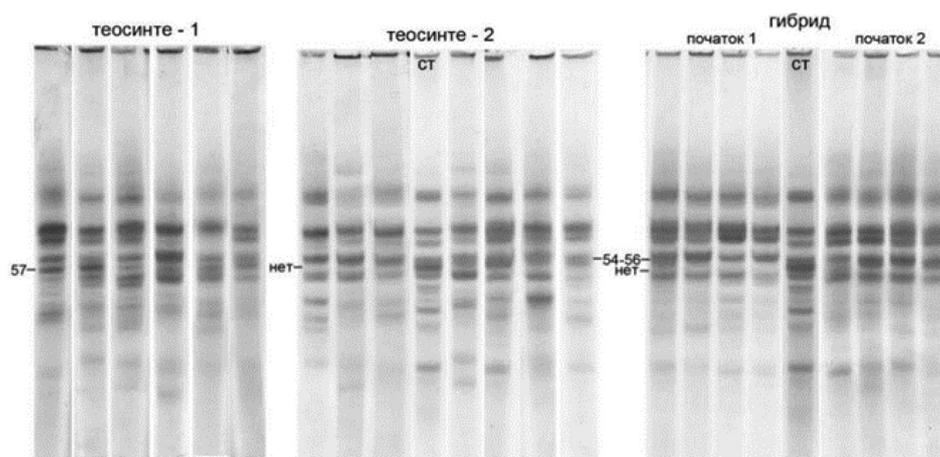


Рис. 7. Электрофоретические спектры зеина теосинте и его естественного гибрида с кукурузой: Теосинте-1 и Теосинте-2 – две генетические формы теосинте; стандарт (СТ) – инбредная линия «F2»

Fig. 7. Zein electrophoretic patterns of teosinte and its natural hybrid with maize: Teosinte-1 and Teosinte-2, two genetic forms of teosinte; standard reference (СТ): inbred line “F2”

В настоящее время назрела необходимость провести сравнение номенклатуры зеина после разделения его электрофорезом в полиакриламидном геле (ПАГ) в кислом буфере, принятой в ВИР, с номенклатурой зеина после SDS-PAGE, используемой зарубежными учеными. Изначально для этого нами был изучен ряд образцов кукурузы, ранее проанализированных учеными Института генетики и цитологии Национальной академии наук Беларуси с помощью SDS-PAGE (Orlovskaya et al., 2015). Мы проанализировали эти же образцы в ПАГ в кислом буфере и сопоставили компоненты спектров, полученных с помощью двух методик. В дальнейшем мы планируем отдельную публикацию по этой работе. Полученные теоретические данные по компонентному составу спектров были использованы при написании этой статьи.

Самым распространенным классом запасного белка кукурузы является α -зеин, полипептиды которого имеют молекулярную массу (Mr) ~ 19 кДа и 22 кДа. Оценки

размера и сложности этого класса зеина у разных исследователей значительно различаются. Полипептиды α -зеина содержат от 210 до 245 аминокислотных остатков. Все они отличаются высоким содержанием глутамина (25%), лейцина (20%), аланина (15%) и пролина (11%); полипептиды, содержащие лизин, не обнаружены (Thompson, Larkins, 1994). Для α -зеина была разработана система классификации. Хотя принято делить его на две группы на основе миграции в SDS-PAGE (Coleman, Larkins, 1999), сравнение последовательностей четко показывает разделение на три подгруппы: α -зеин с Mr ~ 22 кДа и подгруппы α -зеина, обозначенные В и D, с Mr ~ 19 кДа. Белки внутри каждой подгруппы имеют 75–95% идентичных аминокислотных остатков, тогда как сходство между подгруппами сохраняется только на уровне 40–55%. Гены, кодирующие белки α -зеина кукурузы, составляют большое мультигенное семейство примерно из 75 членов. Это семейство можно разделить на четыре

подсемейства на основе нуклеотидных последовательностей образующих его генов и предполагаемых аминокислотных последовательностей кодируемых белков (Liu, Rubenstein, 1992; Feng et al., 2009). Методом иммулокализации было показано, что большая часть генов α -зеина либо не активны, либо их экспрессия в развивающемся эндосперме находится на очень низком уровне (Woo et al., 2001). Кроме разницы в размерах существует значительная гетерогенность полипептидов α -зеина по заряду при IEF и двумерном электрофорезе. Весьма эффективно выявляется гетерогенность α -зеина методом электрофореза в PAG в кислом буфере. Компонентам α -зеина с $M_r \sim 19$ кДа и 22 кДа (по результатам SDS-PAGE) при электрофорезе в PAG в кислом буфере в спектрах соответствуют две интенсивно проявляющиеся зоны.

Мы успешно использовали гетерогенность α -зеина для идентификации инбредных линий и гибридов. Ниже представлены данные электрофореза в PAG в кислом буфере белков разных инбредных линий, которые отличались по фенотипу (кремнистые, зубовидные, восковидные и др.), периоду созревания (раннеспелые и позднеспелые) и биохимическим характеристикам зерна (рис. 8).

Все образцы проверяли на генетическую однородность, то есть все зерна выборки имели один, свойственный данной линии тип спектра зеина (Kerv, Sidорова, 2018). Наибольшее количество компонентов спектров, полученных при электрофорезе зеина в PAG в кислом буфере (позиции от 45 до 52), соответствует α -зеину с $M_r \sim 22$ кДа в спектрах, полученных по методике SDS-PAGE. У одних линий α -зеину с $M_r \sim 22$ кДа соответствует четыре компонента, записанных в величинах r_f , у других – только один или два (см. рис. 8). α -зеину с 19 кДа соответствуют компоненты, которые могут проявляться в позициях от 53 до 61. У разных линий эта зона может иметь от одного до трех компонентов. Это показывает, что экспрессия α -зеинов может находиться на низком уровне. Среди компонентов α -зеина с $M_r \sim 22$ кДа нами был выявлен маркер восковидной кукурузы, соответствующий позиции 47 по номенклатуре, принятой в ВИР (рис. 8, 9).

В селекции при создании новых линий восковидной кукурузы в качестве исходной формы часто используют лучшие линии зубовидной кукурузы. На рисунке 9 мы привели несколько примеров этого процесса. Сравнительный анализ спектров зеина линии зубовидной кукурузы

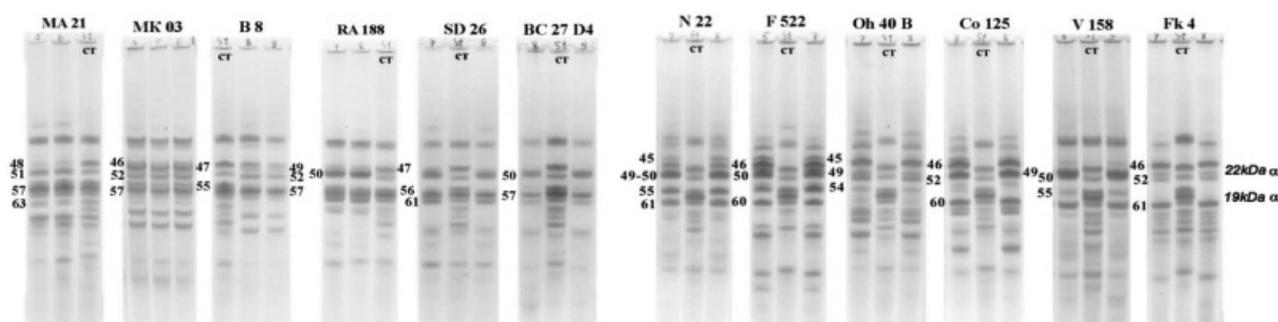


Рис. 8. Электрофоретические спектры зеина инбредных линий кукурузы (цифрами обозначены позиции компонентов, по которым выявлены различия; стандарт (ст) – инбредная линия «F2»)

Fig. 8. Zein electrophoretic patterns of inbred maize lines (the numbers indicate the positions of components for which differences were found; standard reference (ct): inbred line “F2”)

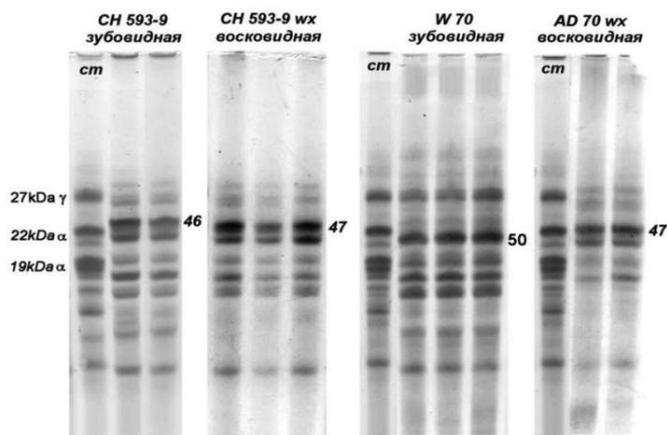


Рис. 9. Электрофоретические спектры зеина исходных линий зубовидной кукурузы и новых селекционных линий восковидной кукурузы (компонент в позиции 47 – маркер восковидности; стандарт (ст) – инбредная линия «F2»)

Fig. 9. Zein electrophoretic patterns of the original lines of dent maize and new breeding lines of waxy maize (the component in position 47 is a waxiness marker; standard reference (ct): inbred line “F2”)

рузы СН593-9 и ее аналога после насыщающих скрещиваний с носителем гена *wx* (СН593-9 *wx*) показал снижение интенсивности проявления (окрашивания) большинства компонентов в спектре зеина новой линии восковидной кукурузы. Однако наиболее интересен факт появления в спектре новой линии восковидной кукурузы интенсивного компонента в позиции 47, которого нет в спектрах исходной линии. Другая линия восковидной кукурузы АД70 *wx* создана на основе линии зубовидной кукурузы W70. Спектр новой линии отличается от исходной линии низкой интенсивностью большинства компонентов и даже потерей некоторых из них. Новая линия АД70 *wx* отличается присутствием в спектре интенсивного компонента в позиции 47, отсутствующего в спектре исходной линии зубовидной кукурузы. Таким образом, компонент в позиции 47 может служить белковым маркером для линий восковидной кукурузы. Примеры проявления маркера восковидности в спектрах новых восковидных линий представлены нами в отдельных публикациях (Matveeva et al., 2015; Sidorova et al., 2018).

Вторым по величине классом зеина является γ -зеин. Уровень экспрессии генов γ -зеина гораздо выше, чем генов α -зеина, несмотря на то что последние кодируются большим числом генов (Kodrzycki et al., 1989). Это компоненты γ -зеина с Мг ~ 16 и 27 кДа, которые при фракционировании методом SDS-PAGE соответствуют одной или двум зонам в спектрах, полученных при электрофорезе зеина в кислом буфере. Они богаты цистеином и растворяются только в присутствии редуцирующего агента, поэтому при изучении вторичной структуры их молекул существуют определенные сложности. Размер белка γ -зеина с Мг ~ 27 кДа составляет примерно 180 аминокислотных остатков. Он характеризуется высоким содержанием цистеина (7%) и исключительно высоким – пролина (25%). В отличие от α -зеина, в γ -зеине присутствуют лизин и триптофан (Wang, Esen, 1986). При электрофорезе в кислом буфере γ -зеину соответствуют компоненты с самой низкой подвижностью, за исключением компонента с Мг ~ 16 кДа.

Полипептиды зеина с Мг ~ 16 кДа (γ -зеин) и 15 кДа, относящиеся к классу β -зеина, по распространенности являются следующими после α -зеина белками. β -зеин с Мг ~ 15 кДа состоит из 160 аминокислотных остатков,

содержит меньше глутамина (16%), лейцина (10%) и пролина (9%), чем α -зеин, но в нем значительно больше серосодержащих аминокислот метионина (7%) и цистеина (4%).

Полипептиды с Мг ~ 15 кДа (β -зеин) и 16 кДа (γ -зеин) имеют относительно низкую молекулярную массу. По всей вероятности, γ -зеины с Мг ~ 27 кДа и 50 кДа возникли независимо из дублированных копий предкового гена в результате вставки участков tandemных пептидных повторов. Пространственная экспрессия β -зеина с Мг ~ 15 кДа была очень похожа на экспрессию γ -зеина с Мг ~ 27 кДа во время развития эндосперма (Lending, Larkins, 1989; Coleman, Larkins, 1999; Woo et al., 2001).

Следует отметить, что среди полипептидов γ -зеина нами были выявлены маркеры раннеспелости – γ -зеины с Мг ~ 27 кДа и 16 кДа, которые соответствуют комбинации компонентов «38–57». Известно, что признак раннеспелости наиболее часто встречается среди образцов кремнистой кукурузы и реже – среди образцов зубовидной кукурузы. Перед нами стояла задача выявить в электрофоретических спектрах зеина маркерные компоненты признака раннеспелости, то есть компоненты, характерные для ультрараннеспелых и раннеспелых образцов кукурузы и отсутствующие в спектрах зеина позднеспелых линий и сортов кукурузы. Для проведения данной работы мы выбрали контрастные по периоду вегетации самоопыленные линии и сорта – раннеспелые образцы групп спелости ФАО 100-299 и 42–55 дней до цветения початка и позднеспелые группы спелости ФАО 700-800 и 70–80 и более дней до цветения початка. В качестве стандарта взяли раннеспелую самоопыленную линию «F2» кремнистой кукурузы. Установлено, что в спектрах зеина большинства изученных ультрараннеспелых и раннеспелых линий и сортов кукурузы присутствует маркерная комбинация компонентов «38–57». На рисунке 10 представлены лишь некоторые из них. Для сравнения изучили позднеспелые линии зубовидной кукурузы. Маркерная комбинация компонентов «38–57», характерная для спектров раннеспелых линий кремнистой, полузубовидной и зубовидной кукурузы, в спектрах позднеспелых образцов не выявлена (см. рис. 10). Нет ее и в спектрах позднеспелого сорта 'Funk's Crug Corn' (см. рис. 4). Эффективность и надежность выявлен-

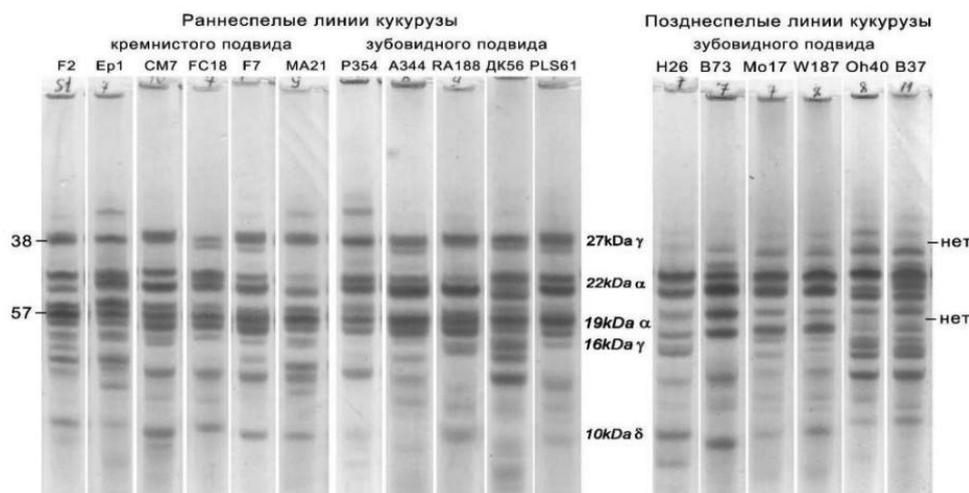


Рис. 10. Электрофоретические спектры зеина раннеспелых и позднеспелых линий кукурузы (комбинация компонентов «38–57» – маркер раннеспелости; стандарт (st) – инбредная линия «F2»)

Fig. 10. Zein electrophoretic patterns of early- and late-maturing maize lines (the combination of components «38–57» is a marker of earliness; standard reference (st): inbred line «F2»)

ных маркеров признака раннеспелости продемонстрирована на раннеспелых и позднеспелых образцах кукурузы (линиях, гибридах, сортах) из коллекции ВИР, а также на линиях и гибридах, предоставленных ведущими селекционерами нашей страны. Информация об этих маркерах более подробно отражена в наших отдельных публикациях (Sidorova et al., 2004, 2012).

Наименее распространенным, но четко различимым является γ -зеин с $M_r \sim 50$ кДа. Относительная подвижность этого белка заметно отличается от его расчетной $M_r \sim 33$ кДа (Woo et al. 2001). Полипептид с $M_r \sim 50$ кДа (γ -зеин) выявлен нами в линиях и сортах лопающейся кукурузы, зерновки которой характеризуются большим удельным весом стекловидного эндосперма. По номенклатуре зеина после электрофореза в ПАГ в кислом буфере, принятой в ВИР, γ -зеину с $M_r \sim 50$ кДа соответствует компонент в позиции 32, имеющий самую низкую подвижность. В результате анализа спектров зеина большого числа линий и местных сортов лопающейся кукурузы из коллекции ВИР было выяснено, что отличительным маркером для изученных образцов служит присутствие в их электрофоретических спектрах компонента в позиции 32. Этот компонент одновременно является одним из маркеров гибридности при скрещивании линий зубовидной кукурузы и новых линий лопающейся (если они используются в качестве отцовской формы), дающих гетерозисный эффект (рис. 11). Из новых линий лопающейся кукурузы выделена линия АГ69, которая имела высокую комбинационную способность и высокие технологические и вкусовые качества зерна. Так как эта линия является хорошим опылителем, она участвовала в получении многих гибридов в качестве отцовской формы. Чем интенсивнее в спектрах гибридов проявлялся компонент в позиции 32, тем более высокие технологические свойства (взрываемость) имели эти образцы. Так, гибриды, в спектрах зеина которых отсутствовал компонент в позиции 32, теряли свои технологические качества (зерно не взрывалось). Новая линия лопающейся кукурузы АГ96 создана на основе зубовидной линии А96. Для электрофоретического спектра этой линии характерно наличие интенсивных компонентов в позициях 32 и 37 и комбинации компонентов «38–57». Компоненты в позициях 32 и 66 вошли в генотип новой линии от лопающейся кукурузы, участвовавшей в создании линии

АГ96. Основные компоненты, характерные для новой линии АГ96, обнаружены также в белозерных местных сортах лопающейся кукурузы к-683 (см. рис. 11) и к-241. Высокогетерозисный гибрид, полученный скрещиванием линии зубовидной кукурузы А96 с линией лопающейся кукурузы АГ96, был изучен методом электрофореза. Линии А96 и АГ96 различаются по семи компонентам. Маркерами гибридности в данной комбинации являются только два компонента в позициях 32 и 66, присутствующие в спектрах отцовской линии (АГ96) и отсутствующие в материнской линии (А96). Однако у материнской линии есть несколько компонентов, отсутствующих у отцовской линии. Это увеличивает разницу родительских линий. Как правило, чем сильнее отличие между материнскими и отцовскими линиями по спектрам зеина, тем выше эффект гетерозиса у гибридов. Все гибриды, полученные с участием линии лопающейся кукурузы АГ96, являются высокогетерозисными. Более подробно характеристика местных сортов и новых линий лопающейся кукурузы по спектрам зеина представлена в нашей отдельной публикации (Sidorova et al., 2010b).

Белок δ -зеин имеет небольшой размер и состоит из 130 аминокислот. Богатые серосодержащими аминокислотными остатками полипептиды δ -зеина кодируются только двумя генами (Xu, Messing, 2009). δ -зеин характеризуется высоким содержанием метионина (23%). δ -зеин с $M_r \sim 18$ кДа отличается от δ -зеина с $M_r \sim 10$ кДа не только молекулярной массой, но и наличием часто повторяющейся богатой метионином вставки из 53 аминокислот в центральной части молекулы. В остальном аминокислотные последовательности очень похожи друг на друга (Woo et al. 2001). Компонент δ -зеина с $M_r \sim 18$ кДа в спектрах часто бывает скрыт компонентами близкой подвижности α -зеина с $M_r \sim 19$ кДа. Как правило, для δ -зеина характерно высокое содержание метионина, для γ -зеина – цистеина, тогда как β -зеин богат как цистеином, так и метионином. Из литературных источников известно, что высокий уровень экспрессии δ -зеина с $M_r \sim 10$ кДа повышает содержание метионина, но анализ белка инбредных линий В73 и Мо17 с помощью SDS-PAGE показывает, что повышение уровня метионина происходит за счет цистеина, присутствующего в β - и γ -зеине. В результате происходит снижение интенсивности проявления компонентов β - и γ -зеина (Wu et al., 2012). Ана-

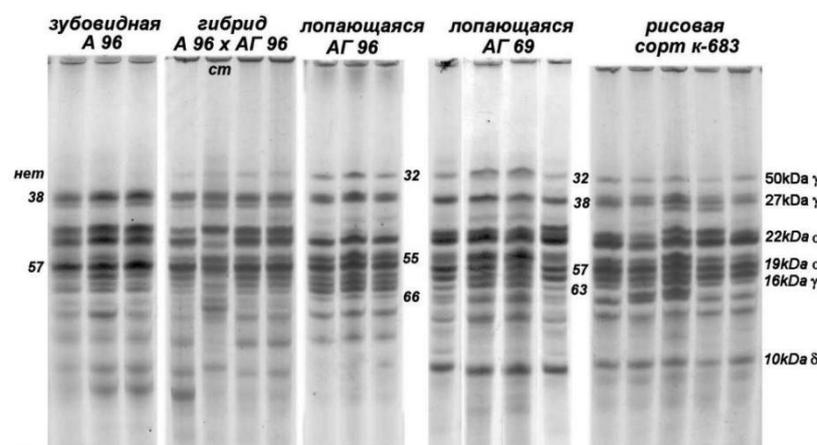


Рис. 11. Электрофоретические спектры зеина исходных линий зубовидной кукурузы и новых селекционных линий, а также сортов лопающейся кукурузы (компонент в позиции 32 – маркер лопающейся кукурузы; стандарт (ст) – инбредная линия «F2»)

Fig. 11. Zein electrophoretic patterns of the original dent corn lines and new breeding lines, and popcorn cultivars (the component in position 32 is a popcorn marker; standard reference (ст): inbred line “F2”)

логичные данные получены нами для тех же инбредных линий при электрофорезе в ПАГ в кислом буфере (рис. 12). Согласно номенклатуре зеина после электрофореза в ПАГ в кислом буфере, принятой в ВИР, позиция полипептида δ -зеина с Мг ~ 10 кДа совпадает с компонентами быстрой подвижности (позиции 85 и 86 в спектрах). В спектрах инбредной линии В73 δ -зеин с Мг ~ 10 кДа (позиция 86) проявляется интенсивно, γ -зеин с Мг ~ 27 кДа представлен одним слабым компонентом, а γ -зеин с Мг ~ 16 кДа отсутствует (нет компонента в позиции 63). Напротив, у линии Мо17 δ -зеин 10 кДа очень слабой интенсивности (позиция 86), при этом γ -зеин с Мг ~ 27 кДа (позиции 39 и 40) и γ -зеин с Мг ~ 16 кДа (позиция 63) хорошо проявляются. То же самое можно наблюдать в спектрах для компонентов β -зеина с Мг ~ 15 кДа. У линии В73 его нет, а у линии Мо17 β -зеин с Мг ~ 15 кДа (позиция 66) хорошо проявляется. Таким образом, эти компоненты спектра зеина, полученные электрофорезом в ПАГ в кислом буфере, очевидно соответствуют компонентам β - и δ -зеинов, согласно номенклатуре, разработанной для SDS-PAGE.

что отбор образцов с высоким содержанием метионина из популяций кукурузы, по-видимому, приводит к низкому уровню накопления богатого цистеином γ -зеина с Мг ~ 27 кДа (Newell et al., 2014). Эти результаты позволили авторам предположить, что увеличение запаса метионина требует увеличенного поступления восстановленных форм серы от цистеина к метионину, тем самым уменьшая накопление γ -зеина с Мг ~ 27 кДа.

Следуя данным по накоплению δ -зеина с Мг ~ 10 кДа, полученным из литературных источников, мы подобрали инбредные линии, электрофоретические спектры которых контрастно отличались по интенсивности проявления компонентов в позициях 85 и 86, соответствующих полипептидам, богатым метионином (рис. 13).

На рисунке 13 показана разная интенсивность проявления δ -зеина с Мг ~ 10 кДа (соответствует компонентам в позициях 85 и 86). Аналогичные результаты были получены при использовании значительной подборки инбредных линий. В левой части рисунка представлены спектры линий, в которых интенсивно проявляется δ -зеин с Мг ~ 10 кДа, в правой – спектры линий, в которых он

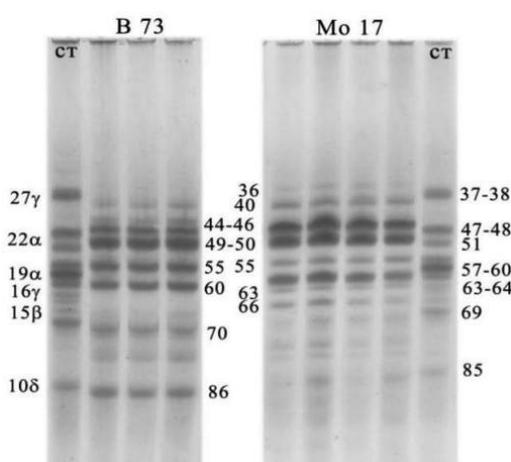


Рис. 12. Демонстрация накопления метионина и цистеина в зерне по интенсивности проявления (окрашивания) компонентов электрофоретических спектров зеина инбредных линий В73 и Мо17 (цифрами обозначены позиции компонентов в спектрах зеина после электрофореза в ПАГ в кислом буфере; стандарт (СТ) – инбредная линия «F2»)

Fig. 12. Demonstration of methionine and cysteine accumulation in grain by the intensity of manifestation (staining) of zein electrophoretic pattern components in inbred lines B73 and Mo17 (the numbers indicate the positions of the components in zein patterns after electrophoresis in PAG in an acidic buffer; standard reference (СТ): inbred line "F2")

У разных инбредных линий кукурузы полипептиды δ -зеина после SDS-PAGE оказались сходными по подвижности, однако имели разную интенсивность окрашивания, что указывало на варьирование в содержании метионина, вплоть до его отсутствия у некоторых линий (Wu et al., 2012; Wu, Messing, 2014). Изменение уровней метионина среди инбредных линий не дает видимого фенотипа. Однако содержание метионина может достигать достаточного уровня в некоторых сортах кукурузы, что исключает необходимость его добавок в корма животных (Messing, Fisher, 1991). Причина этого заключается в том, что минорные компоненты зеина β , γ и δ имеют высокую долю богатых серой аминокислот и их уровни могут варьировать среди сортов кукурузы. По нашим экспериментальным данным, высокий уровень метионина могут иметь сорта 'Schindelmeiser' (см. рис. 2) и 'Gloria Janetzis', в спектрах которых есть довольно интенсивные компоненты в позициях 85 и 86, соответствующие δ -зеину с Мг ~ 10 кДа. Недавние исследования показали,

очень слабый или отсутствует. В спектрах линий с интенсивным проявлением компонентов в позициях 85 и 86 (δ -зеин с Мг ~ 10 кДа) очень слабо проявляется и даже отсутствует компонент в позиции 38 (γ -зеин с Мг ~ 27 кДа). И наоборот, в спектрах линий со слабым проявлением или отсутствием компонентов в позициях 85 и 86 (δ -зеин с Мг ~ 10 кДа) компоненты в позициях 37 и 38 (γ -зеин с Мг ~ 27 кДа) проявляются интенсивно. Это еще раз показывает, что электрофорез зеина в ПАГ в кислом буфере имеет большие возможности для изучения ценных селекционных свойств кукурузы.

В результате сопоставления номенклатуры зеина после разделения его электрофорезом в ПАГ в кислом буфере с номенклатурой зеина после электрофореза в SDS-PAGE было показано, что выявленные нами маркеры раннеспелости, высокого качества белка, высоких технологических качеств лопающейся кукурузы и других ценных признаков совпадают со значимыми белковыми маркерами этих признаков в номенклатуре SDS-PAGE.

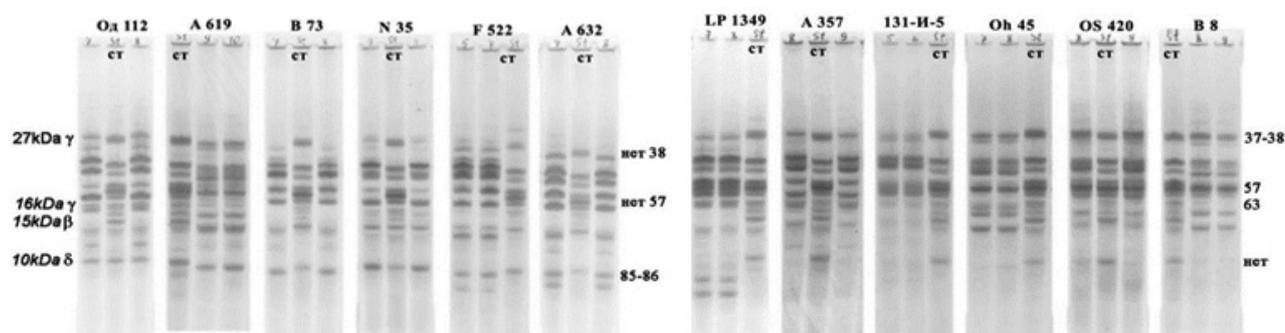


Рис. 13. Демонстрация накопления метионина и цистеина в зерне по интенсивности проявления (окрашивания) компонентов электрофоретических спектров инбредных линий кукурузы (цифрами обозначены позиции компонентов в спектрах зеина после электрофореза в PAG в кислом буфере; стандарт (СТ) – инбредная линия «F2»)

Fig. 13. Demonstration of methionine and cysteine accumulation in grain by the intensity of manifestation (staining) of zein electrophoretic pattern components in inbred maize lines (the numbers indicate the positions of the components in zein patterns after electrophoresis in PAG in an acidic buffer; standard reference (СТ): inbred line “F2”)

Заключение

Приведенные в статье результаты наглядно демонстрируют возможности белковых (зеиновых) маркеров в повышении эффективности гибридной (гетерозисной) селекции. Нами выявлены зеиновые маркеры взрываемости зерен кукурузы, маркеры раннеспелости, восковидности, а также маркеры, указывающие на высокое содержание метионина. Эффективность маркеров продемонстрирована на большом материале из коллекции ВИР, а также на селекционном материале, который был предоставлен нам ведущими селекционерами страны.

Кроме того, в рамках нашей работы было проведено сравнение номенклатуры зеина после разделения его электрофорезом в PAG в кислом буфере, принятой в ВИР, с номенклатурой зеина после SDS-PAGE, принятой зарубежными учеными. Полипептидам α-зеинов с Mг ~ 22 и 19 кДа, обычно наиболее распространенным в генотипах, в спектрах после электрофореза в PAG в кислом буфере соответствуют две наиболее интенсивно проявляющиеся зоны компонентов в позициях с 45 по 52 (Mг ~ 22 кДа) и с 53 по 61 (Mг ~ 19 кДа). В зоне компонентов α-зеина с Mг ~ 22 кДа нами был выявлен маркер восковидности, соответствующий компоненту 47. Полипептидам γ-зеинов с Mг ~ 27 кДа и 16 кДа соответствует комбинация компонентов «38–57», в которой нами определены белковые маркеры раннеспелости. Компоненты в позициях 57 и 63, в силу структурных особенностей этих белков, имеют более быструю подвижность в геле и скорее всего соответствуют γ-зеину с Mг ~ 16 кДа. γ-зеину с Mг ~ 50 кДа соответствует компонент в позиции 32, который при электрофорезе в PAG в кислом буфере определен как маркер лопающейся кукурузы. И наконец, δ-зеину с Mг ~ 10 кДа соответствуют компоненты в позициях 85 и 86, интенсивность проявления которых в спектрах связана с увеличением или уменьшением содержания метионина.

Многолетние исследования, проведенные в лаборатории биохимии и молекулярной биологии ВИР, показали, что сфера применения метода зеиновых маркеров очень широка. Зеиновые маркеры являются эффективными научными инструментами для идентификации и изучения поступающих в коллекцию ВИР новых образцов кукурузы; улучшения существующих инбредных линий; все-

стороннего семенного контроля (однородность, формирование желаемого генотипического состава, включение в селекционный материал хозяйственно ценных признаков и подбор родительских форм для получения высокого эффекта гетерозиса); наконец, для маркерного сопровождения всех этапов селекционного процесса.

References / Литература

- Coleman C.E., Larkins B.A. The prolamins of maize. In: P.R. Shewry, R. Casey (eds). *Seed Proteins*. New York, NY: Springer; 1999. p.109-139. DOI: 10.1007/978-94-011-4431-5_6
- Esen A. A proposed nomenclature for the alcohol-soluble proteins (zeins) of maize (*Zea mays* L.). *Journal of Cereal Science*. 1987;5(2):117-128. DOI: 10.1016/S0733-5210(87)80015-2
- Feng L., Zhu J., Wang G., Tang Y., Chen H., Jin W. et al. Expression profiling study revealed unique expressional patterns and dramatic expressional divergence of maize α-zein super gene family. *Plant Molecular Biology*. 2009;69(6):649-659. DOI: 10.1007/s11103-008-9444-z
- Hake S., Ross-Ibarra J. Genetic, evolutionary and plant breeding insights from the domestication of maize. *eLife*. 2015;4:e05861. DOI: 10.7554/eLife.05861
- Holding D.R. Recent advances in the study of prolamins storage protein organization and function. *Frontiers in Plant Science*. 2014;5:276-284. DOI: 10.3389/fpls.2014.00276
- Holding D.R., Larkins B.A. Zein storage proteins. In: A.L. Kriz, B.A. Larkins (eds). *Molecular Genetic Approaches to Maize Improvement*. Berlin: Springer; 2009. p.269-286.
- International rules for seed testing. Rules 1996. Verification of species and cultivar. *Seed Science and Technology*. 1996;24 Suppl:253-270.
- Kerv Yu.A., Sidorova V.V. Analysis and registration of maize lines, varieties and hybrids by zein electrophoresis technique (guidelines). St. Petersburg, VIR; 2018. [in Russian] (Керв Ю.А., Сидорова В.В. Анализ и регистрация линий, сортов и гибридов кукурузы методом электрофореза зеина (методические указания). Санкт-Петербург: ВИР; 2018). DOI: 10.30901/978-5-905954-80-1
- Khan N. U., Sheteiw M., Lihua N., Khan M.M.U., Han Z. An update on the maize zein-gene family in the post-genomics era. *Food Production, Processing and Nutrition*. 2019;1:13. DOI: 10.1186/s43014-019-0012-5

- Kodrzycki R., Boston R.S., Larkins B.A. The opaque-2 mutation of maize differentially reduces zein gene transcription. *Plant Cell*. 1989;1(1):105-114. DOI: 10.1105/tpc.1.1.105
- Konarev A.V. Adaptive nature of molecular polymorphism and its use in solving problems of plant genetic resources and breeding (Adaptivny kharakter molekulyarnogo polimorfizma i yego ispolzovaniye v reshenii problem geneticheskikh resursov rasteniy i selektsii). *Agrarian Russia*. 2002;(3):4-11. [in Russian] (Конарев А.В. Адаптивный характер молекулярного полиморфизма и его использование в решении проблем генетических ресурсов растений и селекции. *Аграрная Россия*. 2002;(3):4-11).
- Konarev V.G. Identification of varieties and registration of the gene pool of cultivated plants by seed proteins (Identifikatsiya sortov i registratsiya genofonda kulturnykh rasteniy po belkam semyan). St. Petersburg; 2000. [in Russian] (Конарев В.Г. Идентификация сортов и регистрация генофонда культурных растений по белкам семян. Санкт-Петербург; 2000).
- Konarev V.G., Gavrilyuk I.P., Gubareva N.K. Protein markers of the genomes of wheat and their wild relatives. I. Immunochemical analysis of soluble proteins in the grain of wheat and *Aegilops* (Belkovye markery genomov pshenits i ikh dikikh sorodichey. I. Immunokhimicheskiy analiz rastvorimyykh belkov zerna pshenits i egilopsov). *Vestnik selskokhozyaystvennoy nauki = Bulletin of Agricultural Science*. 1970;(8):100-108. [in Russian] (Конарев В.Г., Гаврилюк И.П., Губарева Н.К. Белковые маркеры геномов пшениц и их диких сородичей. I. Иммунохимический анализ растворимых белков зерна пшениц и эгилопсов. *Вестник сельскохозяйственной науки*. 1970а;(8):100-108).
- Konarev V.G., Gavrilyuk I.P., Gubareva N.K. Protein markers of the genomes of wheat and their wild relatives. II. Comparative electrophoretic analysis of gliadins ((Belkovye markery genomov pshenits i ikh dikikh sorodichey. II. Sravnitelny elektroforeticheskiy analiz gliadinov). *Vestnik selskokhozyaystvennoy nauki = Bulletin of Agricultural Science*. 1970b;(8):109-114. [in Russian] (Конарев В.Г., Гаврилюк И.П., Губарева Н.К. Белковые маркеры геномов пшениц и их диких сородичей. II. Сравнительный электрофоретический анализ глиадинов. *Вестник сельскохозяйственной науки*. 1970b;(8):109-114).
- Konarev V.G., Sidorova V.V., Timofeeva G.I. Zein electrophoresis as a method of identification, registration and analysis of maize varieties, lines and hybrids (Elektroforez zeina kak metod identifikatsii, registratsii i analiza sortov, liniy i gibridov kukuruzy). *Agricultural Biology*. 1990;25(3):167-177. [in Russian] (Конарев В.Г. Сидорова В.В., Тимофеева Г.И. Электрофорез зеина как метод идентификации, регистрации и анализа сортов, линий и гибридов кукурузы. *Сельскохозяйственная биология*. 1990;25(3):167-177).
- Lending C.R., Larkins B.A. Changes in the zein composition of protein bodies during maize endosperm development. *Plant Cell*. 1989;1(10):1011-1023. DOI: 10.1105/tpc.1.10.1011
- Liu C.N., Rubenstein I. Genomic organization of an alpha-zein gene cluster in maize. *Molecular and General Genetics*. 1992;231(2):304-312. DOI: 10.1007/BF00279804
- Matveeva G.V., Sidorova V.V., Kerv Yu.A., Konarev A.V. Identification of old local varieties and breeding lines of waxy corn for spectra of zein. *Achievements of Science and Technology of AIC*. 2015;29(7):27-30. [in Russian] (Матвеева Г.В., Сидорова В.В., Керв Ю.А., Конарев А.В. Идентификация стародавних местных сортов и селекционных линий восковидной кукурузы по спектрам зеина. *Достижения науки и техники АПК*. 2015;29(7):27-30).
- Messing J., Fisher H. Maternal effect on high methionine levels in hybrid corn. *Journal of Biotechnology*. 1991;21(3):229-237. DOI: 10.1016/0168-1656(91)90044-V
- Mikov S.V. Using exotic material to create new lines of maize (Ispolzovaniye ekzoticheskogo materiala dlya sozdaniya novykh liniy kukuruzy). In: *Collection of scientific works of young scientists. Vol. 5 (Sbornik nauchnykh трудов молодых ученых. Т. 5)*. Krasnodar: KNIISKh; 2002. p.22-27. [in Russian] (Миков С.В. Использование экзотического материала для создания новых линий кукурузы. В кн.: *Сборник научных трудов молодых ученых. Т. 5*. Краснодар: КНИИСХ; 2002. С.22-27).
- Newell M.A., Vogel K.E., Adams M., Aydin N., Bodnar A. L., Ali M. et al. Genetic and biochemical differences in populations bred for extremes in maize grain methionine concentration. *BMC Plant Biology*. 2014;14:49-61. DOI: 10.1186/1471-2229-14-49
- Orlovskaya O.A., Kubrak S.V., Vakula S.I., Khotyleva L.V., Kilchevsky A.V. Marker-assisted identification of maize genotypes with improved protein quality. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2015;19(3):333-338. [in Russian] (Орловская О.А., Кубрак С.В., Вакула С.И., Хотылева Л.В., Кильчевский А.В. Маркер-контролируемое выявление генотипов кукурузы с улучшенным качеством белка. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2015;19(3):333-338). DOI: 10.18699/VJ15.043
- Phillips R.L., Suresh J., Olsen M., Krone T. Registration of high-methionine versions of maize inbreds A632, B73, and Mo17. *Journal of Plant Registrations*. 2008;2(3):243-245. DOI: 10.3198/jpr2007.11.0657crg
- Pomortsev A.A., Kudryavtsev A.M., Upelnik V.V., Konarev V.G., Konarev A.V., Gavrilyuk I.P., Gubareva N.K., Peneva T.I., Sidorova V.V., Farber S.P., Berezkin A.P., Malko A.M., Smirnova L.A., Bunin M.S., Kononkov P.F., Gins V.K., Startsev V.I., Dobrutskaya E.G. Methodology for laboratory varietal control by groups of agricultural plants (Metodika provedeniya laboratornogo sortovogo kontrolya po gruppam selskokhozyaystvennykh rasteniy). Moscow: Rosinformagrotekh; 2004. [in Russian] (Поморцев А.А., Кудрявцев А.М., Упелник В.В., Конарев В.Г., Конарев А.В., Гаврилюк И.П., Губарева Н.К., Пенева Т.И., Сидорова В.В., Фарбер С.П., Березкин А.П., Малько А.М., Смирнова Л.А., Бунин М.С., Коненков П.Ф., Гинс В.К., Старцев В.И., Добруцкая Е.Г. Методика проведения лабораторного сортового контроля по группам сельскохозяйственных растений. Москва: Росинформагротех; 2004).
- Shmaraev G.E. Utilization of the world genofond of maize for the investigations into breeding and genetics. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 1986;105:3-10. [in Russian] (Шмараев Г.Е. Использование мирового генофонда кукурузы в селекционно-генетических исследованиях. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 1986;105:3-10).
- Shmaraev G.E. Varietal and genetic diversity of corn (maize) – valuable initial material for breeding. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 1983;80:54-64. [in Russian] (Шмараев Г.Е. Сортовое и генетическое разнообразие кукурузы – ценный исходный материал для селекции. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 1983;80:54-64).
- Sidorova V.V., Kerv Yu.A., Matveeva G.V., Konarev A.V. Prospects of using zein markers in breeding waxy maize lines and varieties. *Proceedings on Applied Botany, Genetics*

- and Breeding*. 2018;179(3):240-249. [in Russian] (Сидорова В.В., Керв Ю.А., Матвеева Г.В., Конарев А.В. Перспективы использования зеиновых маркеров в селекции линий и сортов восковидного подвида кукурузы. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2018;179(3):240-249). DOI: 10.30901/2227-8834-2018-3-240-249
- Sidorova V.V., Konarev A.V., Kerv Yu.A., Matveeva G.V. Protein markers in the analysis of a genetic variety selections, and the corn seed control. *Agrarian Russia*. 2015;(12):2-10. [in Russian] (Сидорова В.В., Конарев А.В., Керв Ю.А., Матвеева Г.В. Белковые маркеры в анализе генетического разнообразия, селекции и семенном контроле кукурузы. *Аграрная Россия*. 2015;(12):2-10). DOI: 10.30906/1999-5636-2015-12-2-10
- Sidorova V.V., Konarev A.V., Matveeva G.V., Timofeeva G.I. Using the electrophoretic spectrum of zein to predict heterosis in maize (Ispolzovaniye elektroforeticheskogo spektra zeina dlya prognozirovaniya geterozisa u kukuruzy). *Agrarian Russia*. 2004;(6):34-41. [in Russian] (Сидорова В.В., Конарев А.В., Матвеева Г.В., Тимофеева Г.И. Использование электрофоретического спектра зеина для прогнозирования гетерозиса у кукурузы. *Аграрная Россия*. 2004;(6):34-41).
- Sidorova V.V., Matveeva G.V., Kerv Yu.A., Konarev A.V. Possibilities of zein markers in maize heterosis breeding improving. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2012;170:147-157. [in Russian] (Сидорова В.В., Матвеева Г.В., Керв Ю.А., Конарев А.В. Возможности использования зеиновых маркеров в повышении эффективности гетерозисной селекции кукурузы. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2012;170:147-157).
- Sidorova V.V., Matveeva G.V., Konarev A.V. Study of teosinte and its natural hybrid with corn on zein spectra. *Agrarian Russia*. 2010a;(2):13-15. [in Russian] (Сидорова В.В., Матвеева Г.В., Конарев А.В. Изучение дикорастущего сородича кукурузы теосинте и его естественного гибрида с кукурузой по спектрам зеина. *Аграрная Россия*. 2010a;(2):13-15). DOI: 10.30906/1999-5636-2010-2-13-15
- Sidorova V.V., Matveeva G.V., Konarev A.V., Yankovskii N.K. The characteristic of local varieties and new lines of a bursting corn on zein spectra. *Agrarian Russia*. 2010b;(3):6-10. [in Russian] (Сидорова В.В., Матвеева Г.В., Конарев А.В., Янковский Н.К. Характеристика местных сортов и новых линий лопающейся кукурузы по спектрам зеина. *Аграрная Россия*. 2010b;(3):6-10).
- Sidorova V.V., Timofeeva G.I., Konarev V.G. Identification and registration of corn varieties, lines and hybrids using zein electrophoresis methods. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 1987;114:61-75. [in Russian] (Сидорова В.В., Тимофеева Г.И., Конарев В.Г. Идентификация и регистрация сортов, линий и гибридов кукурузы методами электрофореза зеина. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 1987;114:61-75).
- Tarakanov P.S., Chmeleva Z.V. Biochemical evaluation of the kernel quality of exotic races of maize from Latin America countries. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 1986;105:58-66. [in Russian] (Тараканов П.С., Чмелева З.В. Биохимическая оценка качества зерна экзотических рас кукурузы из стран Латинской Америки. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 1986;105:58-66).
- Thompson G.A., Larkins B.A. Characterization of zein genes and their regulation in maize endosperm. In: M. Freeling, V. Walbot (eds). *The Maize Handbook*. New York, NY: Springer; 1994. p.117:639-647.
- Troyer A.F. Development of hybrid corn and the seed corn industry. In: J.L. Bennetzen, S. Hake (eds). *Maize Handbook. Genetics and Genomics*. New York, NY: Springer; 2009. p.87-114. DOI: 10.1007/978-0-387-77863-1_5
- Wang S.Z., Esen A. Primary structure of a proline-rich zein and its cDNA. *Plant Physiology*. 1986;81(1):70-74. DOI: 10.1104/pp.81.1.70
- Wilson C.M. A nomenclature for zein polypeptides based on isoelectric focusing and sodium dodecyl sulfate polyacrylamide gel electrophoresis. *Cereal Chemistry*. 1985;62(5):361-365.
- Wilson C.M. Serial analysis of zein by isoelectric focusing and sodium dodecyl sulfate gel electrophoresis. *Plant Physiology*. 1986;82(1):196-202. DOI: 10.1104/pp.82.1.196
- Woo Y.M., Hu D.W., Larkins B.A., Jung R. Genomics analysis of genes expressed in maize endosperm identifies novel seed proteins and clarifies patterns of zein gene expression. *Plant Cell*. 2001;13(10):2297-2317. DOI: 10.1105/tpc.010240j
- Wu Y., Messing J. Proteome balancing of the maize seed for higher nutritional value. *Frontiers in Plant Science*. 2014;5:240. DOI org/10.3389/fpls.2014.00240
- Wu Y., Wang W., Messing J. Balancing of sulfur storage in maize seed. *BMC Plant Biology*. 2012;12:77-85. DOI: 10.1186/1471-2229-12-77
- Xu J.H., Messing J. Amplification of prolamin storage protein genes in different subfamilies of the Poaceae. *Theoretical and Applied Genetics*. 2009;119(8):1397-1412. DOI: 10.1007/s00122-009-1143-x

Информация об авторах

Валерия Васильевна Сидорова, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44, sidorova42@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-5233-8949>

Алексей Васильевич Конарев, доктор биологических наук, главный научный сотрудник, заведующий отделом, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44, a.konarev@vir.nw.ru, <https://orcid.org/0000-0003-2938-1014>

Юлия Андреевна Керв, кандидат биологических наук, научный сотрудник, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44, kerv@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-3728-6968>

Information about the authors

Valeriya V. Sidorova, Cand. Sci (Biology), Senior Researcher, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, sidorova42@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-5233-8949>

Alexey V. Konarev, Dr. Sci. (Biology), Chief Researcher, Head of a Department, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, a.konarev@vir.nw.ru, <https://orcid.org/0000-0003-2938-1014>

Yulia A. Kerv, Cand. Sci. (Biology), Researcher, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, kerv@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-3728-6968>

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

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

Конфликт интересов: авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

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

Статья поступила в редакцию 11.07.2022; одобрена после рецензирования 30.03.2023; принята к публикации 01.06.2023
The article was submitted on 11.07.2022; approved after reviewing on 30.03.2023; accepted for publication on 01.06.2023.

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

Original article

UDC 634.21(575.22)

DOI: 10.30901/2227-8834-2023-2-176-189

Features of the anatomical structure of leaves depending on the high-altitude growth of apricot in Dagestan

Dzhalaludin M. Anatov¹, Zagirbeg M. Asadulaev¹, Zulfira R. Ramazanova^{1,2}, Ruslan M. Osmanov¹

¹ Dagestan Federal Scientific Center of the Russian Academy of Sciences, Mountain Botanical Garden. Makhachkala, Russia

² Dagestan State Pedagogical University, Makhachkala, Russia

Corresponding author: Dzhalaludin M. Anatov, djalal@list.ru

Background. The adaptive changes during the distribution of *Prunus armeniaca* L. in Dagestan are important for understanding microevolution, structural and functional differentiation processes of populations along environmental gradients based on the organism's reaction norm. They can be examined by studying leaf anatomical features, having ecologically differentiating significance in natural populations with contrasting growth conditions.

Materials and methods. The material for the study of leaf anatomical features was taken from 7 apricot trees in 3 growing areas of Mountainous Dagestan. Comparative analysis was carried out for 42 morphological, anatomical and index parameters of the lamina and petiole.

Results. The anocytic structure type of the stomatal apparatus was found in all apricot samples. The differences were determined by the degree of stomata submergence depending on the cuticle's development. Trees from greater heights had more trichomes on the leaf's upper side than on its underside. Significant differences between the extreme height reference points were recorded for the number of stomata, cells of the lower epidermis, layers of the sclerenchyma, and xylem thickness. Most of the traits of the lamina decreased, and those of the petiole increased with the altitude.

Conclusion. The traits corresponding to the lower and upper altitude limits of *P. armeniaca* were identified on the basis of the lamina and petiole anatomical features. More xerophytic leaf traits were recorded for the altitudes of 550 m and 1900 m, and mesophytic ones for 1700 m and 1800 m. Endoderm thickness, number of endosperm layers, petiole index, and stomatal index were identified as stable indicators according to the reaction norm within the scope of altitudes: The differences were proved for more plastic traits (number of cells of the upper and lower epidermis, number of stomata, thickness of the lamina and cuticle, and the petiole's long axis diameter).

Keywords: *Prunus armeniaca* L., natural cenopopulations, anatomy, lamina, petiole, altitude above sea level

Acknowledgements: this study was accomplished with the financial support of the Russian Foundation for Basic Research (RFBR), Grant No. 19-016-00133A.

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

For citation: Anatov D.M., Asadulaev Z.M., Ramazanova Z.R., Osmanov R.M. Features of the anatomical structure of leaves depending on the high-altitude growth of apricot in Dagestan. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2023;184(2):176-189. DOI: 10.30901/2227-8834-2023-2-176-189

СИСТЕМАТИКА, ФИЛОГЕНИЯ И ГЕОГРАФИЯ КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ И ИХ ДИКИХ РОДИЧЕЙ

Научная статья

DOI: 10.30901/2227-8834-2023-2-176-189



Особенности анатомического строения листьев в зависимости от высотного произрастания абрикоса в Дагестане

Д. М. Анатов¹, З. М. Асадулаев¹, З. Р. Рамазанова^{1,2}, Р. М. Османов¹¹ Дагестанский федеральный исследовательский центр Российской академии наук, Горный ботанический сад, Махачкала, Россия² Дагестанский государственный педагогический университет, Махачкала, РоссияАвтор, ответственный за переписку: Джалалудин Магомедович Анатов, djalal@list.ru

Актуальность. Изучение анатомических признаков листа, имеющих эколого-дифференцирующее значение в природных популяциях абрикоса (*Prunus armeniaca* L.) с контрастными условиями произрастания, позволит выявить адаптивные изменения, происходившие при распространении этого вида вдоль высотных условий Дагестана, что важно также для понимания процессов микроэволюции, структурной и функциональной дифференциации популяций вдоль средовых градиентов на основе нормы реакции организмов.

Материал, методы и условия. Материалом для изучения анатомических особенностей послужили листья семи деревьев абрикоса из трех мест произрастания Горного Дагестана. Сравнительный анализ проведен по 42 морфологическим, и анатомическим показателям листовой пластинки и черешка.

Результаты. У всех образцов абрикоса выявлен аномоцитный тип строения устьичного аппарата. Различия определялись по степени погруженности устьиц в зависимости от развитости кутикулы. Деревья с больших высот произрастания имеют значительно больше трихом на верхней стороне листа, чем его нижней стороне. Установлены достоверные различия между крайними по высоте реперными точками по количеству устьиц, клеток нижней эпидермы, слоев склеренхимы и толщине ксилемы. С высотой над уровнем моря большинство показателей признаков листовой пластинки уменьшаются, а черешка увеличиваются.

Заключение. По результатам сравнения анатомических признаков листа и черешка *P. armeniaca* выделены признаки, соответствующие нижнему и верхнему пределу произрастания. По совокупности признаков более ксерофитные черты листьев обнаружены на высотах 550 м и 1900 м, мезофитные – 1700 м и 1800 м. Выявлены стабильные по норме реакции в пределах высотных условий признаки: «толщина эндодермы», «число слоев эндодермы», «индекс черешка» и «устьичный индекс». У более пластичных признаков (число клеток верхней и нижней эпидермы, число устьиц, толщина листовой пластинки и кутикулы, диаметр длинной оси черешка) выявленные различия доказаны.

Ключевые слова: *Prunus armeniaca* L., природные ценопопуляции, анатомия, листовая пластинка, черешок, высота над уровнем моря

Благодарности: настоящая работа выполнена при финансовой поддержке гранта РФФИ № 19-016-00133А. Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы.

Для цитирования: Анатов Д.М., Асадулаев З.М., Рамазанова З.Р., Османов Р.М. Особенности анатомического строения листьев в зависимости от высотного произрастания абрикоса в Дагестане. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2023;184(2):176-189. DOI: 10.30901/2227-8834-2023-2-176-189

Introduction

Prunus armeniaca L. (= *Armeniaca vulgaris* Lam.) is the most important cultivated fruit plant. The primary wild apricot has been found in the arid mountainous environments of Central Asia and Northeast China (Kostina, 1936; Vavilov, 1960; Zhukovsky, 1964; Vekhov et al., 1978; Avdeev, 2012; Asadulaev et al., 2020). However, apricot cultivars can suffer from a moisture deficiency stress (Genkel, 1982; Skvortsov, Kramarenko, 2007; Asadulaev et al., 2008; Starodubtseva, Dzhuraeva, 2016; Anatov et al., 2019), while under unfavorable conditions leaves lose turgor and later dry up (Gorina, 2014; Gorina et al., 2017).

In the Caucasus, the main natural apricot populations are concentrated along the river valleys of the Inner Mountainous Dagestan, at altitudes from 350 to 1500 m above mean sea level, sometimes (sporadically) along the southern slopes up to 1900 m (Asadulaev et al., 2014; Anatov, 2019). Having a significant variation in altitudinal distribution and, accordingly, significant differences in growing conditions, apricot trees should have certain structural and functional mechanisms for their leveling. Changes that provide resistance to critical environmental conditions are especially visible in the anatomical structure of vegetative organs.

Therefore, a comparative anatomical study of leaves, while making ecological characterization of woody plants, is of great importance. It is also important for the correct assessment of the adaptive potential of apricot plants growing at different altitude levels in Mountainous Dagestan, and for understanding microevolutional processes as the basis of their ecological differentiation.

For apricots of different ecogeographic groups, anatomical features of the leaf are well studied (Sokolova, 1986; Rostova, Sokolova, 1992; Sokolova, 2000). However, we are not aware of the specific features in the leaf anatomical structure of apricot trees in natural populations at different altitudes of their occurrence.

The purpose of this work was to identify anatomical features of the leaf that have an ecologically differentiating

value along the altitude gradients in the Dagestani natural populations of apricot in order to understand microevolutional changes during the movement of this species to new territories or the selection of adapted cultivars for gardening.

Material and methods

Three model populations differing in contrasting growth conditions along the altitudinal gradient and geographic isolation were selected in the Inner Mountainous Dagestan for the study of *P. armeniaca* anatomical features under the conditions of Mountainous Dagestan: three trees from Maydan Village, Untsukul'sky District (550 m.a.s.l.); three trees from Charodinsky District between the villages of Gunukh and Murukh (1700–1800 m.a.s.l.); one tree from Gunib Village; Gunibsky District (1900 m.a.s.l.).

Live material for anatomical studies was fixed in 70% ethyl alcohol with the addition of glycerin. Temporary leaf preparations for a light microscope were made according to generally accepted techniques (Pausheva, 1974; Borisovskaya, Sokolova, 1978; Zhestyanikova, Moskaleva, 1981; Prozina, 1960; Barykina, 2004). Cross sections were made in the middle part of the blade and leaf petiole in triplicate – one middle leaf from three one-year vegetative shoots. Five leaves were separately selected from one-year shoots of medium length (25–30 cm) from each of the seven trees, starting from the first leaves at the base of the shoot, for measuring morphological parameters.

Structural elements of leaf tissues were described in accordance with the procedures developed by N. A. Aneli (1975), and Al. A. Fedorova et al. (1956).

Methods of descriptive statistics, variance, regression, discriminant and correlation analyses were used for mathematical data processing. Statistical data processing was carried out using Statistica v. 13.3.

A comparative analysis was carried out on 42 morphological and anatomical indicators and indices of the lamina and petiole (Table 1).

Table 1. Anatomical characters of the apricot leaf and petiole used in the work

Таблица 1. Анатомические признаки листа и черешка абрикоса, использованные в работе

Characters and units / Признаки, единицы измерения	Note / Примечание
General / Общие	
Length of the lamina, cm / Длина листовой пластинки, см	L
Width of the lamina, cm / Ширина листовой пластинки, см	W
Length of the petiole, cm / Длина черешка, см	P
Leaf area, cm ² / Площадь листа, см ²	S
Lamina / Листовая пластинка	
Number of the upper epidermis cells per 1 mm ² / Число клеток верхней эпидермы на 1 мм ²	Sc1
Number of the lower epidermis cells per 1 mm ² / Число клеток нижней эпидермы на 1 мм ²	Sc2
Number of the lower epidermis stomata per 1 mm ² / Число устьиц нижней эпидермы на 1 мм ²	SN
Length of the lower epidermis stomata, μm / Длина устьиц нижней эпидермы, мкм	SL
Width of the lower epidermis stomata, μm / Ширина устьиц нижней эпидермы, мкм	SW
Thickness of the lamina, μm / Толщина листовой пластинки, мкм	LT

Table 1. The end
Таблица 1. Окончание

Characters and units / Признаки, единицы измерения	Note / Примечание
Lamina / Листовая пластинка	
Height of the upper epidermis cells, μm / Высота клеток верхней эпидермы, мкм	EH1
Height of the lower epidermis cells, μm / Высота клеток нижней эпидермы, мкм	EH2
Thickness of the upper cuticle, μm / Толщина верхней кутикулы, мкм	CT1
Thickness of the lower cuticle, μm / Толщина нижней кутикулы, мкм	CT2
Thickness of the palisade tissue, μm / Толщина палисадной ткани, мкм	MP
Thickness of the spongy tissue, μm / Толщина губчатой ткани, мкм	MS
Thickness of the leaf mesophyll (MP + MS), μm / Толщина мезофилла листа (MP + MS), мкм	M
Number of the palisade tissue layers / Число слоев палисадной ткани	MPn
Number of the spongy tissue layers / Число слоев губчатой ткани	MSn
Total number of the mesophyll layers (MPn + MSn) / Общее число слоев мезофила (MPn + MSn)	MN
Petiole (abaxial side) / Черешок (абаксиальная сторона)	
Thickness of the cuticle, μm / Толщина кутикулы, мкм	PC
Height of the epidermis, μm / Высота эпидермы, мкм	PE
Thickness of the collenchyma, μm / Толщина колленхимы, мкм	TC
Number of the collenchyma layers / Число слоев колленхимы	NC
Thickness of the crustal parenchyma, μm / Толщина коровой паренхимы, мкм	KT
Number of the parenchyma layers / Число слоев паренхимы	KN
Thickness of the endodermoid tissue, μm / Толщина эндодермоидной ткани, мкм	EnT
Number of the endodermoid tissue layers / Число слоев эндодермоидной ткани	EnN
Thickness of the sclerenchyma, μm / Толщина склеренхимы, мкм	BT
Number of the sclerenchyma layers / Число слоев склеренхимы	BN
Thickness of the phloem, μm / Толщина флоэмы, мкм	FT
Thickness of the xylem, μm / Толщина ксилемы, мкм	XT
Number of vessels in a modular xylem row / Число сосудов в модульном ксилемном ряду	XN
Radial vessel diameter, μm / Радиальный диаметр сосуда, мкм	XRd
Tangential vessel diameter, μm / Тангентальный диаметр сосуда, мкм	XTd
Perimedullary zone thickness, μm / Толщина перимедуллярной зоны, мкм	PZt
Number of the perimedullary zone layers / Число слоев перимедуллярной зоны	PZn
Cross-sectional tangential diameter, μm / Тангентальный диаметр поперечного сечения, мкм	OL
Cross-sectional radial diameter, μm / Радиальный диаметр поперечного сечения, мкм	OS
Indices / Индексы	
Petiole index (OL/OS) / Индекс черешка (OL/OS)	InP
Palisade index (MP/MS) / Индекс палисадности (MP/MS)	InM
Stomatal index (SL/SW) / Устьичный индекс (SL/SW)	InS

Results

Apricot trees from all growth levels (550, 1700, 1800, and 1900 m) had typical dorsoventral leaves with various combinations of xeromorphic features. The outlines of the surface projection of the cell walls of the upper epidermis were rectangular, those of the lower epidermis were curved. The cells of the upper epidermis were larger than those of the lower epidermis.

The thickness of the cuticle of the upper and lower epidermis increased with altitudes above sea level. We attribute this feature to an increase in solar insolation and evaporation with rising altitudes. It is believed that when the stomata are open, the loss of water through the cuticle is insignificant, but when the stomata are closed, cuticular transpiration becomes important in the water regime of the plant (Kosulina, 1993).

Apricot leaves are hypostomatic, with anomocytic stomata, and saphoid guard cells. The size of the stomata on the abaxial epidermis of the lamina varied slightly in different trees, but their number per 1 mm² increased with higher altitudes from 373.4 in the Maydan sample to 708.7 in the Gunib sample. In addition to an increase in solar radiation, this may also be due to a decrease in air density at high altitudes and the need to ensure the process of optimal respiration by increasing the number of stomata.

The structure of the stomatal apparatus, indicators of the number and size of stomata are considered ecological characters and one of the mechanisms of plant adaptation to water deficit (Sorokopudov et al., 2014). At the same time, according to some opinions, xeromorphic leaves are characterized by smaller, numerous stomata; according to others, on the contrary, the low frequency of stomata in combination with their large sizes contributes to more effective control of water loss (Sokolova, 2000).

The degree of immersion of stomata into the epidermis varied in different trees, depending on the cuticle's degree of development. Predominating in the sample from the Gunukh locality were stomata located on the same level with the epidermal cells. We can assume that the location of the stomata relative to the surface of the epidermis is associated with the intensity of transpiration; the deeper the stomata are immersed, the less is water evaporation. It follows from this assumption that the evaporation rate is probably higher in the leaves of the Gunukh sample than in the other two samples. The reasons may be a higher moisture supply in Charodinsky District, compared to the Gunib Plateau and the conditions of Untsukul'sky District, as well as the possible cultigenic origin of this sample. The issue deserves a more detailed further study.

The presence of numerous (708.7 pcs. per 1 mm²) and relatively small (27.7 μm long) submerged stomata on the lamina of the Gunib sample suggests the dependence of this character's parameters on the ecological conditions in its growth sites (the southern microslopes, and the highest altitude above sea level – 1900 m – cause high evaporation, insolation, and temperature drops). This sample of all studied can be recognized as the most xeromorphic.

Another equally important trait is the presence of trichomes. Most researchers consider trichomes a xeromorphic trait. It is believed that trichomes are able to protect the mesophyll from overheating when the stomata are closed (Maksimov, 1931). However, in the works dedicated to the study of the role of trichomes in the regulation processes of the plant water regime, unambiguous results have not been obtained; in the period of leaf growth, on the contrary, trichomes can expand the evaporating surface (Esau, 1980; Sokolova, 2000).

In apricot trees from medium-altitude heights (Gunukh, Murukh, and Gunib), unicellular trichomes have a conical shape and are present on the upper side of the leaf (Figure 1). But the Gunib sample (1900 m) has them on the lower sides of the leaf and petiole as well. Trichomes are short on the adaxial side of the petiole, and long on the abaxial side. The presence of pubescence on the leaves of the Gunib sample confirms the opinion that this feature is related to the intensity of solar insolation. In trees from a lower growth altitude (550 m), trichomes are found only on the petiole, both on the abaxial and adaxial sides.

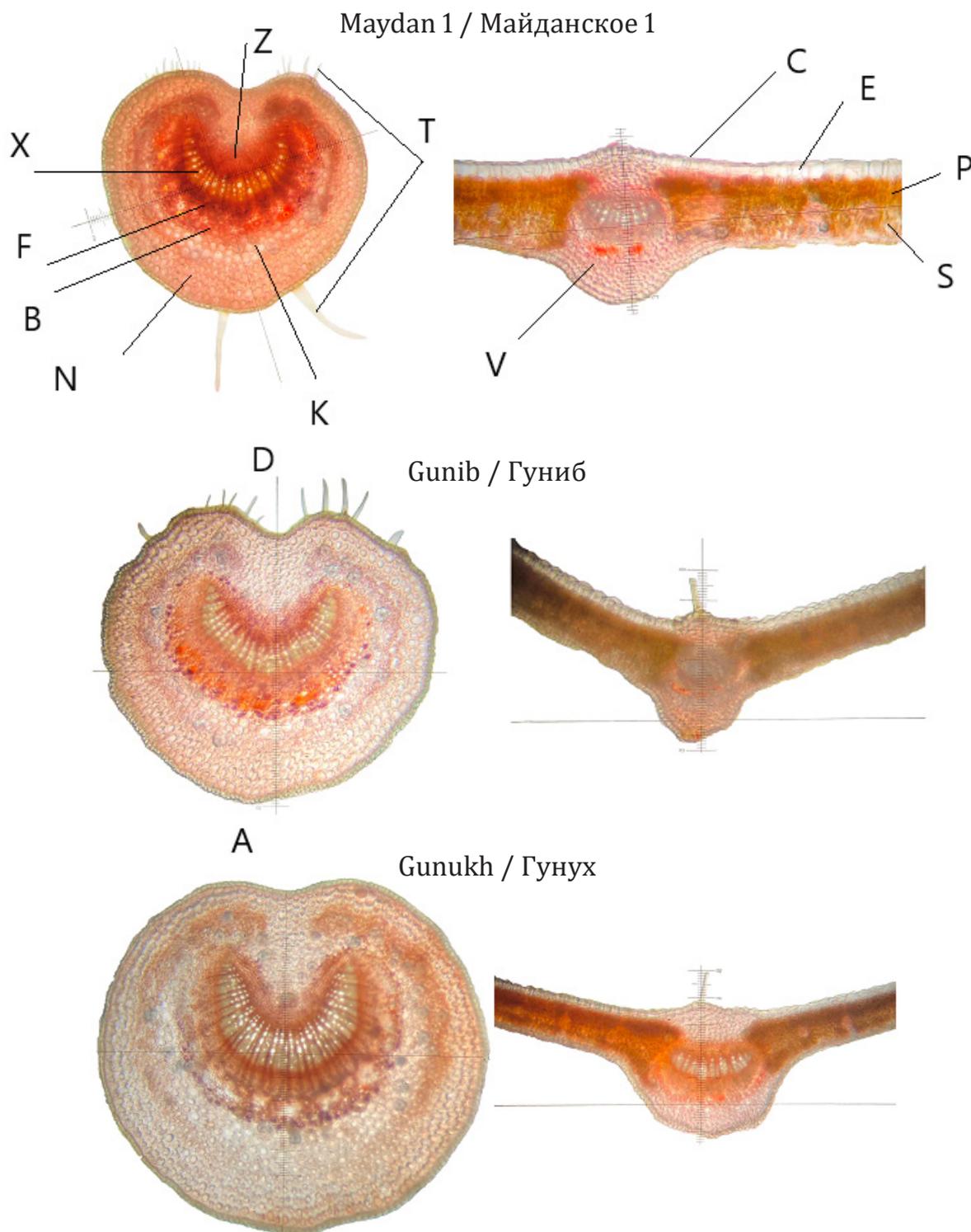
The characteristics of the average values for leaves from different growing areas are presented below (Table 2). Larger leaves were taken from the altitudes of 1700 and 1800 m (with the highest moisture supply), and smaller ones from the altitude of 1900 m (the southern microslopes, and the highest evaporation rate).

E. A. Sokolova (2000) believes that apricot cultivars with a dense mesophyll structure exhibit the greatest drought resistance; the lamina is thicker than 230 μm, the number of mesophyll layers is more than 6, and the palisade coefficient is above the average. In our study, the first and third samples from Maydan had the highest leaf thickness, while the thinnest were observed at Gunib. The number of mesophyll layers in all samples was more than 6; the highest values were recorded for the first sample from Murukh and Gunib. The second and third samples from Maydan, and the sample from Gunib had high values of the palisade index (InM).

The resulting data attest to the existence of differences in values for the same characters under similar growing conditions. Based on this, the values of each character cannot be interpreted from the point of view of their informativeness for assessing the stability and adaptability of a sample. In addition, such xeromorphic traits as small cells and a high number of stomata may indicate the insufficiency of nutrients, exposure to low or high temperatures, etc. (Vasilevskaya, 1954). However, according to the sum of traits, it can be assumed that the trees from Maydan and Gunib are more drought-resistant than the trees from Charodinsky District. We associate this with the difference in climatic conditions of the two districts. Charodinsky District belongs to the High Mountainous Dagestan with higher moisture content; accordingly, there will be more mesomorphic traits than under the conditions of a moisture deficit in the Inner Mountainous Dagestan (especially the samples from Maydan).

One-way analysis of variance – the factor “interindividual differences” (df = 6) was used – helped to assess the differences among all the registered trees. The analysis of the data showed that the studied trees significantly differed among themselves in most of the leaf characteristics (Table 3). The greatest differences were found for the following characters: the number of the upper epidermis cells, number of stomata, tangential diameter of the petiole's cross section, radial diameter of the petiole's cross section, thickness of the cuticle, and number of the palisade tissue layers. Insignificant differences were observed for the characters: thickness of the lower cuticle, thickness of the crustal parenchyma (in the leaf), and the number of parenchyma layers (in the petiole).

An analysis of variance, taking into account the places of growth (Untsukul'sky, Charodinsky, and Gunibsky Districts), was carried out to determine the effect size of environmental factors. The results showed a decrease in significance of the values of some features and identified ecologically dependent traits. A number of characters (the number of stomata, “thickness of the cuticle, tangential diameter of the petiole's cross



Cross section in the middle / Поперечный срез в средней части
 Petiole (middle) / Черешок (середина) Lamina / Листовая пластинка

Fig. 1. Cross sections of apricot petioles and laminae from natural populations of Dagestan (resolution 10 × 10)

Note: T – trichomes; C – cuticle; E – epidermis; P – palisade tissue; S – spongy tissue; V – vascular fibrous bundle; X – xylem; F – phloem; B – sclerenchyma; N – collenchyma; K – crustal parenchyma; Z – perimedullary zone; A – abaxial side; D – adaxial side

Рис. 1. Поперечные срезы черешков и листовой пластинки абрикоса из природных популяций Дагестана (разрешение 10 × 10)

Примечание: Т – трихомы; С – кутикула; Е – эпидерма; Р – палисадная ткань; S – губчатая ткань; V – сосудисто-волокнистый пучок; X – ксилема; F – флоэма; B – склеренхима; N – колленхима; K – коровая паренхима; Z – перимедулярная зона; А – абаксиальная сторона; D – адаксиальная сторона

Table 2. Comparative characteristics of apricot trees according to average values
Таблица 2. Сравнительная характеристика деревьев абрикоса по средним значениям

Characters / Признаки	Маудан / Майданское			Гунух / Гунух	Мугух / Мурух		Гуниб / Гуниб
	1	2	3		1	2	
L	4.5 ± 0.29	5.4 ± 0.13	5.2 ± 0.07	7.2 ± 0.66	6.9 ± 0.25	6.2 ± 0.26	4.6 ± 0.43
W	3.9 ± 0.43	4.3 ± 0.09	4.4 ± 0.07	4.9 ± 0.30	4.6 ± 0.22	5.2 ± 0.35	3.7 ± 0.15
P	1.8 ± 0.19	3.3 ± 0.23	2.3 ± 0.03	3.0 ± 0.30	2.6 ± 0.29	2.9 ± 0.10	1.9 ± 0.21
S	12.8 ± 2.17	15.4 ± 0.68	14.6 ± 0.45	23.8 ± 3.48	20.8 ± 1.25	22.8 ± 2.49	11.4 ± 1.27
Sc1	765.7 ± 33.78	1078.1 ± 34.77	1260.9 ± 33.65	998.1 ± 49.82	742.9 ± 33.47	640.1 ± 20.29	860.8 ± 24.54
Sc2	3017.1 ± 104.96	3059.0 ± 92.28	3173.3 ± 82.47	3858.9 ± 138.60	3710.5 ± 119.28	3580.9 ± 57.32	3874.3 ± 108.02
SN	373.4 ± 16.56	419.0 ± 15.40	438.0 ± 14.36	529.5 ± 28.71	544.6 ± 17.54	559.9 ± 19.54	708.7 ± 28.84
SL	31.0 ± 0.54	31.8 ± 0.88	30.5 ± 0.63	28.7 ± 0.88	33.3 ± 0.78	30.1 ± 0.72	27.7 ± 0.69
SW	23.3 ± 0.44	24.6 ± 0.51	25.3 ± 0.47	23.3 ± 0.62	24.1 ± 0.53	22.8 ± 0.51	21.5 ± 0.44
LT	242.3 ± 6.45	212.5 ± 3.76	236.6 ± 4.73	206.8 ± 9.42	226.5 ± 4.35	206.5 ± 4.23	174.2 ± 0.90
EH1	43.6 ± 1.88	39.4 ± 1.63	39.1 ± 1.19	33.6 ± 1.12	41.3 ± 1.32	43.3 ± 1.39	35.0 ± 0.85
EH2	21.0 ± 0.90	19.5 ± 0.74	18.8 ± 0.67	16.4 ± 0.48	16.0 ± 0.54	17.6 ± 0.58	15.3 ± 0.31
CT1	1.5 ± 0.13	1.5 ± 0.13	1.7 ± 0.13	1.9 ± 0.07	1.6 ± 0.13	1.8 ± 0.11	1.9 ± 0.12
CT2	1.2 ± 0.11	1.5 ± 0.13	1.3 ± 0.12	1.5 ± 0.13	1.5 ± 0.13	1.6 ± 0.13	1.5 ± 0.13
MP	68.1 ± 3.40	65.9 ± 2.18	75.3 ± 1.96	59.9 ± 4.00	63.6 ± 2.04	56.7 ± 1.95	52.7 ± 1.05
MS	103.4 ± 3.17	81.9 ± 3.43	98.7 ± 3.48	91.6 ± 5.27	100.1 ± 2.46	83.4 ± 2.40	65.5 ± 1.51
M	171.4 ± 5.56	147.8 ± 3.48	174.0 ± 4.30	151.6 ± 8.38	163.6 ± 3.68	140.2 ± 3.17	118.2 ± 1.50
MPn	2.5 ± 0.13	2.2 ± 0.11	2.7 ± 0.12	2.0 ± 0.00	3.2 ± 0.11	2.3 ± 0.13	3.3 ± 0.13
MSn	5.3 ± 0.21	4.1 ± 0.19	5.0 ± 0.24	4.7 ± 0.29	5.9 ± 0.21	5.5 ± 0.13	4.7 ± 0.12
MN	7.8 ± 0.24	6.3 ± 0.16	7.7 ± 0.28	6.7 ± 0.29	9.1 ± 0.24	7.8 ± 0.22	8.1 ± 0.15
PC	5.0 ± 0.00	5.0 ± 0.00	5.0 ± 0.00	5.0 ± 0.00	5.0 ± 0.00	5.0 ± 0.00	6.5 ± 0.33
PE	21.5 ± 0.94	20.3 ± 0.64	22.8 ± 0.48	20.8 ± 0.76	23.0 ± 0.50	26.0 ± 0.72	23.0 ± 0.74

Table 2. The end
Таблица 2. Окончание

Characters / Признаки	Маудан / Майданское			Гунух / Гунух	Мугух / Мурух		Гуніб / Гуніб
	1	2	3		1	2	
ТС	114.3 ± 5.07	160.5 ± 7.15	128.5 ± 2.89	132.7 ± 5.61	139.2 ± 4.97	138.5 ± 5.86	119.2 ± 4.14
NC	3.7 ± 0.27	5.5 ± 0.26	4.5 ± 0.13	4.5 ± 0.19	5.0 ± 0.00	4.9 ± 0.09	4.0 ± 0.17
КТ	122.2 ± 2.60	114.5 ± 4.00	121.0 ± 2.02	117.7 ± 3.96	110.7 ± 5.07	117.2 ± 3.30	117.2 ± 4.45
KN	4.8 ± 0.24	5.1 ± 0.15	4.5 ± 0.13	5.0 ± 0.14	4.5 ± 0.13	4.7 ± 0.12	4.9 ± 0.19
EnT	56.0 ± 4.86	28.7 ± 3.01	26.0 ± 1.72	30.2 ± 1.96	34.8 ± 2.22	27.2 ± 2.01	33.3 ± 3.04
EnN	2.0 ± 0.14	1.3 ± 0.12	1.1 ± 0.09	1.2 ± 0.11	1.3 ± 0.13	1.3 ± 0.12	1.5 ± 0.13
BT	65.5 ± 4.22	65.2 ± 3.21	64.8 ± 2.17	68.0 ± 2.77	81.5 ± 1.72	74.2 ± 1.74	69.8 ± 3.14
BN	5.9 ± 0.35	6.5 ± 0.22	6.8 ± 0.17	6.9 ± 0.36	8.0 ± 0.28	8.3 ± 0.23	8.0 ± 0.41
FT	65.8 ± 3.69	56.3 ± 2.40	58.0 ± 1.81	78.8 ± 5.67	78.5 ± 2.32	74.5 ± 1.64	67.0 ± 3.31
XT	83.7 ± 6.71	82.3 ± 3.27	94.5 ± 2.86	103.0 ± 3.78	116.3 ± 6.53	110.5 ± 2.92	102.3 ± 1.90
XN	5.0 ± 0.48	4.6 ± 0.16	5.6 ± 0.16	5.5 ± 0.27	6.4 ± 0.13	5.3 ± 0.16	5.6 ± 0.21
XRd	20.8 ± 1.21	23.5 ± 0.76	21.3 ± 0.73	26.8 ± 1.10	26.3 ± 1.03	23.7 ± 0.54	19.3 ± 1.45
XTd	14.0 ± 0.48	15.2 ± 0.52	15.5 ± 0.27	16.5 ± 0.53	18.0 ± 0.92	16.2 ± 0.33	17.3 ± 1.08
PZt	68.8 ± 3.42	60.8 ± 2.69	75.2 ± 3.03	74.3 ± 3.25	79.2 ± 2.46	77.5 ± 1.95	77.3 ± 2.70
PZn	6.3 ± 0.34	6.5 ± 0.32	6.9 ± 0.32	8.1 ± 0.27	8.0 ± 0.29	8.7 ± 0.12	6.7 ± 0.27
OL	1159.3 ± 34.04	1302.0 ± 13.77	1262.0 ± 13.95	1310.7 ± 41.71	1461.3 ± 19.17	1392.0 ± 2.684	1070.7 ± 10.80
OS	924.0 ± 32.57	1136.7 ± 22.88	1151.3 ± 8.44	1121.3 ± 45.32	1270.0 ± 22.06	1180.7 ± 26.54	917.3 ± 2.06
InP	1.26 ± 0.019	1.15 ± 0.020	1.10 ± 0.013	1.18 ± 0.014	1.15 ± 0.010	1.18 ± 0.013	1.17 ± 0.012
InM	0.66 ± 0.032	0.83 ± 0.056	0.78 ± 0.031	0.66 ± 0.035	0.64 ± 0.021	0.69 ± 0.028	0.81 ± 0.029
InS	1.34 ± 0.025	1.30 ± 0.040	1.21 ± 0.020	1.24 ± 0.032	1.39 ± 0.045	1.32 ± 0.033	1.29 ± 0.029

Note: here and hereinafter, the symbols used are taken from Table 1

Примечание: здесь и далее условные обозначения приводятся из таблицы 1

Table 3. Results of the one-way ANOVA and regression analyses, and of Tukey's test for apricot leaf characters in natural populations of Mountainous Dagestan**Таблица 3. Результаты однофакторного дисперсионного, регрессионного анализов и критерия Тьюки по признакам листа абрикоса в природных популяциях Горного Дагестана**

Characters / Признаки	Interindividual differences / Межиндивидуальные различия df = 6			Differences in the place of growth / Различия по месту произрастания df = 2			Tukey's test / Критерий Тьюки		
	$h_1^2, \%$	$r_1^2, \%$	r_{1xy}	$h_2^2, \%$	$r_2^2, \%$	r_{2xy}	U/CH	U/G	G/CH
Sc1	71.4***	22.9***	-0.48***	22.6***	20.6***	-0.45***	***	-	-
Sc2	44.7***	40.8***	0.64***	42.0***	41.9***	0.65***	***	***	-
SN	63.8***	48.5***	0.70***	61.6***	50.2***	0.71***	***	***	***
SL	27.8***	-	-	11.9**	4.3*	-0.21*	-	*	*
SW	26.8***	11.7***	-0.34***	18.1***	12.5***	-0.35***	-	***	*
LT	52.4***	23.0***	-0.48***	39.8***	25.0***	-0.50***	**	***	***
EH1	32.6***	-	-	8.9**	4.6*	-0.21*	-	*	-
EH2	40.2***	32.4***	-0.57***	34.0***	33.2***	-0.58***	***	***	-
CT1	11,8*	6.2*	0.25*	7,4*	6.8*	0.26*	-	*	-
CT2	-	-	-	-	-	-	-	-	-
MP	35.0***	24.6***	-0.50***	27.6***	25.3***	-0.50***	***	***	-
MS	50.0***	9.2**	-0.30**	31.5***	10.4***	-0.32***	-	***	***
M	51.0***	19.3***	-0.44***	35.6***	20.7***	-0.46***	*	***	***
MPn	55.8***	6.1*	0.25*	22.5***	6.0*	0.24*	-	***	***
MSn	33.9***	3.9*	0.20*	8.6*	-	-	*	-	-
MN	49.3***	7.9**	0.28**	6.8*	6.7*	0,26*	-	*	-
PC	56.3***	9.8**	0.31**	56.3***	11.6***	0.34***	-	***	***
PE	30.8***	7.6**	0.28**	6.9*	6.5*	0.26*	*	-	-
TC	33.9***	-	-	5.9*	-	-	*	-	-
NC	39.7***	-	-	9.1**	-	-	-	-	*
KT	-	-	-	-	-	-	-	-	-
KN	-	-	-	-	-	-	-	-	-
EnT	44.2***	-	-	-	-	-	-	-	-
EnN	26.8***	-	-	-	-	-	-	-	-
BT	22.1***	11.6***	0.34***	13.1***	10.3***	0.32***	***	-	-
BN	36.7***	27.1***	0.52***	25.8***	25.8***	0.51***	***	**	-
FT	33.0***	21.9***	0.47***	28.9***	21.2***	0.46***	***	-	-
XT	34.8***	26.7***	0.52***	28.5***	25,3***	0.50***	***	*	-
XN	23.2***	8.6**	0.29**	8.6**	8.1**	0.28**	**	-	-
XRd	31.8***	3.7*	0.19*	25.2***	-	-	***	-	***
XTd	20.9***	15.0***	0.39***	14.9***	14.8***	0.39***	**	*	-
PZt	24.1***	13.2***	0.36***	12.9***	12.8***	0.36***	**	-	-
PZn	40.2***	19.2***	0.44***	36.0***	17.6***	0.42***	***	-	***

Table 3. The end
Таблица 3. Окончание

Characters / Признаки	Interindividual differences / Межиндивидуальные различия df = 6			Differences in the place of growth / Различия по месту произрастания df = 2			Tukey's test / Критерий Тьюки		
	$h_1^2, \%$	$r_1^2, \%$	r_{1xy}	$h_2^2, \%$	$r_2^2, \%$	r_{2xy}	U/CH	U/G	G/CH
OL	62.7***	–	–	49.5***	–	–	***	***	***
OS	60.3***	–	–	35.1***	–	–	***	**	***
InP	41.5***	–	–	–	–	–	–	–	–
InM	24.6***	–	–	14.1***	–	–	**	–	**
InS	17.5**	–	–	–	–	–	–	–	–

Note: CH – Charodinsky District; U – Untsukul'sky District; G – Gunib'sky District; h_1^2 – components of variance according to the factor “interindividual differences”; h_2^2 – components of dispersion according to the factor “place of growth”; r_1^2 and r_2^2 – coefficients of determination of the corresponding factors; r_{1xy} and r_{2xy} – correlation coefficients between the altitude and the studied character; * – $P < 0.05$, ** – $P < 0.01$, *** – $P < 0.001$ – confidence levels; a dash means no significant difference

Примечание: CH – чародинские; U – унцуккульские; G – гунибские; h_1^2 – компоненты дисперсии по фактору «межиндивидуальные различия»; h_2^2 – компоненты дисперсии по фактору «место произрастания»; r_1^2 и r_2^2 – коэффициенты детерминации соответствующих факторов; r_{1xy} и r_{2xy} – коэффициенты корреляции между высотой над уровнем моря и изучаемым признаком; * – $P < 0,05$, ** – $P < 0,01$, *** – $P < 0,001$ – уровни достоверности; прочерк означает отсутствие достоверных различий

section, and number of the upper epidermis cells) showed the greatest dependence on growing conditions. The thickness of the endoderm, number of the endoderm layers, index of the petiole axis, and stomatal index depended somewhat less on the growing conditions.

A post-hoc analysis based on the analysis of variance (df = 2) revealed that the studied populations differed well in most of the average values (Table 3). When the growth sites were compared in pairs according to Tukey's criterion, higher isolation of the Maydan samples from the rest was noticeable, and the differences from the Gunib ones were greater in the lamina indicators, and from those from Charodinsky District in the petiole. For five characters (the number of stomata of the lower epidermis, thickness of the lamina, thickness of the mesophyll, and tangential and radial diameters of the petiole's cross section), the differences were significant between all compared pairs, most of which were associated with the morphological dimensions of the leaf, while the rest were unreliable.

The data of the regression analysis for interindividual differences and for the difference in conditions of the growth sites showed approximately the same results. At the same time, the linear effect of the altitude above sea level on interpopulation differentiation was statistically significant in many ways. Insignificant differences between the components of dispersion and determination (h^2 и r^2) were found for the indicators associated with the lamina, and less often with the petiole. For example, for the character “number of the lower epidermis cells”, the effect of factor $h_2^2, \%$ (42.0%) was due to interindividual differentiation, i.e., ecological growth conditions, while its linear impact ($r_2^2, \%$) was equal to 41.9%. Based on this dependence, the effect size of the influence of the factor “altitude of the growth site” (Δr) in the total variability can be expressed by the formula:

$$\Delta r = \frac{r^2}{h^2} 100\%$$

Accordingly, Δr for this indicator will be $0,419 \cdot 100\% / 0,420 = 99,8\%$, i.e., only 0.2% of the total variability of this character is caused by non-linear effects.

Correlation coefficient r_{xy} displayed noticeable positive correlations of the altitude above sea level with the following characters: the number of stomata, number of the lower epidermis cells, number of the sclerenchyma layers, and thickness of the xylem, and negative correlations with the characters: the number of the upper epidermis cells, thickness of the lamina, height of the lower epidermis cells, and thickness of the palisade tissue. The indices of most lamina characteristics decreased with the altitude above sea level, and those of the petiole increased.

It can be concluded that the traits of xerophilicity gradually increased in natural apricot populations with the altitude above sea level.

Such a manifestation of the aggregate of indicators can be associated both with changes in the genotype and with purely functional changes within the normal range. In addition, the reason for arid conditions may be an increase in the evaporation of moisture on the southern slopes with the same amount of precipitation.

The discriminant analysis conducted with step-by-step inclusion at $F \geq 5.00$ identified 11 most differentiating features (Table 4). The rest of the characters turned out to be of little information. The most discriminating function was observed in the following characters: the number of the upper epidermis cells, number of the lower epidermis stomata, thickness of the cuticle, number of the palisade tissue layers, and thickness of the endoderm.

Figure 2 shows the location of objects in the space of two canonical roots based on the results of the discriminant analysis. The first discriminant function (cor. 1) accounts for 54.4% of the explained variance, the second (cor. 2) for 19.6%.

The location pattern of the objects suggests that along the first axis they are located according to the change in the numbers of the upper epidermis cells and the lower epidermis stomata, and the thickness of the cuticle of the petiole and lamina. The scatter of indicators and the location of samples along the second axis reflect the diversity in the endoderm thickness and petiole index. The genotype from Gunib is separated according to the first function and Maydan 1 according to the second. Maydan 3 is also highly different, but with an admixture of Maydan 2.

Table 4. Results of the step-by-step analysis with inclusion by the grouping variable – trees (7 gr.)**Таблица 4.** Итоги пошагового анализа с включением по группирующей переменной – деревья (7 гр.)

Step / Шаг	Characters / Признаки	F incl. / Вкл.	p-level / Уровень	Lambda / Лямбда	F-values / Критерий	p-level / Уровень
1	Sc1	40.782	0.000000	0.285970	40.782	0.000000
2	SN	26.378	0.000000	0.108666	32.876	0.000000
3	PC	16.402	0.000000	0.053660	27.395	0.000000
4	MPn	13.075	0.000000	0.029390	24.233	0.000000
5	EnT	11.009	0.000000	0.017260	22.162	0.000000
6	LT	9.696	0.000000	0.010618	20.731	0.000000
7	FT	8.840	0.000000	0.006735	19.719	0.000000
8	NC	8.348	0.000000	0.004344	19.017	0.000000
9	InP	7.939	0.000001	0.002841	18.524	0.000000
10	PZn	6.977	0.000004	0.001932	18.038	0.000000
11	PE	5.877	0.000034	0.001379	17.496	0.000000

Note: there are 11 variables in the model; and 23 not in the model; n = 105

Примечание: переменных в модели – 11; не в модели – 23; n = 105

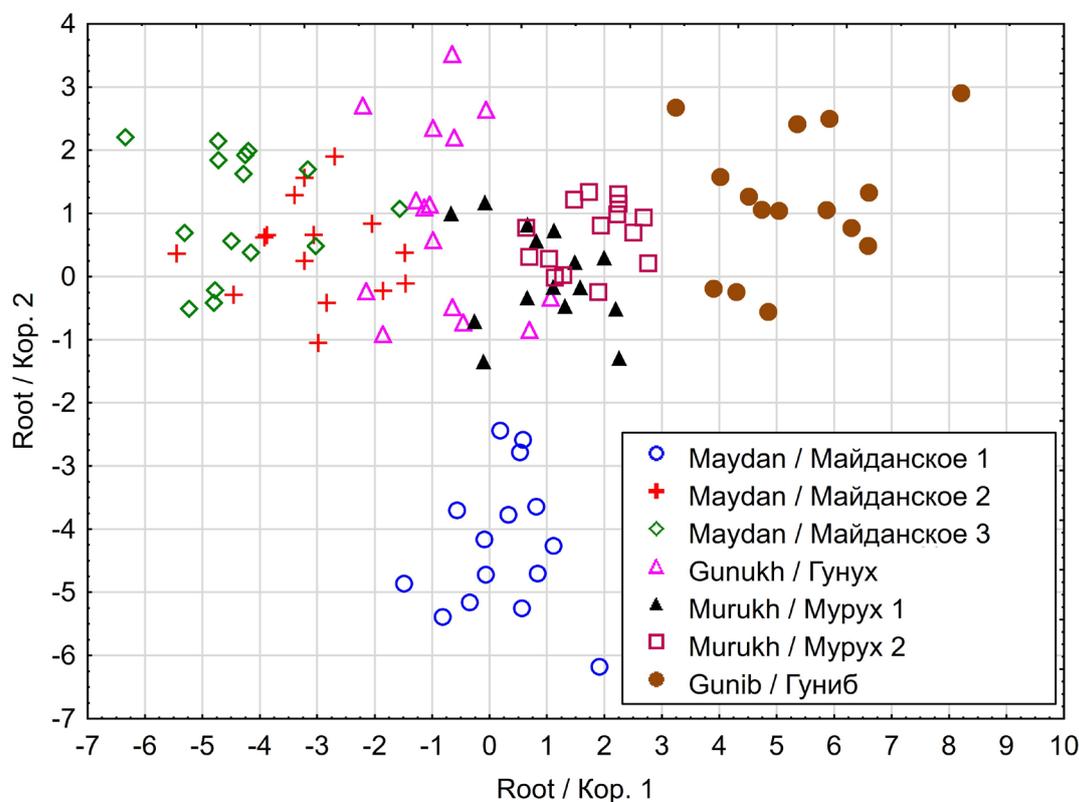


Fig. 2. Scattering graph of objects in the space of two canonical roots according to the leaf anatomical characters

Рис. 2. График рассеивания объектов в пространстве двух канонических корней по анатомическим признакам листа

Conclusion

Within the general range of *P. armeniaca* in Dagestan, the selected reference points correspond to the lower and upper limits of distribution (with more critical growth conditions) and the central part of the range (with optimal conditions). In this case, the anatomical characters selected for the assessment of adaptive characteristics are grouped according to the parameters of the morphogenetic response to complex growing conditions.

The determinants of the studied genotypes turned out to be as follows: the thickness of the lower cuticle, thickness of the crustal parenchyma, and number of the parenchyma layers. The following characters appeared less informative within the studied altitude conditions: the “thickness of the endoderm”, “number of the endoderm layers”, “petiole index”, and “stomatal index”. Their values did not show significant differences in the reaction rate. Other features (“number of cells of the upper epidermis”, “number of cells of the lower epidermis”, “number of stomata”, “thickness of the lamina”, “thickness of the cuticle”, “tangential diameter of the petiole’s cross section”) showed significant differences, which could be due to two reasons: a narrow limit of their reaction rate, or a wide range of exposure to one of the abiotic factors (light, temperature, humidity, etc.), or their combined action that goes beyond their ecological optimum.

The altitude as a complex factor in Mountainous Dagestan can exert the greatest effect on the variability of parameters of such apricot leaf features as the area and thickness of the lamina. We associate a decrease in the parameters of these characters with the accelerated implementation of the stages of morphogenesis of vegetative organs in connection with a reduction in the total growing season with the altitudes of growth sites, and, therefore, they are highly adaptive.

The leaves of the Gunib sample (1900 m) were characterized by the greatest xeromorphism. They have a multi-layered dense small-celled mesophyll, with a relatively thin lamina. The small-celled lower epidermis, a large number of stomata, and the total set of traits indicates an earlier stoppage of the leaf in growth.

References / Литература

- Anatov D.M. Phenetic analysis of natural apricot populations in the Mountainous Dagestan for endocarp (stone) features. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2019;180(1):89-94. [in Russian] (Анатов Д.М. Фенетический анализ природных популяций абрикоса Горного Дагестана по признакам эндокарпия (косточки). *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2019;180(1):89-94). DOI: 10.30901/2227-8834-2019-1-89-94
- Anatov D.M., Asadulaev Z.M., Osmanov R.M. Comparative assessment of apricot seedlings for drought resistance and winter hardiness in Dagestan. *Bulletin of the State Nikitsky Botanical Gardens*. 2019;(133):199-207. [in Russian] (Анатов Д.М., Асадулаев З.М., Османов Р.М. Сравнительная оценка сеянцев абрикоса по засухоустойчивости и зимостойкости в условиях Дагестана. *Бюллетень Государственного Никитского ботанического сада*. 2019;(133):199-207). DOI: 10.36305/0513-1634-2019-133-199-207
- Aneli N.A. Atlas of the leaf epidermis (Atlas epidermy lista). Tbilisi: Metsniereba; 1975. [in Russian] (Анели Н.А. Атлас эпидермы листа. Тбилиси: Мецниереба; 1975).
- Asadulaev Z.M., Anatov D.M., Gaziev M.A. Genetic resources of *Prunus armeniaca* L. natural populations in Mountainous Dagestan. *Acta Horticulturae*. 2014;1032:183-190. DOI: 10.17660/ActaHortic.2014.1032.24
- Asadulaev Z.M., Anatov D.M., Osmanov R.M. Apricot in Dagestan. Makhachkala: Printing House A4; 2020. [in Russian] (Асадулаев З.М., Анатов Д.М., Османов Р.М. Абрикос в Дагестане. Махачкала: Типография А4; 2020). URL: http://gorbotsad.ru/files/Apricot_in_Dagestan.pdf [дата обращения: 12.10.2022].
- Asadulaev Z.M., Saydieva A.A., Abdullaeva E.A. Water-holding ability and *Clasterosporium* resistance of branches and leaves in apricot cultivars (Vodoudерживающая способность и устойчивость к класпероспориозу ветвей и листьев сортов абрикоса). *Trudy Dagestanskogo otdeleniya Russkogo botanicheskogo obshchestva = Proceedings of the Dagestan Branch of the Russian Botanical Society*. 2008;(1):81-84. [in Russian] (Асадулаев З.М., Сайдиева А.А., Абдуллаева Э.А. Вододерживающая способность и устойчивость к класпероспориозу ветвей и листьев сортов абрикоса. *Труды Дагестанского отделения Русского ботанического общества*. 2008;(1):81-84).
- Avdeev V.I. Apricots of Eurasia: evolution, genetic diversity, introduction, and breeding (Abrikosy Yevrazii: evolyutsiya, genofond, introduktsiya, selektsiya). Orenburg: Orenburg State Agrarian University; 2012. [in Russian] (Авдеев В.И. Абрикосы Евразии: эволюция, генофонд, интродукция, селекция. Оренбург: Оренбургский государственный аграрный университет; 2012).
- Barykina R.P., Veselova T.D., Devyatov A.G., Dzhaliyeva Kh.Kh., Ilyina G.M., Chubatova N.V. Handbook on botanical microtechnology. Fundamentals and methods (Spravochnik po botanicheskoy mikrotekhnike. Osnovy i metody). Moscow: Moscow State University; 2004. [in Russian] (Барыкина Р.П., Веселова Т.Д., Девятков А.Г., Джалилова Х.Х., Ильина Г.М., Чубатова Н.В. Справочник по ботанической микротехнике. Основы и методы. Москва: МГУ; 2004).
- Borisovskaya G.M., Sokolova E.A. To the methods of studying the structure of the petiole on the example of some representatives of the family Euphorbiaceae (K metodike izucheniya struktury chereshka na primere nekotorykh predstaviteley sem. Euphorbiaceae). *Vestnik Leningradskogo universiteta = Leningrad University Bulletin*. 1978;15(1):40-48. [in Russian] (Борисовская Г.М., Соколова Е.А. К методике изучения структуры черешка на примере некоторых представителей сем. Euphorbiaceae. *Вестник Ленинградского университета*. 1978;15(1):40-48).
- Esau K. Anatomy of seed plants. Book 1. Translated by A.E. Vasilyev, Yu.V. Gamaley, M.F. Danilova. A.L. Takhtajan (ed.). Moscow: Mir; 1980. [in Russian] (Эзау К. Анатомия семенных растений. Книга 1. Перевод А.Е. Васильева, Ю.В. Гамалея, М.Ф. Даниловой / под ред. А.Л. Тахтаджяна. Москва: Мир; 1980).
- Fedorova Al.A., Kirpichnikov M.E., Artyushenko Z.T. Atlas of descriptive morphology of higher plants: Leaf (Atlas po opisatelnoy morfologii vysshikh rasteniy: List). P.A. Baranov (ed.). Moscow; Leningrad: USSR Academy of Sciences; 1956. [in Russian] (Федорова Ал.А., Кирпичников М.Э., Артюшенко З.Т. Атлас по описательной морфологии высших растений: Лист / под ред. П.А. Баранова. Москва; Ленинград: Академия наук СССР; 1956).
- Genkel P.A. Physiology of heat and drought resistance of plants (Fiziologiya zharo- i zasukhoustoychivosti rasteniy). Moscow: Nauka; 1982 [in Russian] (Генкель П.А. Физиология жаро- и засухоустойчивости растений. Москва: Наука; 1982).

- Gorina V.M. Scientific fundamentals of apricot and cherry plum breeding for the Crimea and Southern Ukraine (Nauchnye osnovy selektsii abrikosa i alychi dlya Kryma i yuga Ukrainy) [dissertation]. Yalta; 2014. [in Russian] (Горина В.М. Научные основы селекции абрикоса и алычи для Крыма и юга Украины: дис. ... докт. с.-х. наук. Ялта; 2014). URL: <https://www.dissercat.com/content/nauchnye-osnovy-selektsii-abrikosa-i-alychi-dlya-kryma-i-yuga-ukrainy> [дата обращения: 04.10.2022].
- Gorina V.M., Korzin V.V., Mesyats N.V. Peculiarities of water regime of apricot genotypes under the conditions of Southern Crimea. *IZVESTIA Orenburg State Agrarian University*. 2017;2(64):215-217. [in Russian] (Горина В.М., Корзин В.В., Месяц Н.В. Особенности водного режима генотипов абрикоса в условиях южного берега Крыма. *Известия Оренбургского государственного аграрного университета*. 2017;2(64):215-217).
- Kostina K.F. Apricot. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*, 1936; Suppl 83:289-290. [in Russian] (Костина К.Ф. Абрикос. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 1936; Приложение 83:289-290).
- Kosulina L.G., Lutsenko E.K., Aksenov V.A. Physiology of plant resistance to unfavorable environmental factors (Fiziologiya ustoychivosti rasteniy k neblagopriyatnym faktoram sredy). Rostov-on-Don: Rostov University; 1993. [in Russian] (Косулина Л.Г., Луценко Э.К., Аксенов В.А. Физиология устойчивости растений к неблагоприятным факторам среды. Ростов-на-Дону: Ростовский университет; 1993).
- Maksimov N.A. Physiological significance of the xeromorphic structure. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 1931;25(3):153-162. [in Russian] (Максимов Н.А. Физиологическое значение ксероморфной структуры. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 1931;25(3):153-162).
- Pausheva Z.P. Workshop on plant cytology (Praktikum po tsitologii rasteniy). Moscow: Kolos; 1974. [in Russian] (Паушева З.П. Практикум по цитологии растений. Москва: Колос; 1974).
- Prozina M.N. Botanical microtechnology (Botanicheskaya mikrotekhnika). Moscow: Vysshaya Shkola; 1960. [in Russian] (Прокина М.Н. Ботаническая микротехника. Москва: Высшая школа; 1960).
- Rostova N.S., Sokolova E.A. Variability of anatomical and morphological leaf characters in apricot (*Armeniaca* Scop.) species and varieties. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 1992;146:74-86. [in Russian] (Ростова Н.С., Соколова Е.А. Изменчивость анатомических и морфологических признаков листа у видов и сортов абрикоса (*Armeniaca* Scop.). *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 1992;146:74-86).
- Skvortsov A.K., Kramarenko L.A. The apricot in Moscow and Moscow Province (Abrikos v Moskve i Podmoskovye). Moscow: KMK; 2007. [in Russian] (Скворцов А.К., Крамаренко Л.А. Абрикос в Москве и Подмосковье. Москва: КМК; 2007).
- Sokolova E.A. Morphological and anatomical features of the structure of the vegetative organs of the shoot of the genus *Armeniaca* Scop. representatives (Morfologo-anatomicheskiye osobennosti stroeniya vegetativnykh organov pobega predstaviteley roda *Armeniaca* Scop.) [dissertation]. Leningrad; 1986. [in Russian] (Соколова Е.А. Морфолого-анатомические особенности строения вегетативных органов побега представителей рода *Armeniaca* Scop.: дис. ... канд. биол. наук. Ленинград; 1986).
- Sokolova E.A. The value of anatomical characters for the taxonomy of representatives of the subfamily Prunoideae (Rosaceae) (Znachenie anatomicheskikh priznakov dlya sistematiki predstaviteley podsemeystva Prunoideae [Rosaceae]) [dissertation]. St. Petersburg; 2000. [in Russian] (Соколова Е.А. Значение анатомических признаков для систематики представителей подсемейства Prunoideae (Rosaceae): дис. ... докт. биол. наук. Санкт-Петербург; 2000). URL: <https://www.dissercat.com/content/znachenie-anatomicheskikh-priznakov-dlya-sistematiki-predstavitelei-podsemeystva-prunoideae> [дата обращения: 04.10.2022].
- Sorokopudov V.N., Shlapakova S.N., Nguyen T.C. Drought resistance of some species of the genus *Juglans* L. in the conditions of the Bryansk region. *Pomiculture and Small Fruits Culture in Russia*. 2014;40(1):301-305. [in Russian] (Сорокопудов В.Н., Шлапакова С.Н., Нгуен Т.Т. Засухоустойчивость некоторых видов рода *Juglans* L. в условиях Брянской области. *Плодоводство и ягодоводство России*. 2014;40(1):301-305).
- Starodubtseva E.P., Dzhuraeva F.K. Sustainability of apricot trees to environmental stress factors under the conditions of Orenburg region. *IZVESTIA Orenburg State Agrarian University*. 2016;6(62):219-221. [in Russian] (Стародубцева Е.П., Джураева Ф.К. Устойчивость растений абрикоса к стресс-факторам окружающей среды в условиях Оренбургской области. *Известия Оренбургского государственного аграрного университета*. 2016;6(62):219-221).
- Vasilevskaya V.K. Formation of the leaf in drought-resistant plants (Formirovaniye lista zasukhoustoychivyykh rasteniy). Ashgabat: TSSR Academy of Sciences; 1954. [in Russian] (Василевская В.К. Формирование листа засухоустойчивых растений. Ашхабад: АН ТССР; 1954).
- Vavilov N. I. Wild relatives of fruit trees of the Asian part of the USSR and the Caucasus and the problem of the origin of fruit trees (Dikiye rodichi plodovyykh derevyev aziatskoy chasti SSSR i Kavkaza i problema proiskhozhdeniya plodovyykh derevyev). In: *N.I. Vavilov. Selected works. Vol. 2 (N.I. Vavilov. Izbrannye trudy. T. 2)*. Moscow; Leningrad: USSR Academy of Sciences; 1960. p.343-360. [in Russian] (Вавилов Н.И. Дикие родичи плодовых деревьев Азии и Кавказа и проблемы происхождения плодовых деревьев. В кн.: *Н.И. Вавилов. Избранные труды. Т. 2. в пяти томах*. Москва; Ленинград: АН СССР; 1960. С.343-360).
- Vekhov V.N., Gubanov I.A., Lebedeva G.F. Cultivated plants of the USSR (Kulturnye rasteniya SSSR). Moscow; 1978. [in Russian] (Вехов В.Н., Губанов И.А., Лебедева Г.Ф. Культурные растения СССР. Москва; 1978).
- Zhestyanikova L.L., Moskaleva G.I. Technique of anatomical studies on plants: guidelines (Tekhnika anatomicheskikh issledovaniy rasteniy: metodicheskiye ukazaniya). Leningrad: VIR; 1981. [in Russian] (Жестяникова Л.Л., Москалева Г.И. Техника анатомических исследований растений: методические указания. Ленинград: ВИР; 1981).
- Zhukovskiy P.M. Cultivated plants and their relatives (Kulturnye rasteniya i ikh sorodichi). Leningrad: Kolos; 1964. [in Russian] (Жуковский П.М. Культурные растения и их сородичи. Ленинград: Колос; 1964).

Information about the authors

Dzhalaludin M. Anatov, Cand. Sci. (Biology), Senior Researcher, Dagestan Federal Scientific Center of the Russian Academy of Sciences, Mountain Botanical Garden, division of the DFSC RAS, 45 M. Gadzhieva St., Makhachkala 367000, Russia, djatal@list.ru, <https://orcid.org/0000-0002-6725-4086>

Zagirbeg M. Asadulaev, Dr. Sci. (Biology), Professor, Head of a Laboratory, Dagestan Federal Scientific Center of the Russian Academy of Sciences, Mountain Botanical Garden, division of the DFSC RAS, 45 M. Gadzhieva St., Makhachkala 367000, Russia, asgorbs@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0001-5370-6611>

Zulfira R. Ramazanova, Cand. Sci. (Biology), Associate Professor, Dagestan State Pedagogical University, 57 M. Yaragского St., Makhachkala 367003, Russia, zulfiraram@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-2182-3220>

Ruslan M. Osmanov, Associate Researcher, Dagestan Federal Scientific Center of the Russian Academy of Sciences, Mountain Botanical Garden, division of the DFSC RAS, 45 M. Gadzhieva St., Makhachkala 367000, Russia, ru.osmanov@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-4857-6354>

Информация об авторах

Джалалудин Магомедович Анатов, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, Дагестанский федеральный исследовательский центр Российской академии наук, Горный ботанический сад – обособленное подразделение ДФИЦ РАН, 367000 Россия, Махачкала, ул. М. Гаджиева, 45, djatal@list.ru, <https://orcid.org/0000-0002-6725-4086>

Загирбег Магомедович Асадулаев, доктор биологических наук, профессор, заведующий лабораторией, Дагестанский федеральный исследовательский центр Российской академии наук, Горный ботанический сад – обособленное подразделение ДФИЦ РАН, 367000 Россия, Махачкала, ул. М. Гаджиева, 45, asgorbs@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0001-5370-6611>

Зулфира Рамазановна Рамазанова, кандидат биологических наук, доцент, Дагестанский государственный педагогический университет, 367003 Россия, Махачкала, ул. М. Ярагского, 57, zulfiraram@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-2182-3220>

Руслан Маликович Османов, младший научный сотрудник, Дагестанский федеральный исследовательский центр Российской академии наук, Горный ботанический сад – обособленное подразделение ДФИЦ РАН, 367000 Россия, Махачкала, ул. М. Гаджиева, 45, ru.osmanov@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-4857-6354>

Contribution of the authors: Asadulaev Z.M., Anatov D.M. – the concept and formulation of the study. Anatov D.M., Osmanov R.M. – collecting of the material. Ramazanova Z.R., Osmanov R.M. – anatomical measurements. Anatov D.M. – statistical processing and preparation of the text of the article. Anatov D.M., Asadulaev Z.M. – editing and approval of the final version of the article.

Вклад авторов: Асадулаев З.М., Анатов Д.М. – концепция и постановка исследования. Анатов Д.М., Османов Р.М. – сбор материала. Рамазанова З.Р., Османов Р.М. – анатомические измерения. Анатов Д.М. – статистическая обработка и подготовка текста статьи. Анатов Д.М., Асадулаев З.М. – редактирование и утверждение окончательного варианта статьи.

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

Конфликт интересов: авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

The article was submitted on 27.10.2021; approved after reviewing on 24.12.2022; accepted for publication on 01.06.2023
Статья поступила в редакцию 27.10.2021; одобрена после рецензирования 24.12.2022; принята к публикации 01.06.2023

СИСТЕМАТИКА, ФИЛОГЕНИЯ И ГЕОГРАФИЯ КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ И ИХ ДИКИХ РОДИЧЕЙ

Научная статья

УДК 581.331:58.084:633.494

DOI: 10.30901/2227-8834-2023-2-190-203



Сравнительно-эмбриологическое исследование некоторых образцов топинамбура (*Helianthus tuberosus* L.) из коллекции ВИР, различающихся завязываемостью семян

О. Н. Воронова¹, А. А. Бабро¹, А. В. Любченко²

¹ Ботанический институт им. В.Л. Комарова Российской академии наук, Санкт-Петербург, Россия

² Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, Майкопская опытная станция – филиал ВИР, Майкоп, Россия

Автор, ответственный за переписку: Ольга Николаевна Воронова, o_voronova@binran.ru

Актуальность. Топинамбур (*Helianthus tuberosus* L.) – сельскохозяйственная культура с преимущественно вегетативным размножением и угнетением полового процесса, что затрудняет селекционную работу с ним и приводит к сложностям в получении межвидовых гибридов при использовании в селекции подсолнечника. Актуально подробное изучение причин отсутствия семенного размножения.

Материалы и методы. Исследовались образцы коллекции ВИР, сохраняемые на Майкопской опытной станции – филиале ВИР: ‘Торіанка’ (к-70), ‘М-24-29’ (к-90), ‘2М-22-29’ (к-119), Скатовский (к-123), ‘Киевский красный’ (к-170). Соцветия для эмбриологического анализа зафиксированы в фазе цветения. Материал обработан для получения постоянных препаратов для световой микроскопии в лаборатории эмбриологии и репродуктивной биологии БИН РАН.

Результаты. Цитоморфологический анализ мужского гаметофита – пыльцевого зерна (ПЗ), стенки пыльника, а также исследование развития семязачатка и в нем женского гаметофита – зародышевого мешка (ЗМ) показали, что от 51 до 95% образующихся ПЗ и от 23,1 до 66,6% ЗМ сформировано нормально. Аномалии развития чаще отмечались в женских репродуктивных структурах, но и они не являются решающим фактором плохой завязываемости семян. Так, для сорта ‘Киевский красный’ отмечается наибольшее количество аномальных генеративных структур, а для сорта ‘Торіанка’ – наименьшее, но у обоих почти не образуются семена. Больше всего семян (от 207 до 1164 шт.) завязывалось у сорта ‘2М-22-29’, который характеризуется средними показателями в мужской (фертильных ПЗ 81%) и в женской сфере (жизнеспособных ЗМ – 59,4%). Невозможность опыления вследствие самонесовместимости (была отмечена для сорта ‘Торіанка’), которая приводит к старению и деструкции нормально сформированных ЗМ, также уменьшает семенную продуктивность.

Заключение. Для успешного завязывания семян необходимо сочетание ряда факторов – отсутствия отклонений в развитии генеративных структур и наличия перекрестного опыления и правильного (совместимого) опылителя.

Ключевые слова: мужской и женский гаметофит, фертильность пыльцы, аномалии развития генеративных структур

Благодарности: работа выполнена в рамках государственного задания Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН по теме АААА-А18-118051590112-8 «Поливариантность морфогенетических программ развития репродуктивных структур растений, естественные и искусственные модели их реализации», а также в рамках государственного задания Федерального исследовательского центра Всероссийского института генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова (ВИР) № FGEM-2022-0004 «Совершенствование подходов и методов *ex situ* сохранения идентифицированного генофонда вегетативно размножаемых культур и их диких родичей, разработка технологий их эффективного использования в селекции».

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

Для цитирования: Воронова О.Н., Бабро А.А., Любченко А.В. Сравнительно-эмбриологическое исследование некоторых образцов топинамбура (*Helianthus tuberosus* L.) из коллекции ВИР, различающихся завязываемостью семян. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2023;184(2):190-203. DOI: 10.30901/2227-8834-2023-2-190-203

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

Original article

DOI: 10.30901/2227-8834-2023-2-190-203

Comparative embryological study of some Jerusalem artichoke (*Helianthus tuberosus* L.) accessions with different seed-setting ability from the VIR collection

Olga N. Voronova¹, Anastasia A. Babro¹, Alexandr V. Lyubchenko²

¹ Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, Russia

² N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, Maikop Experiment Station of VIR, Maikop, Russia

Corresponding author: Olga N. Voronova, o_voronova@binran.ru

Background. Jerusalem artichoke (*Helianthus tuberosus* L.) is a valuable agricultural plant, characterized by mostly vegetative propagation and depression of sexual process. This feature notably impedes breeding improvement of both Jerusalem artichoke and its hybrids with sunflower. That is why a detailed investigation of possible reasons for the failure of seed setting is very important for this crop.

Materials and methods. Jerusalem artichoke accessions from the VIR collection: cvs. 'Topianka' (k-70), 'M-24-29' (k-90), '2M-22-29' (k-119), Skatovsky (k-123), and 'Kievsky krasny' (k-170), grown at Maikop Experiment Station of VIR, were examined. The material for embryological analysis was fixed at the stage of anthesis, processed, and analyzed at the Embryology and Reproductive Biology Lab of the Komarov Botanical Institute.

Results. A cytomorphological analysis of pollen grains and examination of anther walls and ovules with embryo sacs showed that from 51 to 95% of the pollen grains and from 23.1% to 66.6% of the embryo sacs were formed normally. Abnormalities in female reproductive structures appeared more frequently but they did not determine the poor seed setting. Among the studied accessions, both cvs. 'Kievsky krasny', with the greatest number of abnormalities in male and female reproductive structures, and 'Topianka', with the smallest number, produced almost no seeds. The greatest number of seeds (from 207 to 1164) were set in '2M-22-29', with the medium amount of normal generative structures, both male (pollen fertility was 81%) and female ones (59,4% of viable embryo sacs). Self-incompatibility observed in cv. 'Topianka' could cause the pollination failure, destruction of normal embryo sacs, and seed production decrease.

Conclusion. Thus, a combination of several factors (absence of developmental abnormalities in generative structures, crosspollination, and a compatible pollinizer) is necessary for successful seed setting in Jerusalem artichoke.

Keywords: male and female gametophytes, pollen fertility, developmental abnormalities in generative structures

Acknowledgements: the work was carried out within the framework of the state task of the Komarov Botanical Institute of the RAS, No. AAAA-A18-118051590112-8 "Polyvariance of morphogenetic programs for the development of plant reproductive structures, natural and artificial models for their implementation", as well as within the framework of the state task of the N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources (VIR), No. FGEM-2022-0004 "Improvement of approaches and methods for *ex situ* conservation of the identified gene pools of vegetatively propagated crops and their wild relatives, development of technologies for their effective use in breeding".

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

For citation: Voronova O.N., Babro A.A., Lyubchenko A.V. Comparative embryological study of some Jerusalem artichoke (*Helianthus tuberosus* L.) accessions with different seed-setting ability from the VIR collection. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2023;184(2):190-203. DOI: 10.30901/2227-8834-2023-2-190-203

Введение

Топинамбур (*Helianthus tuberosus* L.) – ценная сельскохозяйственная культура, интерес к которой в нашей стране не ослабевает на протяжении многих лет. Особенно популярна она была в 1940–1970 гг., и целый ряд авторов исследовал разные аспекты ее биологии (Shchibrya, 1941; Dzubenko, 1965; Tatintseva, 1971; Pasko, 1972; Belyaeva, 1975; etc.). Позднее интерес к этой культуре сильно уменьшился, но не угас – продолжались комплексные исследования и создавались новые сорта (Pasko, 1989, Breton et al., 2017). В последние десятилетия наблюдается устойчивое возрастание интереса к этой культуре. Топинамбур рассматривается не только как пищевое и кормовое растение, но и как источник инулина и ряда ценных витаминов и микроэлементов – суперфуд, как лечебное, техническое растение, в том числе для производства биотоплива, и даже как биологическая защита от некоторых инвазивных видов (Matei et al., 2020; Wang et al., 2020; Shen et al., 2021; etc.). Его выращивают и изучают в разных регионах нашей страны (Zelenkov, 2017; Smekalova et al., 2018; Anushkevich et al., 2019; etc.) и за рубежом (Denisow et al., 2019; Abdalla et al., 2021; Sawicka et al., 2021; etc.).

С точки зрения эмбриологии и репродуктивной биологии топинамбур, по сравнению с другими многолетними подсолнечниками, был изучен более или менее подробно. Для него были описаны последовательные этапы цветения, процесс формирования пыльника, семязачатка, микроспорогенез и развитие пыльцевых зерен, макроспорогенез и развитие зародышевого мешка, а также образование семян (Dzubenko, 1965; Tatintseva, 1971; Belyaeva, 1975; Pasko, 1989). К сожалению, большинство этих работ были сделаны почти полвека назад и сопровождалась преимущественно рисунками и словесными описаниями, зачастую с устаревшей терминологией.

Для топинамбура, так же как и для ряда других многолетних видов подсолнечника, отмечается преимущественно вегетативное размножение и угнетение полового процесса, что выражается в образовании небольшого количества семян или даже в практическом их отсутствии (Dzubenko, 1965; Tatintseva, 1971; Pasko, 1989; Denisow et al., 2019). Н. М. Пасько (Pasko, 1989), проводя опыты на коллекции сортов топинамбура, отмечал, что выход семян на корзинку у растений составил в среднем 7,2 штук (максимально – 37,8), а более 50% всех сортов имеют от 0,0 до 3,7 семян на корзинку. В то же время было отмечено, что межвидовые и внутривидовые скрещивания в некоторых комбинациях происходят более успешно, иногда в прямой комбинации семена образуются, а в обратной нет.

Пониженное образование семян существенно затрудняет селекционную работу не только с топинамбуром: оно приводит к сложностям в получении межвидовых гибридов с культурным подсолнечником и использовании потенциала топинамбура в селекции подсолнечника в качестве источника полезных свойств (Breton et al., 2017).

Надо отметить, что структурные особенности и возможные механизмы, приводящие к плохой завязываемости семян у многолетних видов *Helianthus*, в том числе и топинамбура, до сих пор мало изучены. В основном авторы отмечают нарушения в развитии пыльцевых зерен (Dzubenko, 1965; Tatintseva, 1971; Belyaeva, 1975; Pasko, 1989) и некоторые отклонения в развитии женской репродуктивной сферы (Dzubenko, 1965; Belyaeva, 1975; Pasko, 1989). Поэтому подробное исследование возмож-

ных причин почти полного отсутствия семенного размножения у топинамбура остается актуальным с точки зрения как теоретического, так и практического изучения этой культуры. В связи с этим и было предпринято настоящее исследование, основной целью которого стало выявление причин пониженной завязываемости семян у топинамбура.

Материалы и методы

В качестве объектов исследования были взяты образцы топинамбура из коллекции Всероссийского института генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова (ВИР), сохраняемой на полях Майкопской опытной станции – филиале ВИР (МОС ВИР) (Lebedeva et al., 2019).

Исследование проводилось на пяти коллекционных образцах:

1) к-70, 'Торпанка', Германия (среднеспелый, сорт), оригинатор – G. A. Küppers-Sonnenberg (Müden/Oertze, BRD);

2) к-90, 'М-24-29', Россия (среднеспелый, сорт от скрещивания Майкопский 33-650 × Венгерский, оригинатор – МОС ВИР;

3) к-119, '2М-22-29', Россия (позднеспелый, сорт от скрещивания Венгерский × Находка), оригинатор – МОС ВИР;

4) к-123, Скатовский, Россия (раннеспелый сорт), оригинатор – А. В. Холодков, с. Скатовка, Саратовская обл.;

5) к-170, 'Киевский красный', Украина (позднеспелый сорт), оригинатор – НИИ физиологии растений, г. Киев.

Исследование охватывает периоды с 2018 по 2021 г. Топинамбур выращивался как однолетняя культура – клубни перезимовывают в поле, а весной следующего года высаживаются на новый участок. Сравнительную оценку семенной продуктивности производили на растениях, находившихся в одинаковых почвенно-климатических условиях при их свободном опылении. Каждый образец в питомнике имел однорядковую делянку 3,92 м² с размещением на ней восьми гнезд по схеме 0,7 × 0,7 м. Глубина посадки – 8–10 см. После появления массовых всходов провели междурядную культивацию. После прополки осуществили подкормку аммиачной селитрой (250 кг/га) с последующей культивацией. Дорожки между ярусами были продискованы.

Погодные условия в 2018–2021 гг. были среднестатистическими. Показателем увлажнения в течение вегетационного сезона служит гидротермический коэффициент (ГТК) Г. Т. Селянинова, выражающий отношение суммы осадков к сумме средних температур, уменьшенной в 10 раз (табл. 1).

В 2018, 2020, 2021 г. собрали семена со всех восьми растений делянки для каждого образца. В тех случаях, когда они завязались, посчитали средние размеры семян (табл. 2), для измерения брали по 5–10 семян для каждого образца.

Для цитозембриологического изучения материал был зафиксирован в фазе «цветение» в первой декаде сентября 2018 г. Для фиксации с верхних ветвей главного стебля брали цветущие корзинки в количестве 3–5 штук.

Фиксировали материал не менее двух часов. Фиксатором служил раствор FAA. Дальнейшие исследования проводили в лаборатории эмбриологии и репродуктивной биологии Ботанического института им. В.Л. Комарова Российской академии наук (БИН РАН). Материал обрабатывали по общепринятой методике для приготовления

Таблица 1. Коэффициент Селянинова (ГТК) 2018–2021 гг., Майкопская опытная станция – филиал ВИР
Table 1. Selyaninov's coefficient (HTC) in 2018–2021, Maikop Experiment Station of VIR

Год / месяц	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X
2018	1,4	1,1	1,4	1,0	0,4	1,9	3,9
2019	2,2	1,1	0,4	1,8	0,7	1,4	1,6
2020	0,6	2,1	1,2	1,2	0,8	0,9	1,2
2021	3,4	2,3	2,9	0,5	1,0	0,9	1,2
Среднее многолетнее	2,0	1,8	1,8	1,2	1,2	1,4	2,6

Примечание: градация ГТК: до 0,5 – засуха; 0,6–1,0 – засушливо; 1,1–1,4 – умеренное увлажнение; 1,5–2,0 – хорошее увлажнение; выше 2,0 – избыточное увлажнение

Note: HTC gradation: up to 0.5 – drought; 0.6–1.0 – aridity; 1.1–1.4 – moderate humidity; 1.5–2.0 – good humidity; above 2.0 – excessive humidity

Таблица 2. Количество семян и их средние размеры у образцов топинамбура, 2018–2021 гг., Майкопская опытная станция – филиал ВИР

Table 2. Number of achenes and their average sizes in Jerusalem artichoke accessions, 2018–2021, Maikop Experiment Station of VIR

№ по каталогу ВИР	Название образца (сорта, формы)	Происхождение	Семянка			
			Длина, мм	Ширина, мм	Толщина, мм	Число с деланки, шт.
2018 г.						
70	Торіанка	Германия	0	0	0	0
90	М-24-29	Россия	0	0	0	0
119	2М-22-29	Россия	5,3 ± 0,25	2,2 ± 0,12	1,2 ± 0,12	207
123	Скатовский	Россия	5,2 ± 0,12	2,0 ± 0,01	1,0 ± 0,01	68
170	Киевский красный	Украина	6,3 ± 0,25	2,8 ± 0,12	1,5 ± 0,25	3
2020 г.						
70	Торіанка	Германия	0	0	0	0
90	М-24-29	Россия	5,4 ± 0,25	2,2 ± 0,12	1,5 ± 0,25	110
119	2М-22-29	Россия	5,4 ± 0,25	2,4 ± 0,12	1,0 ± 0,01	480
123	Скатовский	Россия	0	0	0	0
170	Киевский красный	Украина	0	0	0	0
2021 г.						
70	Торіанка	Германия	5,0	1,5	0,5	1
90	М-24-29	Россия	5,3 ± 0,12	2,3 ± 0,12	1,0 ± 0,01	6
119	2М-22-29	Россия	4,8 ± 0,37	2,4 ± 0,12	0,9 ± 0,12	1164
123	Скатовский	Россия	0	0	0	0
170	Киевский красный	Украина	0	0	0	0

постоянных препаратов для светооптической микроскопии (Barykina et al., 2004). Окрашивали постоянные препараты, используя различные модификации стандартных окрасок, подобранные экспериментальным путем.

Для вычисления процента фертильной пыльцы учитывали окрашенные и неокрашенные пыльцевые зерна по методике, описанной нами ранее (Voronova, Gavrilova, 2019). Степень дефектности пыльцы (СДП) вычисляли как долю дефектной пыльцы в процентах от общего количества проанализированных пыльцевых зерен (Kurpjanov, 1989).

Цитоэмбриологическое исследование, фотографирование срезов и измерение размера пыльцы осуществляли с помощью микроскопа Zeiss AxioPlan 2 Imaging с цифровой фотокамерой в программе AxioVision. Математические расчеты, построение вариационных кривых и представление результатов в виде графиков осуществлялось с помощью пакета программ MS Excel.

Результаты и обсуждение

Как видно из таблицы 2, среди образцов топинамбура наблюдается изменение семенной продуктивности по годам с сохранением общей тенденции. Так, сорта 'Торіанка' и 'Киевский красный' показали почти полное отсутствие образования семян за три года исследования. 'Торіанка' не образовывал семян в 2018 и 2020 г., а в 2021 г. было обнаружено единичное семя. 'Киевский красный' не образовывал семян в 2020 и 2021 г., а в 2018 г. завязал всего 3 семени. Стабильно завязывал семена сорт '2М-22-29', причем этот признак развивался по нарастающей: в 2018 г. – 207 семян, в 2020 г. – 480, в 2021 г. – 11 654. Сорт 'М-24-29' и образец Скатовский показали колебания по годам от 0 до 110. Сорт 'М-24-29' не завязал семян в 2018 г., в 2020 г. показал уже заметное количество семян – 110, а в 2021 г. число семян снова упало на минимальный уровень – было обнаружено всего 6 семян. У образца Скатовский в 2018 г. обнаружилось 68 семян, в 2020 и 2021 г. – 0 семян.

Что касается размеров семян, то они были примерно одинаковые для '2М-22-29' и образца Скатовский, у сорта 'Киевский красный' семянки были несколько крупнее. В целом размер семян колебался по длине в пределах: длина – 4,8–6,3 мм, ширина – 2,0–2,8 мм, толщина – 0,9–1,5 мм.

Во всех проанализированных цветках отмечали нормально сформированные завязи с семязачатками и тычинками с пыльниками (рис. 1а), характерные по своему строению для топинамбура и сходные с другими видами подсолнечника (Babro, Voronova, 2018; Voronova, Babro, 2021).

Семязачатки анатропные, унитегмальные, медиоуцеллятные с массивными интегументом и хорошо заметным интегументальным тапетумом (рис. 1, а, б). Зрелый зародышевый мешок у топинамбура (рис. 1, б) *Polygonit*-типа – так же как и у других видов подсолнечника (Voronova, Babro, 2021), и состоит из яйцевого аппарата, который включает две синергиды и яйцеклетку, центральной клетки со слившимися в одно ядро полярными ядрами и двух антипод.

Как видно из таблицы 3, у каждого из образцов в семязачатках были обнаружены нормальные зрелые зародышевые мешки. Соотношение семязачатков с нормальными зародышевыми мешками к общему числу исследованных колебалось от 23,1% ('Киевский красный') до 66,6% ('Торіанка').

В меньшем количестве (до 18,7%) были обнаружены более ранние стадии развития семязачатка (мегаспороцит, стадии прохождения мейоза или тетрады мегаспор), в единичном (до 7,7%) – более поздние стадии (развивающийся зародыш с эндоспермом или без него) (рис. 1, с), а также были выявлены семязачатки с дегенерацией генеративных структур (рис. 1, d) и аномалиями развития зародышевого мешка (рис. 1, e). Процессы дегенерации могли проявляться начиная со стадии мегаспороцита, и зародышевый мешок не образовывался (рис. 1, d), или затрагивать уже сформированный зародышевый мешок (рис. 1, f).

Наибольшее число нормальных зародышевых мешков (66,6%) было обнаружено в семязачатках сорта 'Торіанка'; соответственно, у него отмечен низкий уровень аномалий (22,3%), к которым были отнесены: дегенерирующий мегаспороцит, зародышевые мешки с аномальным строением или отсутствием зародышевого мешка при наличии нуцеллуса, представленного одним эпидермальным слоем. Также для этого сорта были выявлены два семязачатка, уже начавших развиваться в семя с зародышем, хотя в одном из них и не сформировался эндосперм. Стареющие зародышевые мешки, в которых нет следов вхождения пыльцевой трубки, не оплодотворенные и начавшие подвергаться деструкции, для этого сорта выявлены не были.

Очень близкие показатели были отмечены для образца Скатовский – 57,7% нормальных зародышевых мешков и 34,6% аномальных. Здесь также было обнаружено несколько зародышей с эндоспермом и не были выявлены стареющие зародышевые мешки.

К этим двум образцам приближается по своим характеристикам сорт '2М-22-29' (53,1% нормальных зародышевых мешков, 37,5% аномальных, отсутствие стареющих зародышевых мешков).

У сорта 'М-24-29' нормальные зародышевые мешки оказались в 31,3% от общего числа исследованных семязачатков, а преобладали семязачатки с аномалиями генеративных структур (40,6%). У этого образца также было выявлено больше чем у остальных (18,7%) семязачатков, находящихся не на стадии сформированного или зрелого зародышевого мешка, а на более ранних стадиях развития. Это может быть связано как со случайной фиксацией более ранних стадий цветения, так и с некоторым запаздыванием в прохождении стадий развития генеративными структурами.

Наихудшие показатели по формированию женских генеративных структур отмечались для сорта 'Киевский красный'. Преобладали аномалии (53,8%), доля семязачатков с нормальными зародышевыми мешками составила всего 23,1%, встречались семязачатки, где зародышевые мешки уже подвергались деструкции (19,2%), а формирующиеся семена не были отмечены вовсе.

Анализ цитоэмбриологических данных по развитию мужской сферы у топинамбура показал, что у всех пяти исследованных образцов на стадии цветения наблюдается правильно сформированная стенка пыльника, характерного строения для рода *Helianthus* (Babro, Voronova, 2018; Ryazanova, Voronova, 2022) – двухслойная, состоящая из эпидермального слоя и расположенного под ним эндотеция, без каких-либо отклонений в строении указанных слоев (рис. 2 – рис. 7).

Проведенный анализ качества пыльцевых зерен выявил, что показатель фертильности пыльцы (отношение количества окрашенных ацетокармином пыльцевых зерен к общему числу, выраженное в процентах) наилуч-

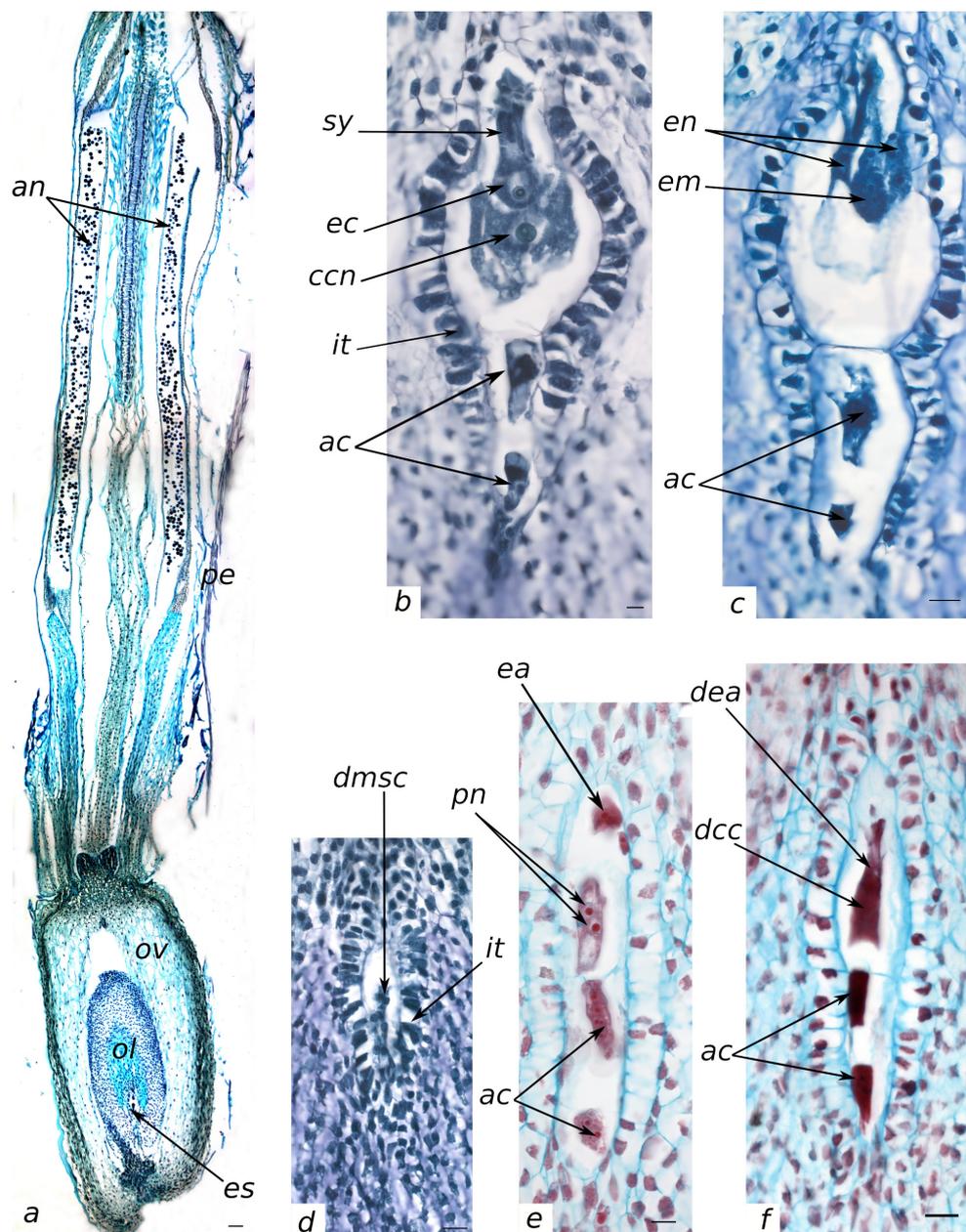


Рис. 1. Строение трубчатого цветка и разные состояния репродуктивных структур во время цветения у топинамбура (*a, b, d* - 'Торіанка'; *c* - '2М-22-29'; *e, f* - 'Київський червоний'):

a – продольный срез трубчатого цветка; *b* – зрелый зародышевый мешок; *c* – зародышевый мешок с зародышем и несколькими ядрами эндосперма; *d* – дегенерирующий мегаспороцит и остатки нуцеллуса; *e* – сформированный зародышевый мешок с полиплоидными антиподами и недифференцированным яйцевым аппаратом; *f* – с признаками деструкции яйцевого аппарата, центральной клетки и антипод.

Обозначения: *ac* – антиподальная клетка; *an* – пыльник; *dcc* – дегенерирующая центральная клетка; *dea* – дегенерирующий яйцевой аппарат; *dmcs* – дегенерирующий мегаспороцит; *ea* – яйцевой аппарат; *ec* – яйцеклетка; *en* – эндосперм; *em* – зародыш; *es* – зародышевый мешок; *it* – интегументальный тапетум; *ol* – семязачаток; *ov* – завязь; *pe* – лепесток; *pn* – полярное ядро; *sy* – синергида. Масштабная линейка: *a* – 100 мкм; *b, c, d, e, f* – 20 мкм

Fig. 1. The structure of a tubular flower and different states of reproductive structures during flowering in Jerusalem artichoke (*a, b, d* - 'Toriianka'; *c* - '2M-22-29'; *e, f* - 'Kievsky krasny'):

(*a, b, d* - 'Toriianka'; *c* - '2M-22-29'; *e, f* - 'Kievsky krasny'):

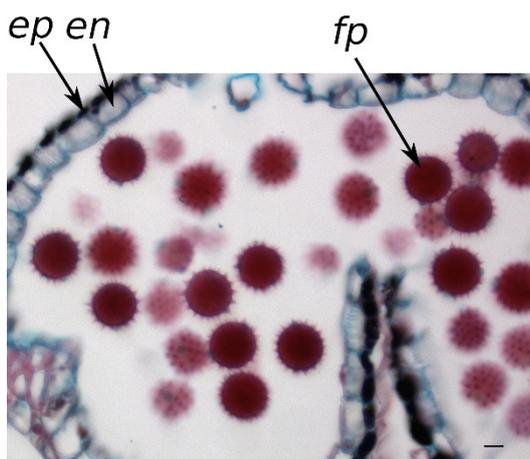
a – longitudinal section of a tubular flower; *b* – mature embryo sac; *c* – embryo sac with embryo and several endosperm nuclei; *d* – degenerating megasporocyte and nucellus remains; *e* – full-formed embryo sac with polyploid antipodes and undifferentiated egg apparatus; *f* – with signs of destruction of the egg apparatus, central cell, and antipodes.

Legend: *ac* – antipodal cell; *an* – anther; *dcc* – degenerating central cell; *dea* – degenerating egg apparatus; *dmcs* – degenerating megasporocyte; *ea* – egg apparatus; *ec* – egg cell; *en* – endosperm; *em* – embryo; *es* – embryo sac; *it* – integumentary tapetum; *ol* – ovule; *ov* – ovary; *pe* – petal; *pn* – polar nucleus; *sy* – synergid. Scale bar: *a* – 100 μm; *b, c, d, e, f* – 20 μm

Таблица 3. Эмбриологические характеристики исследованных трубчатых цветков
 Table 3. Embryological characteristics of the analyzed tubular flowers

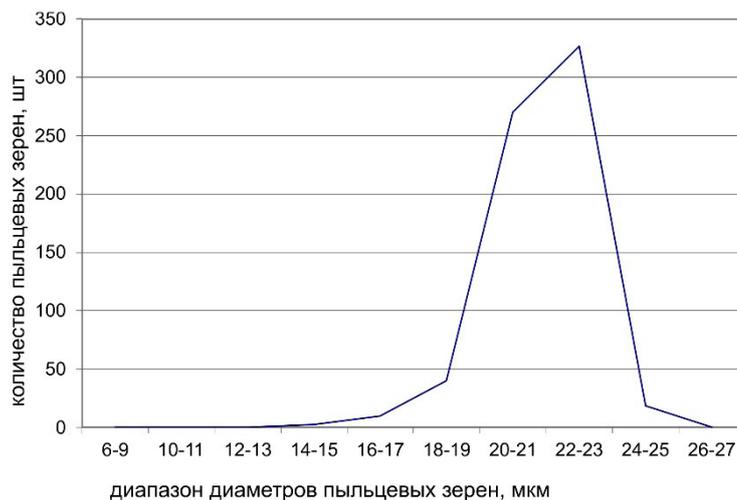
Номер по каталогу, название образца (сорта, формы)	Женская сфера цветка										Мужская сфера цветка					
	Завязи, где ЗМ отсутствуют или аномального строения		Завязи с ранними стадиями развития (МСЦ, МС)		Завязи с ЗМ нормального строения		Завязи, где ЗМ с признаками деструкции		Завязи с развивающимися зародышем и эндоспермом		Завязи с развивающимся зародышем и без эндосперма		Всего исследовано цветков, шт.	Средняя фертильность пыльцы, %	С/П, %	Средний диаметр пыльцевого зерна, мкм
шт.	% от общего числа	шт.	% от общего числа	шт.	% от общего числа	шт.	% от общего числа	шт.	% от общего числа	шт.	% от общего числа					
к-70 Торіанка	6	22,3	1	3,7	18	66,6	0	0	1	3,7	1	3,7	15	85	15	20,26 ± 0,05
к-90 М-24-29	13	40,6	6	18,7	10	31,3	3	9,4	0	0	0	0	3	62	38	18,01 ± 0,10
к-119 2М-22-29	12	37,5	1	3,1	17	53,1	0	0	2	6,3	0	0	8	81	19	19,84 ± 0,07
к-123 Скотовский	9	34,6	0	0	15	57,7	0	0	2	7,7	0	0	8	95	5	21,85 ± 0,05
к-170 Киевский красный	14	53,8	1	3,9	6	23,1	5	19,2	0	0	0	0	6	51	49	17,05 ± 0,08
	Всего исследовано завязей, шт.															

Примечание: ЗМ – зародышевый мешок; МС – мегаспора; МСЦ – мегаспорозит
 Note: ЗМ – embryo sac; МС – megaspore; МСЦ – megasporocyte



Фертильность - 95%

a



b

Рис. 2. Зрелые пыльцевые зерна топинамбура образца Скатовский:

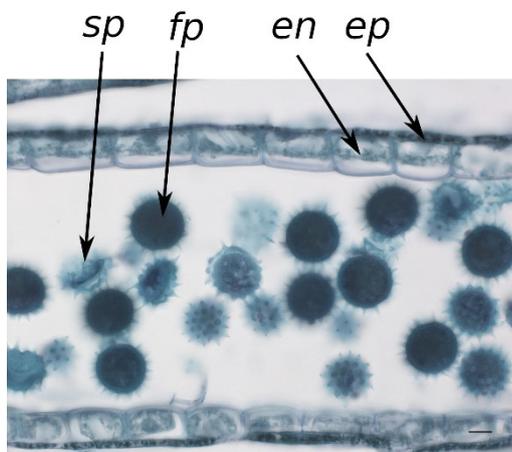
a – поперечный срез гнезда пыльника; **b** – график варьирования диаметра пыльцы.

Обозначения: *en* – эндотеций; *ep* – эпидермис; *fp* – фертильное пыльцевое зерно. Масштабная линейка: 10 мкм

Fig. 2. Mature pollen grains of Jerusalem artichoke accession Skatovskiy:

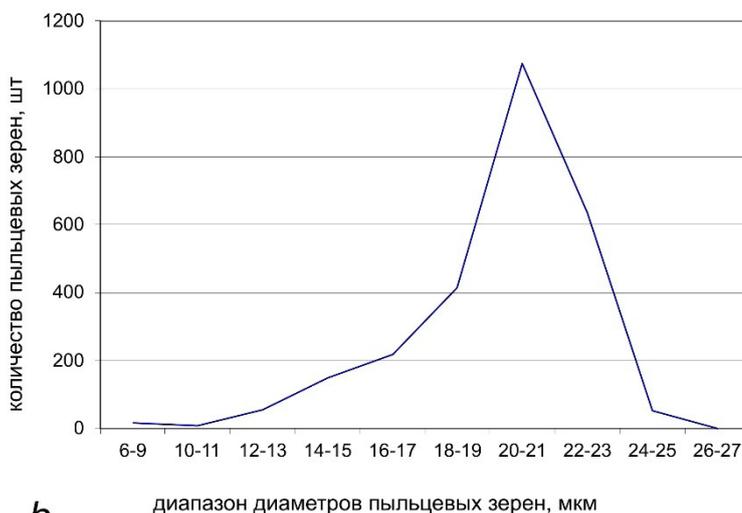
a – cross-section of the anther locule; **b** – graph of pollen diameter variation.

Legend: *en* – endothecium; *ep* – epidermis; *fp* – fertile pollen grain. Scale bar: 10 μm



Фертильность - 85%

a



b

Рис. 3. Зрелые пыльцевые зерна топинамбура сорта ‘Топianка’:

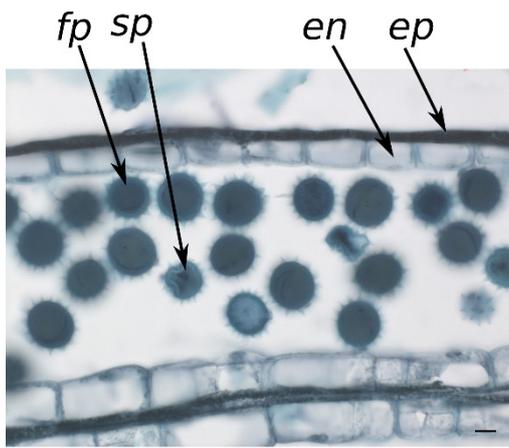
a – продольный срез гнезда пыльника; **b** – график варьирования диаметра пыльцы.

Обозначения: *en* – эндотеций; *ep* – эпидермис; *fp* – фертильное пыльцевое зерно; *sp* – стерильное пыльцевое зерно. Масштабная линейка: 10 мкм

Fig. 3. Mature pollen grains of Jerusalem artichoke cv. ‘Topianka’:

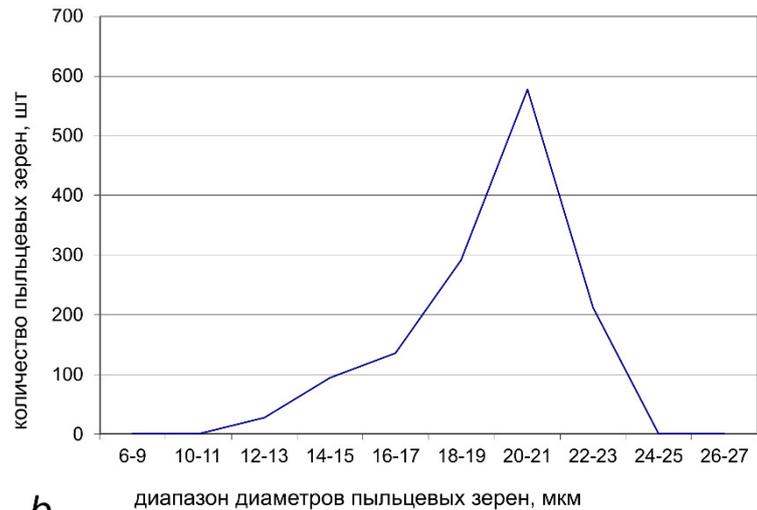
a – longitudinal section of the anther locule; **b** – graph of pollen diameter variation.

Legend: *en* – endothecium; *ep* – epidermis; *fp* – fertile pollen grain; *sp* – sterile pollen grain. Scale bar: 10 μm



Фертильность - 81%

a



b

Рис. 4. Зрелые пыльцевые зерна топинамбура сорта '2M-22-29':

a – продольный срез гнезда пыльника; **b** – график варьирования диаметра пыльцы.

Обозначения: *en* – эндотеций; *ep* – эпидермис; *fp* – фертильное пыльцевое зерно; *sp* – стерильное пыльцевое зерно. Масштабная линейка: 10 мкм

Fig. 4. Mature pollen grains of Jerusalem artichoke cv. '2M-22-29':

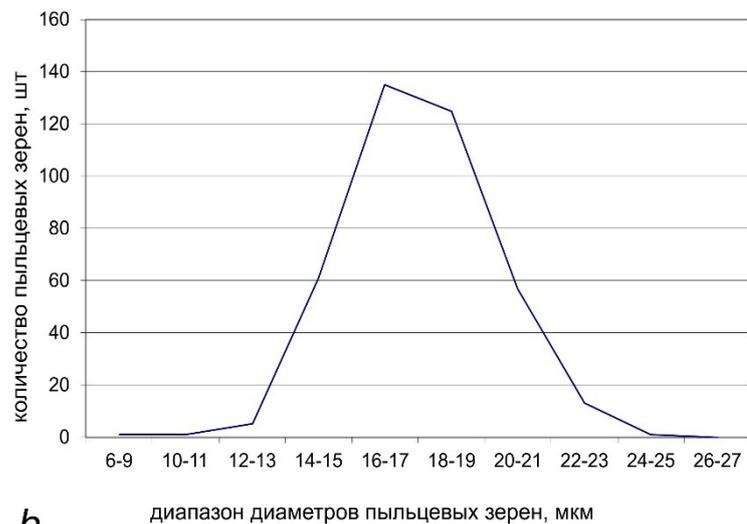
a – longitudinal section of the anther locule; **b** – graph of pollen diameter variation.

Legend: *en* – endothecium; *ep* – epidermis; *fp* – fertile pollen grain; *sp* – sterile pollen grain. Scale bar: 10 μm



Фертильность - 62%

a



b

Рис 5. Зрелые пыльцевые зерна топинамбура сорта 'M-24-29':

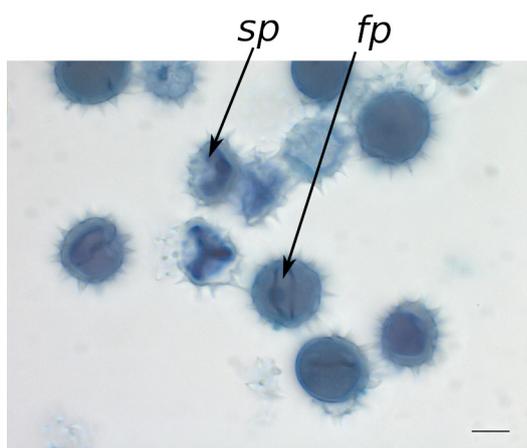
a – поперечный срез гнезда пыльника; **b** – график варьирования диаметра пыльцы.

Обозначения: *en* – эндотеций; *ep* – эпидермис; *fp* – фертильное пыльцевое зерно; *sp* – стерильное пыльцевое зерно. Масштабная линейка: 10 мкм

Fig. 5. Mature pollen grains of Jerusalem artichoke cv. 'M-24-29':

a – cross section of the anther locule; **b** – graph of pollen diameter variation.

Legend: *en* – endothecium; *ep* – epidermis; *fp* – fertile pollen grain; *sp* – sterile pollen grain. Scale bar: 10 μm



Фертильность - 51%

a



b

Рис. 6. Зрелые пыльцевые зерна топинамбура сорта 'Киевский красный':

a – срез гнезда пыльника; *b* – график варьирования диаметра пыльцы.

Обозначения: *fp* – фертильное пыльцевое зерно; *sp* – стерильное пыльцевое зерно. Масштабная линейка: 10 мкм

Fig. 6. Mature pollen grains of Jerusalem artichoke cv. 'Kievsky krasny':

a – section of the anther locule; *b* – graph of pollen diameter variation.

Legend: *fp* – fertile pollen grain; *sp* – sterile pollen grain. Scale bar: 10 μm

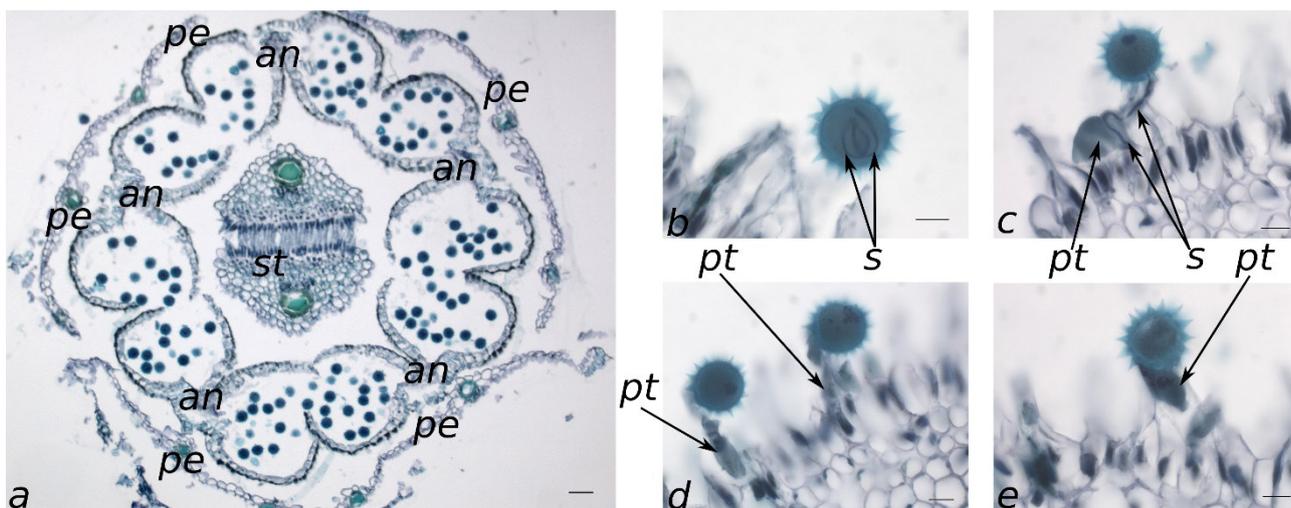


Рис. 7. Поперечный срез трубчатого цветка топинамбура сорта 'Топiанка':

a – срез в центральной части тычиночной трубки, общий вид; *b* – зрелое пыльцевое зерно с двумя изогнутыми спермиями; *c* – проросшее на рыльце пестика пыльцевое зерно с аномально вздувшейся пыльцевой трубкой, внутри которой видны спермии, вышедшие из пыльцевого зерна; *d* – два пыльцевых зерна с короткими пыльцевыми трубками между ворсинок рыльца; *e* – пыльцевое зерно с булабовидной пыльцевой трубкой. Обозначения: *an* – пыльник; *pe* – лепесток; *pt* – пыльцевая трубка; *s* – спермий; *st* – двулопастное рыльце пестика. Масштаб: *a* – 50 мкм; *b-e* – 10 мкм

Fig. 7. Cross-section of a tubular flower of Jerusalem artichoke cv. 'Topianka':

a – cut in the central part of the stamen tube, general view; *b* – mature pollen grain with two curved sperms; *c* – pollen grain germinated on the stigma of the pistil with an abnormally swollen pollen tube, inside which sperms emerging from the pollen grain are visible; *d* – two pollen grains with short pollen tubes between stigma hairs; *e* – pollen grain with a club-shaped pollen tube.

Legend: *an* – anther; *pe* – petal; *pt* – pollen tube; *s* – sperm; *st* – bilobed stigma. Scale: *a* – 50 μm; *b-e* – 10 μm

ший у образца Скатовский (табл. 3, см. рис. 2). Для него отмечалась однородная, хорошо окрашенная пыльца, со средней фертильностью в 95% (СДП – 5%). График варьирования диаметра пыльцы почти симметричный, со сдвоенным широким пиком, показывающим, что большая часть пыльцы имеет диаметр от 20 до 23 мкм.

Положение верхней части пика в целом совпадает со средним диаметром пыльцы – 21,85 ± 0,05 мкм.

Чуть хуже показатели качества пыльцы у сорта 'Торіанка' (см. табл. 3, рис. 3): фертильность – 85% (СДП 15%), график варьирования диаметра пыльцы слегка ассимметричный, с удлинённым левым плечом, что обусловлено появлением дополнительного количества стерильных пыльцевых зерен, имеющих диаметр меньше чем у фертильной пыльцы. Средний диаметр пыльцы 20,26 ± 0,05 мкм соответствует пику на графике, поскольку увеличенное число более мелких пыльцевых зерен почти уравновешивается появлением и более крупных, с диаметром 24–25 мкм.

Близкие к сорту 'Торіанка' данные получены для пыльцы сорта '2М-22-29' (см. табл. 3, рис. 4): фертильность – 81% (СДП 19%), график варьирования диаметра пыльцы также немного ассимметричный, с удлинённым левым плечом. Средний диаметр пыльцы – 19,84 ± 0,07 мкм, незначительно смещен влево от пика на графике. По сравнению с сортом 'Торіанка' здесь не отмечались пыльцевые зерна диаметром более 23 мкм.

Сниженные качественные показатели пыльцы выявлены для образца 'М-24-29' (см. табл. 3, рис. 5): фертильность – 62% (СДП 38%), график варьирования диаметра пыльцы в целом более симметричный, чем у двух предыдущих образцов, но без выраженного пика и с преобладанием более мелких пыльцевых зерен, что приводит к уменьшению показателя среднего диаметра пыльцы (для данного образца он составляет 18,01 ± 0,10 мкм). Здесь также отмечались пыльцевые зерна диаметром не более 23 мкм.

Сорт 'Киевский красный' имеет пониженное качество пыльцы (см. табл. 3, рис. 6) и высокий показатель СДП (49%). У него только чуть больше половины пыльцевых зерен имели нормальное строение и хорошо окрашенную цитоплазму, остальные имели признаки деструкции – сжатую, неравномерно окрашенную цитоплазму и несколько меньший диаметр пыльцевых зерен, что выразилось в появлении плато в левой части графика варьирования диаметра пыльцы. Средний диаметр пыльцы – 17,05 ± 0,08 мкм.

Таким образом, общее варьирование по размерам пыльцевых зерен составило от 17,05 ± 0,08 мкм до 21,85 ± 0,05 мкм, а по СДП – от 5% до 49%. В целом можно увидеть такую тенденцию (см. табл. 3): при снижении фертильности и увеличении СДП средний диаметр пыльцевого зерна уменьшается.

Присутствие пыльцевых зерен разного диаметра, что проявляется в виде нескольких пиков на графиках вариационных кривых, позволяет косвенно предполагать наличие нарушений в мейозе при микроспорогенезе. А это, в свою очередь, случается при нестабильном геноме (у гибридов, полиплоидов) или же может быть ответом на неблагоприятные условия среды (слишком низкие или высокие температуры, загрязнение или воздействие химических реагентов).

Например, исследование пыльцы у гибридов F_1 между *H. annuus* L. и *H. resinosus* Small выявило гетерогенность пыльцевых зерен по размеру, а на графиках распределения пыльцы по диаметру были обнаружены

два четко различимых пика: в районе 19 и 24 мкм, что было связано с нарушениями в мейозе, которые приводят к формированию диплоидной пыльцы (Zanetti et al., 2014).

В литературе есть данные о том, что стерильность топинамбура сорта 'С-12-37' связана преимущественно со стерильностью пыльцы, поскольку в развитии женского гаметофита не было обнаружено отклонений от нормы (Dzubenko, 1965). Автором было выявлено, что нормальное развитие пыльников идет до стадии образования тетрад микроспор, а затем обнаруживается множество различных нарушений, приводящих к образованию стерильной пыльцы.

В то же время в исследованиях Н. С. Беляевой (Belyeva, 1975), проведенных на сортах '2-9-39', 'С-10-39', 'Т-177-35', 'Т-178-35', 'С-71-К-2-50' и местной белой форме (из коллекции Института ботаники Туркменской ССР), было показано, что отсутствие семян обусловлено аномальным развитием как мужской, так и женской генеративной сферы. Было выявлено, что женский мейоз является рубежом, на котором в подавляющем большинстве семязачатков либо происходит полная деградация макроспороцитов, либо появляются отклонения в формировании женского гаметофита (нарушения в клеткообразовании и др.), приводящие к его гибели. При этом автор обратила внимание на то, что при опылении пыльцой подсолнечника все же образуются единичные семена (в среднем 1 семя на 130 корзинок), тогда как при свободном опылении ни у одного исследованного сорта топинамбура семена не завязывались.

Какое должно быть качество пыльцы, чтобы считать образец фертильным? Этот вопрос не имеет однозначного ответа. Очень сложно просчитать такой показатель, как «достаточность опыления» (pollen limitation), то есть сколько нужно жизнеспособной (фертильной) пыльцы, чтобы количество завязавшихся семян было максимальным для данного вида и в данных условиях. Множество факторов (удаленность растений друг от друга, наличие специфических опылителей и их чувствительность) оказывает влияние на этот показатель (Wilcock, 2009).

У исследованных образцов топинамбура даже при пониженном уровне фертильности общее количество пыльцы от одного цветка (косвенно проявляющееся в среднем количестве пыльцы на одно поле зрения микроскопа при подсчете фертильных и стерильных пыльцевых зерен) составляло значительную величину. Следовательно, мужские генеративные структуры в целом производят пыльцу в достаточном для осуществления перекрестного опыления количестве.

При исследовании поперечных срезов трубчатых цветков растений сорта 'Торіанка' были обнаружены проросшие пыльцевые зерна в ворсинках между двумя лопастями рыльца (рис. 7, а). Такое местоположение позволяет утверждать, что это был случай самоопыления, то есть прорастания собственной пыльцы. Пыльцевые зерна были трехклеточными и находились на стадии зрелой пыльцы – содержали вегетативное ядро и два тонких изогнутых спермия (рис. 7, б). Большинство из обнаруженных пыльцевых зерен проросло, но пыльцевые трубки имели различные аномалии. Спермии, как это должно быть в норме, выходили из пыльцевого зерна в пыльцевую трубку (рис. 7, с), но её рост был аномальным. Трубки укорачивались, утолщались, на них образовывались вздутия, они принимали булавовидную форму (рис. 7, с, d, e). Рост пыльцевых трубок блокировался на уровне

волосков рыльца, и вглубь тканей рыльца они не прорастали.

Таким образом, на примере сорта ‘Торіанка’ мы обнаружили цитологическое проявление самонесовместимости на уровне гаметофит (пыльцевое зерно) – спорофит (ткани пестика).

У других образцов картин опыления и прорастания пыльцы нам обнаружить не удалось, но подобные явления возможны.

Есть данные и об избирательности перекрестного опыления топинамбура, например при внутривидовом скрещивании. Причем успех опыления зависит от направления скрещивания. Так, скрещиваемость в комбинации Венгерский × Харьковский крупноклубневый составила 48,4%, а в обратной комбинации – только 4,7%, для сортов Горно-Алтайский × Находка – 75,9%, обратно – 6,9% (Pasko, 1989).

Таким образом, для успешного завязывания семян топинамбура необходимо не только наличие перекрестного опыления, но и выбор правильного опылителя.

Сопоставляя данные по количеству завязавшихся семян с данными цитологического анализа, можно обратить внимание на то, что и отклонения в нормальном пути развития женской репродуктивной сферы не являются решающим фактором плохой завязываемости семян.

У сорта ‘Киевский красный’ как мужская, так и женская репродуктивная сфера имеют наибольшее количество аномальных генеративных структур и семена практически не образуются (отмечены один раз 3 семени).

А для сорта ‘Торіанка’ отмечается наибольшее количество нормально развитых генеративных структур, как мужских, так и женских, но при этом семена также не образуются. В этом случае основной причиной плохой завязываемости семян, вероятно, является несовместимость при прорастании пыльцевых трубок. Мы видели у этого образца проявление самонесовместимости при опылении собственной пыльцой, но можно предположить наличие несовместимости и при перекрестном опылении.

Больше всего семян завязалось в годы исследования у сорта ‘2М-22-29’, который характеризуется средними показателями как в мужской, так и в женской репродуктивной сфере. Не исключено, что решающим фактором в более успешном образовании семян оказалась меньшая зависимость растений этой линии от того, какой пыльцой они были опылены. Чтобы выявить значение этого фактора, нужны новые исследования.

Заключение

Цитоморфологический анализ мужского гаметофита – пыльцевого зерна, анализ сформированности стенки пыльника, а также исследование развитости и сформированности семязачатка и в нем женского гаметофита – зародышевого мешка показали, что несмотря на отмеченные отклонения, от 51% до 95% образующихся пыльцевых зерен и от 23,1% до 66,6% зародышевых мешков сформировано нормально. Пониженная завязываемость семян является следствием влияния нескольких факторов: 1) отклонений в формировании женского гаметофита (зародышевого мешка); 2) повышенной степени дефектности пыльцы (мужского гаметофита); 3) несовместимости при опылении (отсутствие оплодотворения).

Для успешного получения семян у топинамбура нужен цитозембриологический анализ родительских пар и подбор совместимых комбинаций для перекрестного опыления.

References / Литература

- Abdalla N., Arafa N., Taha H., Ragab M., El-Miniawy S., Tóth I. et al. An overview on anatomy of Jerusalem artichoke (*Helianthus tuberosus* L.) *Environment, Biodiversity and Soil Security*. 2021;5:121-130. DOI: 10.21608/jenvbs.2021.74585.1136
- Anushkevich N.Yu., Komarov A.A., Pasko N.M. Special aspects of Jerusalem artichoke cultivation under the conditions of Leningrad Province (Osobennosti kultivirovaniya topinambura v usloviyakh Leningradskoy oblasti). *Izvestiya Saint-Petersburg State Agrarian University*. 2019;3(56):49-58. [in Russian] (Анушкевич Н.Ю., Комаров А.А., Пасько Н.М. Особенности культивирования топинамбура в условиях Ленинградской области. *Известия Санкт-Петербургского Государственного аграрного университета*. 2019;3(56):49-58). DOI: 10.24411/2078-1318-2019-13049
- Babro A.A., Voronova O.N. Development of male reproductive structures in *Helianthus ciliaris* and *H. tuberosus* (Asteraceae). *Botanicheskii zhurnal = Botanical journal*. 2018;103(9):1093-1108. [in Russian] (Бабро А.А., Воронова О.Н. Развитие мужских репродуктивных структур у *Helianthus ciliaris* и *H. tuberosus* (Asteraceae). *Ботанический журнал*. 2018;103(9):1093-1108). DOI: 10.7868/S0006813618090028
- Barykina R.P., Veselova T.D., Devyatov A.G., Dzhaliyeva Kh.Kh., Ilyina G.M., Chubatova N.V. Handbook on botanical microtechnology. Fundamentals and methods (Spravochnik po botanicheskoy mikrotekhnike. Osnovy i metody). Moscow: Moscow State University; 2004. [in Russian] (Барыкина Р.П., Веселова Т.Д., Девятков А.Г., Джалилова Х.Х., Ильина Г.М., Чубатова Н.В. Справочник по ботанической микротехнике. Основы и методы. Москва: МГУ; 2004).
- Belyaeva N.S. Concerning *Helianthus tuberosus* sterility (female gametophyte development) (K voprosu sterilnosti topinambura [razvitiye zhenskogo gametofita]). *Izvestiya Akademii nauk Turkmenskoy SSR. Seriya biologicheskikh nauk = News of the Academy of Sciences of the Turkmenian SSR. Biological Sciences Series*. 1975;(4):37-43. [in Russian] (Беляева Н.С. К вопросу стерильности топинамбура (развитие женского гаметофита). *Известия Академии наук Туркменской ССР. Серия биологических наук*. 1975;(4):37-43).
- Breton C., Kiru S.D., Berville A., Anushkevich N.Yu. Breeding of Jerusalem artichoke with the desired traits for different directions of use: retrospective, approaches, and prospects (review). *Agricultural Biology*. 2017;52(5):940-951. [in Russian] (Breton C., Киру С.Д., Berville A., Анушкевич Н.Ю. Селекция топинамбура (*Helianthus tuberosus* L.) для нетрадиционного использования: ретроспектива, подходы и перспективы (обзор). *Сельскохозяйственная биология*. 2017;52(5):940-951). DOI: 10.15389/agrobiology.2017.5.940rus
- Denisov B., Tymoszyk K., Dmitruk M. Nectar and pollen production of *Helianthus tuberosus* L. – an exotic plant with invasiveness potential. *Acta Botanica Croatica*. 2019;78(2):135-141. DOI: 10.2478/botcro-2019-0019
- Dzubenko L.K. Peculiarities of male and female gametophyte development in *Helianthus tuberosus* L. *Ukrainian Botanical Journal*. 1965;22(1):43-53. [in Ukrainian]

- (Дзюбенко Л.К. Особливості розвитку чоловічого та жіночого гаметофітів топинамбура (*Helianthus tuberosus* L.). *Український ботанічний журнал*. 1965;22(1):43-53).
- Kupriyanov P.G. Diagnostics of seed reproduction systems in populations of flowering plants (Diagnostika sistem semennogo razmnozheniya v populyatsiyakh tsvetkovykh rasteniy). Saratov: Saratov University; 1989. [in Russian] (Куприянов П.Г. Диагностика систем семенного размножения в популяциях цветковых растений. Саратов: Саратовский университет; 1989).
- Lebedeva N.V., Smekalova T.N., Lyubchenko A.V. Catalogue of the VIR global collection. Issue 900. Jerusalem artichoke (*Helianthus tuberosus* L.): Jerusalem artichoke accessions of foreign origin. St. Petersburg: VIR; 2019. [in Russian] (Лебедева Н.В., Смекалова Т.Н., Любченко А.В. Каталог мировой коллекции ВИР, Выпуск 900, Топинамбур (*Helianthus tuberosus* L.), Образцы топинамбура иностранного происхождения. Санкт-Петербург: ВИР; 2019).
- Matei G., Vlăduț V., Isticioala S., Pânzaru R.L., Popa D. Potential of Jerusalem artichoke (*Helianthus tuberosus* L.) as a biomass crop. *Scientific Papers. Series A. Agronomy*. 2020;LXIII(1):387-393.
- Pasko N.M. *Helianthus tuberosus* L. (morphology, classification, biology, source material for breeding) (*Helianthus tuberosus* L. [morfologiya, klassifikatsiya, biologiya, iskhodny material dlya selektsii]) [dissertation]. Leningrad: VIR; 1989. [in Russian] (Пасько Н.М. *Helianthus tuberosus* L. (морфология, классификация, биология, исходный материал для селекции): дис. ... д-ра сельскохоз. наук. Ленинград: ВИР; 1989). URL: <https://search.rsl.ru/ru/record/01008031018> [дата обращения: 10.03.2023].
- Pasko N.M. Jerusalem artichoke: a promising forage crop (Топинамбур – перспективная кормовая культура). Маикоп: Krasnodar Book Publishers; 1972. [in Russian] (Пасько Н.М. Топинамбур – перспективная кормовая культура. Маикоп: Краснодарское книжное издательство; 1972).
- Ryazanova M.K., Voronova O.N. The embryology of *Helianthus maximiliani* (Asteraceae): formation of the anther wall, microsporogenesis and pollen grain development. *The International Journal of Plant Reproductive Biology*. 2022;14(1):54-62. Available from: [http://www.ijprb.com/vol%2014%20\(1\)/8.pdf](http://www.ijprb.com/vol%2014%20(1)/8.pdf) [accessed Mar. 10, 2023].
- Sawicka B., Danilcenko H., Jariene E., Skiba D., Rachoń L., Barbaś P. et al. Nutritional value of Jerusalem artichoke tubers (*Helianthus tuberosus* L.) grown in organic system under Lithuanian and Polish conditions. *Agriculture*. 2021;11(5):440. DOI: 10.3390/agriculture11050440
- Shchibrya N.A. A cross between Jerusalem artichoke (*Helianthus tuberosus*) and sunflower (*Helianthus annuus*). *Hybridization*. 1941;(1):66-84. [in Russian] (Щибря Н.А. Скрещивание топинамбура с подсолнечником. *Вестник гибридикации*. 1941;(1):66-84).
- Shen S., Xu G., Li D., Yang S., Jin G., Liu S. et al. Potential use of *Helianthus tuberosus* to suppress the invasive alien plant *Ageratina adenophora* under different shade levels. *BMC Ecology and Evolution*. 2021;21:85. DOI: 10.1186/s12862-021-01826-5
- Smekalova T.N., Lebedeva N.V., Novikova L.Yu., Ljubchenko A.V. Morphological features of the inflorescence in Jerusalem artichoke (*Helianthus tuberosus* L.) accessions from the VIR collection. *Proceedings of Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2018;179(4):128-140. [in Russian] (Смекалова Т.Н., Лебедева Н.В., Новикова Л.Ю., Любченко А.В. Морфологические особенности соцветий топинамбура (*Helianthus tuberosus* L.) по материалам коллекции ВИР. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2018;179(4):128-140). DOI: 10.30901/2227-8834-2018-4-128-140
- Tatintseva S.S. The development of the male gametophyte of *Helianthus tuberosus* L. (Razvitiye muzhskogo gametofita topinambura [*Helianthus tuberosus* L.]). *Izvestiya Akademii nauk Turkmenskoy SSR. Seriya biologicheskikh nauk = News of the Academy of Sciences of the Turkmenian SSR. Biological Sciences Series*. 1971;(1):14-21. [in Russian] (Татинцева С.С. Развитие мужского гаметофита топинамбура (*Helianthus tuberosus* L.). *Известия Академии наук Туркменской ССР. Серия биологических наук*. 1971;(1):14-21).
- Voronova O.N., Babro A.A. Formation of embryo sac, development of ovule and seed in *Helianthus ciliaris* and *H. tuberosus* (Asteraceae). *Botanicheskii zhurnal = Botanical Journal*. 2021;106(3):239-254. [in Russian] (Воронова О.Н., Бабро А.А. Формирование зародышевого мешка, развитие семязачатка и семени у *Helianthus ciliaris* и *H. tuberosus* (Asteraceae). *Ботанический журнал*. 2021;106(3):239-254). DOI: 10.31857/S0006813621030091
- Voronova O.N., Gavrilova V.A. Quantitative and qualitative analysis of sunflower pollen (*Helianthus* L.) and its use in breeding work. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2019;180(1):95-104. [in Russian] (Воронова О.Н., Гаврилова В.А. Количественный и качественный анализ пыльцы подсолнечника (*Helianthus* L.) и его использование в селекционной работе. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2019;180(1):95-104). DOI: 10.30901/2227-8834-2019-1-95-104
- Wang Y., Zhao Y., Xue F., Nan X., Wang H., Hua D. et al. Nutritional value, bioactivity, and application potential of Jerusalem artichoke (*Helianthus tuberosus* L.) as a neotype feed resource. *Animal Nutrition*. 2020;6(4):429-437. DOI: 10.1016/j.aninu.2020.09.001
- Wilcock C.C. Pollination failure in natural populations: implications for the conservation of rare plants. In: T.B. Batygina (ed.). *Embryology of Flowering Plants. Terminology and Concepts. Vol. 3. Reproductive Systems*. Enfield: CRC Press; 2009. p.126-136.
- Zanetti J.M., Greizerstein E., Camadro E., Poverene M., Echeverria M., Poggio L. et al. Genomic relationship between hexaploid *Helianthus resinosus* and diploid *Helianthus annuus* (Asteraceae). *Plant Systematics and Evolution*. 2014;300(5):1071-1078. DOI: 10.1007/s00606-013-0945-0
- Zelenkov V.N. Jerusalem artichoke (*Helianthus tuberosus* L.). Part 1. Biological aspects of plant development in nature and on the territory of Russia (a review). *Vestnik of the Russian Academy of Natural Sciences*. 2017;17(2):71-78. [in Russian] (Зеленков В.Н. Топинамбур (*Helianthus tuberosus* L.). Сообщение 1. Биологические аспекты развития растения в природе и на территории России (обзор литературы). *Вестник Российской академии естественных наук*. 2017;17(2):71-78). URL: <https://gaen.info/upload/000/vestnik/2017/2/71-78.pdf> [дата обращения: 10.03.2023].

Информация об авторах

Ольга Николаевна Воронова, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, Ботанический институт им. В.Л. Комарова Российской академии наук, 197022 Россия, Санкт-Петербург, ул. Профессора Попова, 2, литера В, o_voronova@binran.ru, <https://orcid.org/0000-0003-4249-5390>

Анастасия Александровна Бабро, кандидат биологических наук, научный сотрудник, Ботанический институт им. В.Л. Комарова Российской академии наук, 197022 Россия, Санкт-Петербург, ул. Профессора Попова, 2, литера В, ABabro@binran.ru, <https://orcid.org/0000-0002-2401-9772>

Александр Васильевич Любченко, кандидат сельскохозяйственных наук, старший научный сотрудник, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, Майкопская опытная станция – филиал ВИР, 385746 Россия, Республика Адыгея, Майкоп, ул. Научная, 1, alexandrlyubchenko@yandex.ru, <https://orcid.org/0000-0002-2996-8192>

Information about the authors

Olga N. Voronova, Cand. Sci. (Biology), Senior Researcher, Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences, 2B Professora Popova Street, St. Petersburg 197022, Russia, o_voronova@binran.ru, <https://orcid.org/0000-0003-4249-5390>

Anastasia A. Babro, Cand. Sci. (Biology), Researcher, Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences, 2B Professora Popova Street, St. Petersburg 197022, Russia, ABabro@binran.ru, <https://orcid.org/0000-0002-2401-9772>

Alexandr V. Lyubchenko, Cand. Sci. (Agriculture), Senior Researcher, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, Maikop Experiment Station of VIR, 1 Nauchnaya St., Maikop 385746, Russia, alexandrlyubchenko@yandex.ru, <https://orcid.org/0000-0002-2996-8192>

Вклад авторов: Любченко А.В. – выращивание растений, проведение фиксаций, участие в написании разделов «Материалы и методы», «Результаты». Бабро А.А. – изготовление препаратов для световой микроскопии, перевод на английский язык, оформление списка литературы. Воронова О.Н. – анализ данных, написание русского текста статьи, подготовка иллюстраций.

Contribution of the authors: Lyubchenko A.V. – growing plants, collecting and fixing the material, participation in writing the sections *Materials and methods* and *Results*. Babro A.A. – preparation of permanent slides for light microscopy, translation into English, preparation of the list of references. Voronova O.N. – data analysis, writing the Russian text of the article, preparation of illustrations.

Конфликт интересов: авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

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

Статья поступила в редакцию 25.02.2022; одобрена после рецензирования 22.03.2022; принята к публикации 01.06.2023. The article was submitted on 25.02.2022; approved after reviewing on 22.03.2022; accepted for publication on 01.06.2023.

СИСТЕМАТИКА, ФИЛОГЕНИЯ И ГЕОГРАФИЯ КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ И ИХ ДИКИХ РОДИЧЕЙ

Научная статья
УДК 632.51:581.9:528.9(470)
DOI: 10.30901/2227-8834-2023-2-204-212



Распространение моркови дикой *Daucus carota* L. на территории Российской Федерации

Н. Н. Лунева, Е. Н. Мысник

Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений, Санкт-Петербург, Россия

Автор, ответственный за переписку: Наталья Николаевна Лунева, natalja.luneva2010@yandex.ru

По материалам научных публикаций, находящихся в открытом доступе, составлена карта зоны основного распространения на территории РФ моркови дикой *Daucus carota* L. По указанным в литературе показателям частоты встречаемости вида в отдельной области, зона основного распространения подразделена на зону оптимума, где вид встречается с показателями «часто» и зону пессимума, где вид встречается с показателями «редко». Места единичных находок вида, занесенного в области, находящиеся вне пределов зоны основного распространения, указаны с использованием информации из международной БД GBIF. Поскольку морковь дикая является как дикорастущим родичем моркови культурной, так и сорным растением, созданная карта будет востребована как селекционерами, так и специалистами по защите растений.

Ключевые слова: сорные и полезные растения, картирование распространения, встречаемость, зоны оптимума и пессимума вида

Благодарности: работа выполнена при поддержке Министерства науки и высшего образования Российской Федерации в рамках государственного задания согласно бюджетному проекту ВИЗР по теме № FGEU-2022-0002. Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы.

Для цитирования: Лунева Н.Н., Мысник Е.Н. Распространение моркови дикой *Daucus carota* L. на территории Российской Федерации. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2023;184(2):204-212. DOI: 10.30901/2227-8834-2023-2-204-212

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

Original article

DOI: 10.30901/2227-8834-2023-2-204-212

Distribution of wild carrots *Daucus carota* L. over the territory of the Russian Federation

Natalya N. Luneva, Evgenia N. Mysnik

All-Russian Research Institute of Plant Protection, St. Petersburg, Russia

Corresponding author: Natalya N. Luneva, natalja.luneva2010@yandex.ru

A map showing the zone of the main distribution of wild carrots *Daucus carota* L. in the Russian Federation was compiled on the basis of the materials available in open-access scientific publications. According to the data on the frequency of the species' occurrence in a separate area, found in published sources, the zone of the main distribution was divided into the optimum zone, where the species occurred with the "frequently" indicators, and the pessimum zone, where it occurred with the "rarely" indicators. The locations of single finds of the species listed in areas outside the main distribution zone were marked using information from the GBIF international database. Since wild carrots are both wild relatives of cultivated carrots and weedy plants, the presented map will be in demand among both plant breeders and plant protection experts.

Keywords: weeds and useful plants, distribution mapping, abundance, optimum and pessimum zones of distribution

Acknowledgements: the research was supported by the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation within the state task assigned to the All-Russian Institute of Plant Protection, Theme No. FGEU-2022-0002.

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

For citation: Luneva N.N., Mysnik E.N. Distribution of wild carrots *Daucus carota* L. over the territory of the Russian Federation. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2023;184(2):204-212. DOI: 10.30901/2227-8834-2023-2-204-212

Введение

Род Морковь (*Daucus* L.) включает около 60 видов растений, произрастающих преимущественно в Средиземноморье, а также в Азии, Африке, отчасти в Северной и Южной Америке и Австралии. Северная граница распространения дикорастущих форм моркови проходит через Данию и Швецию, а в России – через Новгород и Казань, при этом культурные формы моркови возделываются и гораздо севернее. Дикорастущие формы предпочитают сухие и умеренно влажные районы, побережья, луга с песчаной подпочвой, каменистые склоны гор, лесные поляны (Sechkarev, 1971).

Учеными Всероссийского института генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова (ВИР) были собраны многочисленные сорта моркови из разных стран мира, после изучения которых было сделано заключение о том, что нельзя считать дикорастущий вид моркови *Daucus carota* L. совсем другим видом по сравнению с культурными формами моркови, которые отдельные исследователи склонны относить к самостоятельному виду *D. sativus* (Hoffm.) Rohl. или подвиду *D. carota* subsp. *sativus* (Hoffm.) Arcang. (Vinogradova, 2004). Показано, что ареалы дикой и культурной моркови значительно совпадают, их морфологические признаки и биологические свойства свидетельствуют о близости (культурные формы моркови включают в себя всю совокупность признаков дикорастущей моркови), отмечена синхронизация фаз их развития, выявлены одинаковые вещества в масле семян дикорастущих и культурных форм, обнаружены переходные формы между дикими и культурными формами. Опытным путем было показано, что дикорастущая морковь – это пластичное растение, откликающееся на улучшение условий среды. Учеными ВИР был сделан вывод о том, что дикорастущие формы моркови могут считаться родоначальниками культурной моркови, произошедшей от дикой путем длительного отбора, поэтому за культурной и дикой морковью сохранено название, данное Линнеем – *Daucus carota* L. (Sechkarev, 1971).

Несмотря на то что морковь возделывается на территории России с XVI века (Doronina, Terekhina, 2008) и существует множество разнообразных сортов, продолжающийся селекционный процесс нуждается в дикорастущих формах. Кроме того, авторы многих публикаций указывают этот вид в качестве сорного растения на рудеральных и сегетальных местообитаниях (Poluyanov, 1995; Yelenevsky et al., 2004; Kravchenko, 2007; Bulokhov, Velichkin, 1998), поэтому вопрос об ареале этого вида на территории РФ очень актуален для специалистов разных направлений.

Морковь дикая, будучи распространенным растением в Европе (Sechkarev, 1971), является обычным видом на прилегающих к РФ территориях: на Украине (Kotov, 1987), в Молдавии (Nikolayeva, Geydeman, 1989; Shabanova et al., 2014), Болгарии (Asenov et al., 1982), Белоруссии (Kozlovskaya, 1967), Литве (Flora of the Lithuanian..., 1976), Латвии (Tabaka et al., 1988), Эстонии (Talts, 1969), а также в Калининградской области (Gubareva et al., 1999). Морковь дикая широко распространена на территории Закавказья: в Азербайджане (Karuyagin, 1955), Грузии (Mandepova, 1984) и Армении (Genus 67..., 1973). В Казахстане морковь дикая произрастает на территории двух областей, прилегающих к РФ – Уральской и Гурьевской (Vinogradova, 2004), на остальной прилегающей территории ее нет (Korovin, 1963) – так же, как и на территории Монголии (Grubov, 1982).

Картина распространения вида *D. carota* на прилегающих к РФ территориях позволяет предположить, что зона распространения этого вида в России будет расположена главным образом в европейской части, как и показано на создаваемой силами ботаников карте местонахождений моркови дикой (<https://www.plantarium.ru/page/view/item/12730.html>). Самые восточные точки мест нахождения этого вида на данной карте указаны для Татарстана, что подтверждает более раннее упоминание о том, что здесь проходит восточная граница распространения моркови дикой по территории РФ (Sechkarev, 1971). Также на сегодняшний день имеется карта распространения моркови – полевой сельскохозяйственной культуры, – зона возделывания которой, как сказано выше, во многом совпадая с ареалом моркови дикой, превышает его за счет распространения сортов, созданных для условий произрастания более северных и восточных районов (Doronina, Terekhina, 2008).

Цель работы – построение карты зоны основного распространения моркови дикой на территории РФ.

Материалы и методы

Построение карт осуществлялось с использованием материалов научных публикаций, представленных в разделе «Результаты». В большинстве научных источников для оценки встречаемости вида на определенной территории используется следующая градация: «...очень редко – вид регистрировался всего один раз или известен только из одного пункта (иногда из нескольких мест в одном пункте или в одном пункте найден в разные годы); редко – вид известен из 2–5 пунктов; довольно редко – вид известен из 6–20 пунктов; нередко – вид обнаружен в 1/4 или 1/3 пригодных биотопов; часто – встречается на 1/3–2/3 пригодных биотопов; обычно – повсеместно встречающийся и обычно массовые виды» (Kravchenko, 2007, p. 30). При закрашивании на карте территории каждой области согласно такой подробной градации неизменно возникает излишняя «пестрота», затрудняющая восприятие информации. В связи с этим было принято решение обозначать на карте распространения вида только две зоны: зону нормы и оптимума, объединяющую территории областей, на которых встречаемость вида характеризуется показателями «часто», «обыкновенно», «нередко», а также зону пессимума, где вид характеризуется показателями встречаемости «очень редко», «редко», «довольно редко». Названные зоны выделены двумя видами заливки. Решение о включении в зону оптимума или пессимума тех областей, для которых в литературе не приведен показатель частоты встречаемости, принималось на основании анализа этого показателя в окружающих областях. Визуализация зоны распространения вида корректировалась сведениями о его присутствии во флористических районах (Vinogradova, 2004).

Кроме того, использовалась информация о распространении этого вида, представленная в международной БД GBIF (<https://www.gbif.org/>). Построение карты осуществлялось с использованием программы IDRISI Selva 17.0 (Clark Labs..., 2013). Полученная карта векторизована в программе MapInfo 16.0 (Pitney Bowes..., 2016). Векторная карта создана в масштабе 1:20 000 000 (проекция «Равновеликая равноугольная Альберса для СССР», 9, 1001, 7, 100, 0, 44, 68, 0, 0). Она получена наложением друг на друга трех картографических слоев: слой, визуализирующий территории с нормой встречаемости

вида; слой, визуализирующий территории с недостаточной встречаемостью вида; слой, визуализирующий территории спорадического распространения вида. Для оформления карты дополнительно наложены ГИС-слои, содержащие административные границы России и окружающих ее государств, координатную сетку, легенду.

Результаты

Морковь дикая является обычным растением на юге России: на территории республик Северного Кавказа, Дагестана, Ставрополя, а также южной части Краснодарского края и Крыма. Произрастает морковь дикая на сухих или травянистых склонах, в песчаных степях, на полянах, вдоль дорог и в садах, на опушках широколиственных лесов до 1200 м н. у. м., на скалах до 1600 м (Galushko, 1980; Ivanov, 1997; Vinogradova, 2004; Murtazaliev, 2009; Yena, 2012).

Обычным растением морковь дикая является на большей части Нижне-Донского флористического района: северной части Краснодарского края, Ростовской области и части Волгоградской области, расположенной западнее реки Волги, где встречается в песчаных, каменистых, типичных степях, на каменисто-щебнистых почвах, на известняковых приморских скалах, среди кустарников, на лугах и как сорное на полях и рудеральное (Abramova, 1984; Novosad, 1992; Vinogradova, 2004). Но уже на территории Калмыкии, где климат более сухой и жаркий, морковь дикая редко встречается в зарослях кустарников, по окраинам лесополос, на степных склонах (Baktasheva, 2012).

К востоку расположен Нижне-Волжский флористический район, куда входят восточная часть Волгоградской области, Астраханская область и прилегающие части Уральской и Гурьевской областей (Республика Казахстан), расположенные южнее реки Урал. Для данной территории указано произрастание моркови дикой (Vinogradova, 2004), однако более поздние флористические исследования в Астраханской области не выявили этот вид на ее территории (Laktionov, 2009).

В расположенном севернее Волжско-Донском флористическом районе морковь дикая распространена с показателем «часто» в областях Центрального Черноземья – Воронежской, Белгородской, Липецкой, Курской, Тамбовской. Местообитания моркови дикой в этом районе включают суходольные луга, сухие открытые степные склоны балок, каменистые и меловые обнажения, опушки кустарников и лесопосадок, поляны, обочины, откосы дорог и железнодорожные насыпи, пустыри и мусорные места, залежи, окраины полей, населенные пункты (Kamyshov, 1978; Poluyanov, 1995; Kazakova et al., 1996; Yelenevsky et al., 2004; Sukhorukov, 2010). К северу от Центрального Черноземья в Тульской (Sheremetyeva et al., 2008) и Орловской (Yelenevsky, Radygina, 2005) областях морковь дикая распространяется по аналогичным местообитаниям.

Для территории Пензенской области приводятся показатели встречаемости «нередко» (Soluyanov, 2001) и «довольно редко» (Vasyukov, 2004); вероятно, более верна вторая точка зрения, поскольку в окружающих областях восточной части Волжско-Донского флористического района встречаемость вида характеризуется показателем «редко»: в Рязанской области (Kazakova, 2004), Чувашии (Gafurova, 2014), Мордовии (Kiryukhin, 2010), в южной части Нижегородской области (Averkiev D., Averkiev V., 1985), а также на территориях Ульяновской (Bla-

goveshchenskiy, Rakov, 1994), Самарской (Saksonov, Senator, 2012), Саратовской (Yelenevsky et al., 2009) областей и Татарстана (Bakin et al., 2000), расположенных западнее реки Волги (Vinogradova, 2004), где морковь дикая произрастает как на естественных лесостепных участках, так и на антропогенно нарушенных.

В Смоленской и Брянской областях, входящих, наряду с территорией Белоруссии, в Верхне-Днепровский флористический район, морковь дикая также встречается часто (Bulokhov, Velichkin, 1998).

На территории Верхне-Волжского района морковь дикая часто встречается только в Калужской области (Bulokhov, Velichkin, 1998), а в остальных областях – Тверской и Ярославской (Alyavdina, Vinogradova, 1972), Московской (Mayorov et al., 2012), Владимирской (Vakhromeev, 2002), западной части Нижегородской (Averkiev D., Averkiev V., 1985) и Ивановской областях (Alyavdina, Vinogradova, 1972; Vinogradova, 2004) – редко.

Для областей Северо-Западного региона – Псковской, Новгородской, Ленинградской – отдельными авторами указывается показатель встречаемости этого вида, в том числе как заносного у дорог, на уровне «нередко» (Tzvelev, 2000). Однако в ходе наших собственных многолетних обследований обочин дорог в указанном регионе этот вид ни разу не был найден, что позволяет принять точку зрения других исследователей (Minyaev et al., 1981) о том, что морковь дикая здесь встречается редко, в основном на суходольных лугах и местах выхода известняков. О заносе моркови дикой на территорию Карелии сообщалось еще в 90-е годы прошлого века (Ramenskaya, Andreeva, 1982), но и в начале третьего тысячелетия вид здесь распространен очень редко, причем на местах, где обычно поначалу сеются заносные растения: на пустырях, по обочинам дорог и на железнодорожных насыпях (Kravchenko, 2007).

Распространение моркови дикой достигает и юга Двино-Печорского флористического района – вид изредка встречается в Вологодской области на лугах и полянах (Alyavdina, Vinogradova, 1972; Orlova, 1997).

Морковь дикая произрастает и в Волжско-Камском флористическом районе (Vinogradova, 2004), встречается редко в Костромской области (Alyavdina, Vinogradova, 1972), Пермском крае (Yefimik, 2007), в Республиках Марий Эл (Abramov, 1995) и Удмуртия (Baranova, Puzyrev, 2012), в северо-восточных районах Ивановской (Alyavdina, Vinogradova, 1972) и Нижегородской (Averkiev D., Averkiev V., 1985) областей. Вид не указан для Кировской области (Aleksandrov et al., 1975), что маловероятно, поскольку его произрастание с показателем частоты встречаемости «редко» приводится для всех прилегающих областей. Морковь дикая занесена в Свердловскую область по железным дорогам (Shurova, 1994), но для Челябинской области не указана (Kulikov, 2010).

По данным «Флоры восточной Европы» (Vinogradova, 2004), в Заволжском флористическом районе, куда входят части Саратовской, Самарской и Ульяновской областей, расположенные восточнее реки Волги, часть территории Республики Татарстан южнее реки Камы, а также Республика Башкортостан и Оренбургская область, морковь дикая не произрастает. Но в других изданиях есть указание на занос этого вида на территорию Республики Башкортостан (Tikhomirov, 1988) и редкую встречаемость в указанных частях названных областей, а также в Башкирском Предуралье и Западном Оренбуржье (Plaksina, 2001).

За пределами зоны основного распространения морковь дикая встречается спорадически, будучи занесен-

ным видом в отдельные регионы: в Маслянинский район Новосибирской области (Pimenov, 1996), в окрестности городов Иркутск и Шелехов в Иркутской области (Vinokovskaya, 2008), а также на территорию некоторых других областей, о чем свидетельствует информация международной базы данных GBIF.

Анализ информации указанных выше научных публикаций позволил составить карту зоны распространения моркови дикой на территории РФ, подразделенную на две зоны: зону нормы и оптимума вида и зону пессимума вида (рисунок).

Abramova T.I. 48. *Daucus* L. – Carrots (Morkov). In: G.M. Zozulin, V.V. Fedyaeva (eds). *Flora of the Lower Don. Identification key. Pt 1 (Flora Nizhnego Dona. Opredelitel. Chast 1)*. Rostov-on-Don: Rostov University; 1984. p.250. [in Russian] (Абрамова Т.И. 48. *Daucus* L. – Морковь. В кн.: *Флора Нижнего Дона. Определитель. Часть 1* / под ред. Г.М. Зозулина, В.В. Федяевой. Ростов-на-Дону: Ростовский университет; 1984. С.250).

Aleksandrov F.A., Zubareva L.A., Klirosova V.I., Krasovskiy L.I., Novikova N.G., Shabalina I.A. Identification key to plants of Kirov Province. Part two (Opredelitel rasteniy Kirov-

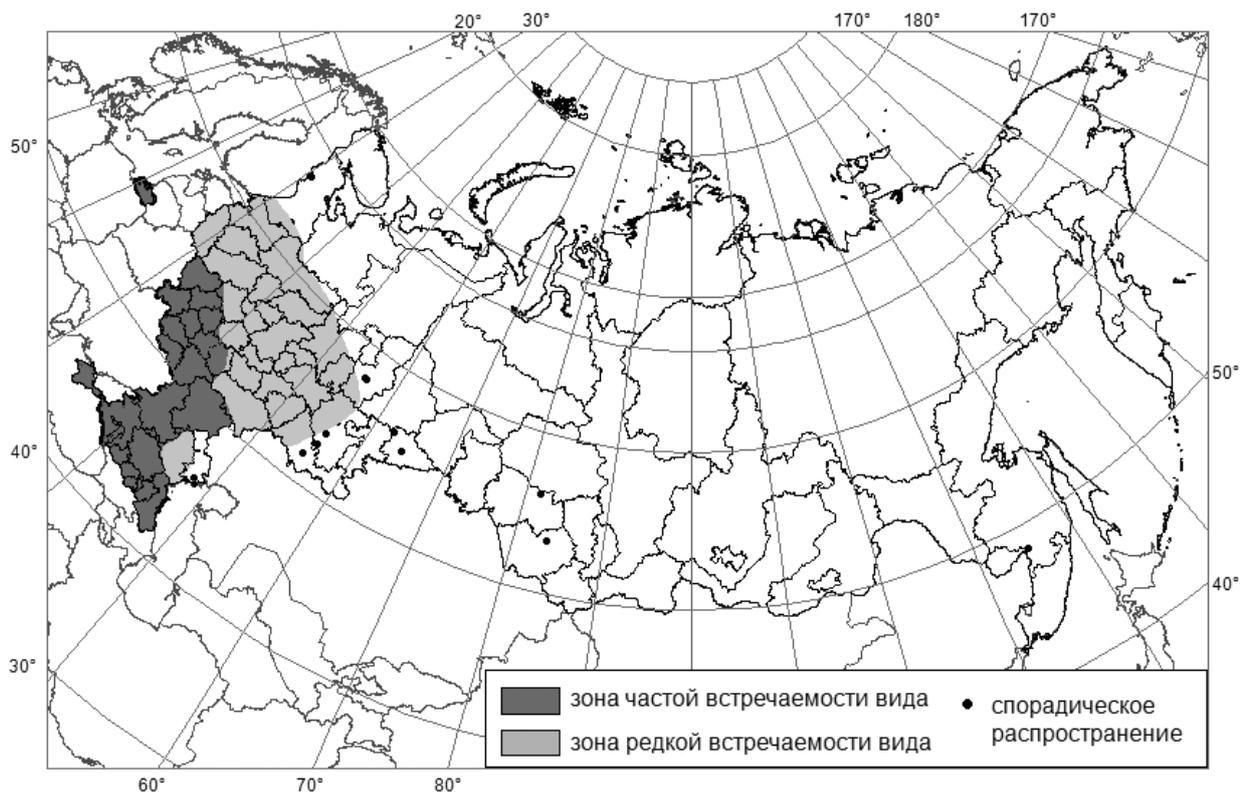


Рисунок. Распространение моркови дикой (*Daucus carota* L.) на территории России

Figure. Distribution of wild carrots (*Daucus carota* L.) in Russia

Заключение

Ареал моркови дикой на территории России находится в европейской ее части. Зона, характеризующаяся показателями частой встречаемости вида, расположена в юго-западных областях. Зона, характеризующаяся редкой встречаемостью вида, в южном регионе находится на территории Калмыкии, охватывает многие области Средней России, Поволжье и Предуралье, а также Северо-Западный регион. Вид приурочен к растительным сообществам открытых, светлых местообитаний, часто на известковых выходах, а также регистрируется на нарушенных, вторичных местообитаниях, в том числе на сеgetальных.

References / Литература

Abramov N.V. Conspectus of the flora of the Republic of Mari El (Konspekt flory Respubliki Mari El). Yoshkar-Ola: Mari State University; 1995. [in Russian] (Абрамов Н.В. Конспект флоры Республики Марий Эл. Йошкар-Ола: Марийский государственный университет; 1995).

skey oblasti. Chast vtoraya). Kirov: Kirov State Pedagogical Institute; 1975. [in Russian] (Александров Ф.А., Zubareva L.A., Klirosova V.I., Krasovskiy L.I., Novikova N.G., Shabalina I.A. Определитель растений Кировской области Часть вторая. Киров: Кировский государственный педагогический институт; 1975).

Alyavdina K.P., Vinogradova V.P. Identification key to plants (Opredelitel rasteniy). Yaroslavl: Upper Volga Book Publishers; 1972. [in Russian] (Алявдина К.П., Виноградова В.П. Определитель растений. Ярославль: Верхне-Волжское книжное издательство; 1972).

Asenov I., Peev D., Kuzmanov B., Andreev N. Family Umbelliferae. In: *Flora of People's Republic of Bulgaria. Vol. 8*. Sofia: Bulgarian Academy of Sciences; 1982. p.9-14. [in Russian] (Асенов И., Пеев Д., Кузманов Б., Андреев Н. Сем. Umbelliferae. В кн.: *Флора народной республики Болгарии. Том 8*. София: Болгарская академия наук; 1982. С. 9-14).

Averkiev D.S., Averkiev V.D. Identification key to plants of Gorky Province (Opredelitel rasteniy Gorkovskoy oblasti). 2nd ed. Gorky: Volga-Vyatka Book Publishers; 1985. [in Russian] (Аверкиев Д.С., Аверкиев В.Д. Определитель

- растений Горьковской области. 2-е изд. Горький: Волго-Вятское книжное издательство; 1985).
- Bakin O.V., Rogova T.V., Sitnikov A.P. Vascular plants of Tatarstan (Sosudistye rasteniya Tatarstana). Kazan: Kazan State University; 2000. [in Russian] (Бакин О.В., Рогова Т.В., Ситников А.П. Сосудистые растения Татарстана. Казань: Казанский государственный университет; 2000).
- Baktasheva N.M. Conspectus of the flora of Kalmykia (Konspekt flory Kalmykii). Elista: Kalmyk State University; 2012. [in Russian] (Бакташева Н.М. Конспект флоры Калмыкии. Элиста: Калмыцкий государственный университет; 2012).
- Baranova O.G., Puzyrev A.N. Conspectus of the flora of the Udmurt Republic (vascular plants): Monograph (Konspekt flory Udmurtskoy respubliky (sosudistye rasteniya): Monografiya). Izhevsk: Institute of Computer Research; 2012. [in Russian] (Баранова О.Г., Пузырев А.Н. Конспект флоры Удмуртской республики (сосудистые растения): Монография. Ижевск: Институт компьютерных исследований; 2012).
- Blagoveshchenskiy V.V., Rakov N.S. Conspectus of the flora of embryophytes in Ulyanovsk Province (Konspekt flory vysshikh sosudistyykh rasteniy Ulyanovskoy oblasti). Ulyanovsk: Branch of the Lomonosov Moscow State University; 1994. [in Russian] (Благовещенский В.В., Раков Н.С. Конспект флоры высших сосудистых растений Ульяновской области. Ульяновск: Филиал МГУ им. М.В. Ломоносова; 1994).
- Bulokhov A.D., Velichkin E.M. Identification key to plants of the South-Western Non-Black-Earth Region of Russia (Bryansk, Kaluga, and Smolensk Provinces) (Opredelitel rasteniy Yugo-Zapadnogo Nechernozemya Rossii [Bryanskaya, Kaluzhskaya, Smolenskaya oblasti]). 2nd ed., Bryansk: Bryansk State Pedagogical University; 1998. [in Russian] (Булохов А.Д., Величкин Э.М. Определитель растений Юго-Западного Нечерноземья России (Брянская, Калужская, Смоленская области). 2-е изд. Брянск: Брянский государственный педагогический университет; 1998).
- Clark Labs IDRISI Selva Edition 17.02. Clark University. Worcester, MA; 2013. Available from: <https://clarklabs.org/terrset/idrisi-gis> [accessed May 14, 2020].
- Doronina A.Yu., Terekhina N.V. *Daucus carota* L. subsp. *sativus* (Hoffm.) Arcang. – Common carrot (Morkov' posevnyaya). In: A.N. Afonin, S.L. Greene, N.I. Dzyubenko, A.N. Frolov (eds). *Interactive Agricultural Ecological Atlas of Russia and Neighboring Countries. Economic Plants and their Diseases, Pests and Weeds [Online]*. 2008. [in Russian] (Доронина А.Ю., Терехина Н.В. *Daucus carota* L. subsp. *sativus* (Hoffm.) Arcang. – Морковь посевная. В кн.: *Агроэкологический атлас России и сопредельных стран: экономически значимые растения, их вредители, болезни и сорные растения* / под ред. А.Н. Афонина, С.Л. Грин, Н.И. Дзюбенко, А.Н. Фролова. [Интернет-версия 2.0]. 2008). URL: http://www.agroatlas.ru/ru/content/cultural/Daucus_carota_K/index.html [дата обращения: 19.07.2022].
- Flora of the Lithuanian SSR. Vol. 5 (Flora Litovskoy SSR. T. 5). Vilnius: Mokslas; 1976. [in Russian] (Флора Литовской ССР. Т. 5. Вильнюс: Мокслас; 1976).
- Gafurova M.M. Flora of the Volga river basin. Vol. 3. Vascular plants of Chuvash Republic (Flora Volzhskogo basseyna. T. 3. Sosudistye rasteniya Chuvashskoy respubliky). S.V. Saksonov (ed.). Tolyatti: Cassandra; 2014. [in Russian] (Гафурова М.М. Флора Волжского бассейна. Т. 3. Сосудистые растения Чувашской республики / под ред. С.В. Саксонова. Тольятти: Кассандра; 2014).
- Galushko A.I. Flora of the North Caucasus. Identification key. Vol. 1 (Flora Severnogo Kavkaza. Opredelitel. T. 1). Rostov-on-Don: Rostov State University; 1978. [in Russian] (Галушко А.И. Флора Северного Кавказа. Определитель. Т. 1. Ростов-на-Дону: Ростовский государственный университет; 1978).
- GBIF. Global Biodiversity Information Facility: [site]. Available from: <https://www.gbif.org/> [accessed June 11, 2022].
- Genus 67. *Daucus* L. Carrots (Morkov). In: Takhtajan A.L. (ed.). *Flora of Armenia. Vol. 6*. Yerevan: Academy of Sciences of the Armenian SSR; 1973. p.426. [in Russian] (Род 67. *Daucus* L. Морковь. В кн.: *Флора Армении. Т. 6* / под ред. А.Л. Тахтаджяна. Ереван: АН Армянской ССР; 1973. С.426).
- Grubov V.I. Identification key to vascular plants of Mongolia (with an atlas) (Opredelitel sosudistyykh rasteniy Mongolii [s atlasom]). Leningrad: Nauka; 1982. [in Russian] (Грубов В.И. Определитель сосудистых растений Монголии (с атласом). Ленинград: Наука; 1982).
- Gubareva I.Yu., Dedkov V.P., Napreenko M.G., Petrova N.G., Sokolov A.A. Conspectus of vascular plants of Kaliningrad Province: A reference guidebook (Konspekt sosudistyykh rasteniy Kaliningradskoy oblasti: Spravochnoye posobiye). V.P. Dedkov (ed.). Kaliningrad: Kaliningrad University; 1999. [in Russian] (Губарева И.Ю., Дедков В.П., Напреенко М.Г., Петрова Н.Г., Соколов А.А. Конспект сосудистых растений Калининградской области: Справочное пособие / под ред. В.П. Дедкова. Калининград: Калининградский университет; 1999).
- Ivanov A.L. Conspectus of the Stavropol flora (Konspekt flory Stavropolya). Stavropol: Stavropol State University; 1997. [in Russian] (Иванов А.Л. Конспект флоры Ставрополя. Ставрополь: Ставропольский государственный университет; 1997).
- Kamyshhev N.S. Flora of the Central Black Earth Region and its analysis (Flora Tsentralnogo Chernozemya i yeye analiz). Voronezh: Voronezh State University; 1987. [in Russian] (Камышев Н.С. Флора Центрального Черноземья и ее анализ. Воронеж: Воронежский государственный университет; 1987).
- Karyagin I.I. Genus 644. *Daucus* L. Carrots (Morkov). In: *Flora of Azerbaijan. Vol. 6 (Flora Azerbaydzhana. T. 6)*. Baku: Academy of Sciences of the Azerbaijani SSR; 1955. p.508-509. [in Russian] (Карягин И.И. Род 644. *Daucus* L. Морковь. В кн.: *Флора Азербайджана. Т. 6*. Баку: АН Азербайджанской ССР; 1955. С.508-509).
- Kazakova M.V. Flora of Ryazan Province (Flora Ryazanskoy oblasti). Ryazan: Russkoye Slovo; 2004. [in Russian] (Казакова М.В. Флора Рязанской области. Рязань: Русское слово; 2004).
- Kazakova M.V., Rzhhevuskaya N.A., Khlyzova N.Yu., Aleksandrova K.I., Grigoryevskaya A.I. Flora of Lipetsk Province (Flora Lipetskoy oblasti). V.N. Tikhomirov (ed.). Moscow: Argus; 1996. [in Russian] (Казакова М.В., Ржевуская Н.А., Хлызова Н.Ю., Александрова К.И., Григорьевская А.А. Флора Липецкой области / под ред. В.Н. Тихомирова. Москва: Аргус; 1996).
- Kiryukhin I.V. Family 88. Umbelliferae (Apiaceae) – Umbellifers (Semeystvo 88. Umbelliferae (Apiaceae) – Zontichnye [Seldereyeve]). In: T.B. Silayeva (ed.). *Vascular plants of the Republic of Mordovia (conspectus of the flora). Monograph (Sosudistye rasteniya Respubliki Mordovii [konspekt flory]. Monografiya)*. Saransk: Mordovian University; 2010. p.352. [in Russian] (Кирюхин И.В. Семейство 88. Umbel-

- liferae (Apiaceae) – Зонтичные (Сельдереевые). В кн.: *Сосудистые растения Республики Мордовии (конспект флоры). Монография* / под ред. Т.Б. Силаевой. Саранск: Мордовский университет; 2010. С.352).
- Korovin E.P. Genus 667. *Daucus* L. In: N.V. Pavlov (ed.). *Flora of Kazakhstan. Vol. VI (Flora Kazakhstan). T. VI*. Alma-Ata: Academy of Sciences of the Kazakh SSR; 1963. p.425. [in Russian] (Коровин Е.П. Род 667. *Daucus* L. В кн.: *Флора Казахстана. Т. VI* / под ред. Н.В. Павлова. Алма-Ата: АН Казахской ССР; 1963. С.425).
- Kotov M.I. Genus 66. Carrots – *Daucus* L. (Rod 66. Morkov – *Daucus* L.). In: *Identification key to higher plants of Ukraine (Opredelitel vysshikh rasteniy Ukrainy)*. Kyiv: Naukova dumka; 1987. p.239. [in Russian] (Котов М.И. Род 66. Морковь – *Daucus* L. В кн.: *Определитель высших растений Украины*. Киев: Наукова думка; 1987. С.239).
- Kozlovskaya N.V. Genus 39. *Daucus* L. – Carrots (Morkov). In: В.К. Shishkin, М.Р. Tomin, М.Н. Goncharik (eds.). *Plant identification key for Belarus (Opredelitel rasteniy Belorussii)*. Minsk: Vysheyshaya shkola; 1967. p.414. [in Russian] (Козловская Н.В. Род 39. *Daucus* L. – Морковь. В кн.: *Определитель растений Белоруссии* / под ред. Б.К. Шишкина, М.П. Томина, М.Н. Гончарик. Минск: Вышэйшая школа; 1967. С.414).
- Kravchenko A.V. Conspectus of the flora of Karelia (Konспект flory Karelii). N.N. Tzvelev (ed.). Petrozavodsk: Karelian Research Center of the RAS; 2007. [in Russian] (Кравченко А.В. Конспект флоры Карелии / под ред. Н.Н. Цвелева. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН; 2007).
- Kulikov P.V. Identification key to vascular plants of Chelyabinsk Province (Opredelitel sosudistykh rasteniy Chelyabinskoy oblasti). V.A. Mukhin (ed.). Yekaterinburg: Ural Branch of the Russian Academy of Sciences; 2010. [in Russian] (Куликов П.В. Определитель сосудистых растений Челябинской области / под ред. В.А. Мухина. Екатеринбург: Уральское отделение Российской академии наук; 2010).
- Laktionov A.P. Flora of Astrakhan Province: monograph (Flora Astrakhanskoy oblasti: monografiya). Astrakhan: Astrakhan University; 2009. [in Russian] (Лактионов А.П. Флора Астраханской области: монография. Астрахань: Астраханский университет; 2009).
- Mandenova I.P. *D. carota* L. In: *Flora of Georgia. Vol. 9 (Flora Gruzii. T. 9)*. 2nd ed. Tbilisi: Metsniereba; 1984. p.324-326. [in Georgian] (Манденова И.П. *D. carota* L. В кн.: *Флора Грузии. Т. 9*. 2-е изд. Тбилиси: Мецниереба; 1984. С.324-326).
- Mayorov S.R., Bochkin V.D., Nasimovich Yu.A., Scherbakov A.V. Adventitious flora of Moscow and Moscow Province (Adventivnaya flora Moskvy i Moskovskoy oblasti). Moscow: КМК; 2012. [in Russian] (Майоров С.Р., Бочкин В.Д., Насимович Ю.А., Щербakov А.В. Адвентивная флора Москвы и Московской области. Москва: КМК; 2012).
- Minyaev N.A., Orlova N.I., Shmidt V.M. Identification key to higher plants in the Northwest of the European part of the RSFSR (Leningrad, Pskov, and Novgorod Provinces) (Opredelitel vysshikh rasteniy Severo-Zapada yevropeyskoy chasti RSFSR [Leningradskaya, Pskovskaya i Novgorodskaya oblasti]). Leningrad: Leningrad State University; 1981. [in Russian] (Миняев Н.А., Орлова Н.И., Шmidt В.М. Определитель высших растений Северо-Запада европейской части РСФСР (Ленинградская, Псковская и Новгородская области). Ленинград: Ленинградский государственный университет; 1981).
- Murtazaliev R.A. Conspectus of the Dagestan flora. Vol. 1 (Konспект flory Dagestana. T. 1) (Lycopodiaceae – Urticaceae). R.V. Kamelin (ed.). Makhachkala: Erokha; 2009. [in Russian] (Муртазалиев Р.А. Конспект флоры Дагестана. Т. 1. (Lycopodiaceae – Urticaceae) / под ред. Р.В. Камелина. Махачкала: Эпоха; 2009).
- Nikolayeva L.P., Geydeman T.S. *Daucus carota* L. – Wild carrots (Apiaceae) (*Daucus carota* L. – Morkov dikaya [Apiaceae]). In: *Plants of steppes, limestone slopes, and weeds (Rasteniya stepy, izvesnyakovykh sklonov i sornye)*. Kishinev: Stiintza; 1989. p.231-232. [in Russian] (Николаева Л.П., Гейдeman Т.С. *Daucus carota* L. – Морковь дикая (Apiaceae). В кн.: *Растения степей, известняковых склонов и сорные*. Кишинев: Штиинца; 1989. С.231-232).
- Novosad V.V. Flora of the Kerch–Taman region (structural and comparative analysis, ecoflorotopological differentiation, genesis, prospects for regional use and protection) (Flora Kerchensko-Tamanskogo regiona [strukturno-sravnitelny analiz, ekoflorotopologicheskaya differentsiatsiya, genesis, perspektivy regionalnogo ispolzovaniya i okhrany]). Kyiv: Naukova Dumka; 1992. [in Russian] (Новосад В.В. Флора Керченско-Таманского региона (структурно-сравнительный анализ, экофлоротопологическая дифференциация, генезис, перспективы регионального использования и охраны). Киев: Наукова думка; 1992).
- Orlova N.I. Identification key to embryophytes of Vologda Province (Opredelitel vysshikh rasteniy Vologodskoy oblasti). Vologda: Vologda State Pedagogical University; 1997. [in Russian] (Орлова Н.И. Определитель высших растений Вологодской области. Вологда: Вологодский государственный педагогический университет; 1997).
- Pimenov M.G. 11. *Daucus* L. – Carrots (Morkov). In: *Flora of Siberia. Vol. 10 (Flora Sibiri. T. 10)*. Novosibirsk: Nauka; 1996. p.138-139. [in Russian] (Пименов М.Г. 11. *Daucus* L. – Морковь. В кн.: *Флора Сибири. Т. 10*. Новосибирск: Наука; 1996. С.138-139).
- Pitney Bowes. MapInfo Pro 16.0 Stamford CT, USA; 2016. Available from: <https://www.pitneybowes.com/us> [accessed July 3, 2020].
- Plaksina T.I. Conspectus of the flora of the Volga–Ural region (Konспект flory Volgo-Uralskogo regiona). Samara: Samara University; 2001. [in Russian] (Плаксина Т.И. Конспект флоры Волго-Уральского региона. Самара: Самарский университет; 2001).
- Plantarium, Description of the taxon. *Daucus carota* L.: [website]. [in Russian] (Plantarium. Описание таксона. *Daucus carota* L.: [сайт]). URL: <https://www.plantarium.ru/page/view/item/12730.html> [дата обращения: 19.07.2022].
- Poluyanov A.V. Flora of Kursk Province (Flora Kurskoy oblasti). Kursk: Kursk State University; 2005. [in Russian] (Полюянов А.В. Флора Курской области. Курск: Курский государственный университет; 2005).
- Ramenskaya M.L., Andreeva V.N. Identification key to higher plants of Murmansk Province and Karelia (Opredelitel vysshikh rasteniy Murmanskoy oblasti i Karelii). Leningrad: Nauka; 1982. [in Russian] (Раменская М.Л., Андреева В.Н. Определитель высших растений Мурманской области и Карелии. Ленинград: Наука; 1982).
- Saksonov S.V., Senator S.A. Guide to the Samara flora (1851–2011). Flora of the Volga basin. Vol. 1 (Putevoditel po Samarskoy flore [1851–2011]. Flora Volzhskogo basseyna. T. 1). Tolyatti: Cassandra; 2012. [in Russian] (Саксонов С.В., Сенатор С.А. Путеводитель по Самарской флоре (1851–2011). Флора Волжского бассейна. Т. 1. Тольятти: Кассандра; 2012).
- Sechkarev B.I. Carrots – *Daucus* L. (Morkov' – *Daucus* L.). In: *Flora of Cultivated Plants of the USSR. Root Plants. Vol. XIX (Kulturnaya flora SSSR. Korneplozdnye rasteniya. T. XIX)*.

- Leningrad: Kolos; 1971. P.268-373. [in Russian] (Сечкарев Б.И. Морковь – *Daucus* L. В кн.: *Культурная флора СССР. Корнеплодные растения. Том. XIX.* Ленинград: Колос; 1971. С.268-373).
- Shabanova G.A., Izverskaya T.D., Gendov V.S. Flora and vegetation of the Bucac steppes of the Republic of Moldova (Flora i rastitelnost Budzhakskikh stepey Respubliki Moldova). Kishinev: Eco-TIRAS; 2014. [in Russian] (Шабанова Г.А., Изверская Т.Д., Гендов В.С. Флора и растительность Буджакских степей Республики Молдова. Кишинев: Eco-TIRAS; 2014).
- Sheremetyeva I.S., Khorun L.V., Sherbakov A.V. Conspectus of the flora of vascular plants in Tula Province (Konspekt flory sosudistyykh rasteniy Tulskey oblasti). Tula: Grif & Co.; 2008. [in Russian] (Шереметьева И.С., Хорун Л.В., Шербаков А.В. Конспект флоры сосудистых растений Тульской области. Тула: Гриф и К; 2008).
- Shurova E.A. 30. *Daucus* L. – Carrots (30. *Daucus* L. – Morkov). In: *Identification key to vascular plants of the Central Urals (Opredelitel sosudistyykh rasteniy Srednego Urala)*. Moscow: Nauka; 1994. p.338. [in Russian] (Шурова Е.А. 30. *Daucus* L. – Морковь. В кн.: *Определитель сосудистых растений Среднего Урала.* Москва: Наука; 1994. С.338).
- Solyanov A.A. Flora of Penza Province (Flora Penzenskoy oblasti). Penza: Penza State Pedagogical University; 2021. [in Russian] (Солянов А.А. Флора Пензенской области. Пенза: Пензенский государственный педагогический университет; 2021).
- Sukhorukov A.P. 31. Genus *Daucus* L Carrots (31. Rod *Daucus* L. Morkov). In: *Identification key to vascular plants of Tambov Province (Opredelitel sosudistyykh rasteniy Tambovskoy oblasti)*. Tula: Grif & Co.; 2010. p.222. [in Russian] (Сухорук А.П. 31. Род *Daucus* L Морковь. В кн.: *Определитель сосудистых растений Тамбовской области.* Тула: Гриф и К; 2010. С.222).
- Tabaka K., Gavrilova G., Fatara I. Flora of vascular plants of the Latvian SSR (Flora sosudistyykh rasteniy Latvyskoy SSR). Riga: Zinātne; 1988. [in Russian] (Табак К., Гаврилова Г., Фатаре И. Флора сосудистых растений Латвийской ССР. Рига: Зинатне; 1988).
- Talts S. Fam. Umbelliferae – Umbelliferae Juss. (Sem. Zontichnye – Umbelliferae Juss.). In: *Flora of the Estonian SSR. Vol. 4 (Flora Estonskoy SSR. T. 4)*. Tallinn: Valgus; 1969. p.700-704. [in Russian] (Тальтс С. Сем. Зонтичные – Umbelliferae Juss. В кн.: *Флора Эстонской ССР. Т. 4.* Таллин: Валгус; 1969. С.700-704).
- Tikhomirov V.N. 35. *Daucus* L. – Carrots (35. *Daucus* L. – Morkov). In: *Identification key to higher plants of the Bashkir ASSR (Opredelitel vysshikh rasteniy Bashkirskoy ASSR)*. Moscow: Nauka; 1988. p.171. [in Russian] (Тихомиров В.Н. 35. *Daucus* L. – Морковь. В кн.: *Определитель высших растений Башкирской АССР.* Москва: Наука; 1988. С.171).
- Tzvelev N.N. Identification key to vascular plants of Northwestern Russia (Leningrad, Pskov, and Novgorod Provinces) (Opredelitel sosudistyykh rasteniy severo-zapadnoy Rossii [Leningradskaya, Pskovskaya i Novgorodskaya oblasti]). St. Petersburg: St. Petersburg State Chemical and Pharmaceutical Academy; 2000. [in Russian] (Цвелев Н.Н. Определитель сосудистых растений северо-западной России (Ленинградская, Псковская и Новгородская области). Санкт-Петербург: СПХФА; 2000).
- Vakhromeev I.V. Identification key to vascular plants of Vladimir Province (Opredelitel sosudistyykh rasteniy Vladimirovskoy oblasti). Vladimir; 2002. [in Russian] (Вахромеев И.В. Определитель сосудистых растений Владимирской области. Владимир; 2002).
- Vasyukov V.M. Plants of Penza Province (Conspectus of the flora): Monograph (Rasteniya Penzenskoy oblasti [Konspekt flory]: Monografiya). Penza: Penza State Pedagogical University; 2004. [in Russian] (Васюков В.М. Растения Пензенской области (Конспект флоры): Монография. Пенза: Пензенский государственный педагогический университет; 2004).
- Vinkovskaya O.P. 1631. *Daucus carota* L. In: L.I. Malyshev (ed.). *Conspectus of the flora of Irkutsk Province (vascular plants) (Konspekt flory Irkutskoy oblasti [sosudistyye rasteniya])*. Irkutsk: Irkutsk State University; 2008. p.188. [in Russian] (Виньковская О.П. 1631. *Daucus carota* L. В кн.: *Конспект флоры Иркутской области (сосудистые растения)* / под ред. Л.И. Малышева. Иркутск: Иркутский государственный университет; 2008. С.188).
- Vinogradova V.M. Genus 60. Carrots – *Daucus* L. In: N.N. Tzvelev (ed.). *Flora of Eastern Europe. Vol. XI (Flora Vostochnoy Yevropy. T. XI)*. N.N. Tzvelev (ed.). Moscow, St. Petersburg: KMK; 2004. p.409-410. [in Russian] (Виноградова В.М. Род 60. Морковь – *Daucus* L. В кн.: *Флора Восточной Европы. Т. XI* / под ред. Н.Н. Цвелева. Москва; Санкт-Петербург: КМК; 2004. С.409-410).
- Yefimik E.G. Genus 35. *Daucus* L. – Carrots (Morkov). In: S.A. Ovesnov (ed.). *Illustrated identification key to plants of Perm territory (Illyustrirovanny opredelitel rasteniy Permskogo kraya)*. Perm: Knizhny Mir; 2007. p.570. [in Russian] (Ефимик Е.Г. Род 35. *Daucus* L. – Морковь. В кн.: *Иллюстрированный определитель растений Пермского края* / под ред. С.А. Овеснова. Пермь: Книжный мир; 2007. С.570).
- Yelenevsky A.G., Bulany Yu.I., Radygina V.I. Identification key to vascular plants of Saratov Province (Opredelitel sosudistyykh rasteniy Saratovskoy oblasti). Saratov: IP Bazhenov; 2009. [in Russian] (Еленевский А.Г., Буланы Ю.И., Радыгина В.И. Определитель сосудистых растений Саратовской области. Саратов: ИП Баженов; 2009).
- Yelenevsky A.G., Radygina V.I. Identification key to vascular plants of Orel Province (Opredelitel sosudistyykh rasteniy Orlovskoy oblasti). 2nd ed. Moscow: Moscow State Pedagogical University; 2005. [in Russian] (Еленевский А.Г., Радыгина В.И. Определитель сосудистых растений Орловской области. 2-е изд. Москва: Московский государственный педагогический университет; 2005).
- Yelenevsky A.G., Radygina V.I., Chaadaeva N.N. Plants of Belgorod Province (Conspectus of the flora) (Rasteniya Belgorodskoy oblasti. [Konspekt flory]). Moscow: Moscow State Pedagogical University; 2004. [in Russian] (Еленевский А.Г., Радыгина В.И., Чаадаева Н.Н. Растения Белгородской области. (Конспект флоры). Москва: Московский государственный педагогический университет; 2004).
- Yena A.V. The natural flora of the Crimean Peninsula: a monograph (Prirodnaya flora Krymskogo poluoostrova: monografiya). Simferopol: N. Orianda; 2012. [in Russian] (Ена А.В. Природная флора Крымского полуострова: монография. Симферополь: Н. Орианда; 2012).

Информация об авторах

Наталья Николаевна Лунева, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник, руководитель сектора, Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений, 196608 Россия, Санкт-Петербург, Пушкин, ш. Подбельского, 3, natalja.luneva2010@yandex.ru, <https://orcid.org/0000-0001-7972-6362>

Евгения Николаевна Мысник, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений, 196608 Россия, Санкт-Петербург, Пушкин, ш. Подбельского, 3, vajra-sattva@yandex.ru, <https://orcid.org/0000-0002-5090-4070>

Information about the authors

Natalya N. Luneva, Dr. Sci. (Biology), Leading Researcher, Head of a Sector, All-Russian Research Institute of Plant Protection, 3 Podbelskogo Hwy., Pushkin, St. Petersburg 196608, Russia, natalja.luneva2010@yandex.ru, <https://orcid.org/0000-0001-7972-6362>

Evgenia N. Mysnik, Cand. Sci. (Biology), Senior Researcher, All-Russian Research Institute of Plant Protection, 3 Podbelskogo Hwy., Pushkin, St. Petersburg 196608, Russia, vajra-sattva@yandex.ru, <https://orcid.org/0000-0002-5090-4070>

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

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

Конфликт интересов: авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

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

Статья поступила в редакцию 04.08.2022; одобрена после рецензирования 21.03.2023; принята к публикации 01.06.2023.
The article was submitted on 04.08.2022; approved after reviewing on 21.03.2023; accepted for publication on 01.06.2023.

СИСТЕМАТИКА, ФИЛОГЕНИЯ И ГЕОГРАФИЯ КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ И ИХ ДИКИХ РОДИЧЕЙ

Научная статья
УДК 582.683.2:581.6(470+571)
DOI: 10.30901/2227-8834-2023-2-213-225



Идентификация встречающихся в агроценозах Российской Федерации сорняков семейства Капустные (Brassicaceae)

А. Л. Эбель^{1,2}, Т. В. Эбель², С. И. Михайлова^{1,2}

¹Национальный исследовательский Томский государственный университет, Томск, Россия

²Всероссийский центр карантина растений, Томский филиал, Томск, Россия

Автор, ответственный за переписку: Александр Леонович Эбель, alex-08@mail2000.ru

Крестоцветные (Brassicaceae) имеют большое значение как сорные и инвазивные растения, являются одним из ведущих семейств чужеродной фракции в сеgetальных флорах различных регионов России. Среди сорных крестоцветных, произрастающих на территории Российской Федерации, немало видов являются дикими родичами культурных растений. Некоторые культивируемые виды произрастают за пределами мест выращивания как сорняки. Из встречающихся в агроценозах РФ крестоцветных 28 видов из 19 родов входят в перечни регулируемых вредных организмов 33 стран-импортеров продукции российского растениеводства. Большая часть этих видов – широко распространенные в РФ сорно-полевые растения.

Для установления присутствия видов Brassicaceae в агроценозах проанализированы литературные источники, гербарные материалы из ведущих гербариев России, а также собранные авторами при полевых исследованиях в 2017–2022 гг. в 19 субъектах РФ. Определение крестоцветных часто является сложной задачей, поэтому целью работы явилось создание удобного ключа, позволяющего определить встречающиеся в агроценозах России сорняки этого семейства. Большинство имеющихся ключей составлено для плодоносящих экземпляров крестоцветных. Для целей фитосанитарии важно определение растений до начала плодоношения. Поэтому авторами были дополнительно использованы признаки, позволяющие определить крестоцветные уже в стадии цветения. На основе значимых признаков 83 отмеченных в агроценозах РФ видов Brassicaceae был разработан идентификационный ключ для определения родов и некоторых видов сорных крестоцветных. Для родов, в которых есть регулируемые странами-импортерами виды, составлены частные видовые ключи.

Ключевые слова: ключ, крестоцветные, морфологические признаки, сеgetальные сорняки, регулируемые виды

Благодарности: работа выполнена в рамках государственного задания Россельхознадзора «Разработка методов идентификации карантинных и опасных вредных организмов» по теме «Методические рекомендации по выявлению и идентификации сорных растений семейства Капустные (Brassicaceae)».

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

Для цитирования: Эбель А.Л., Эбель Т.В., Михайлова С.И. Идентификация встречающихся в агроценозах Российской Федерации сорняков семейства Капустные (Brassicaceae). *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2023;184(2):213-225. DOI: 10.30901/2227-8834-2023-2-213-225

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

Original article

DOI: 10.30901/2227-8834-2023-2-213-225

Identification of weeds from the cabbage family (Brassicaceae) found in the agrocenoses of the Russian Federation

Alexandr L. Ebel^{1,2}, Tatyana V. Ebel², Svetlana I. Mikhailova^{1,2}

¹ National Research Tomsk State University, Tomsk, Russia

² All-Russian Plant Quarantine Center, Tomsk Branch, Tomsk, Russia

Corresponding author: Alexandr L. Ebel, alex-08@mail2000.ru

Members of the Brassicaceae family are of great significance as weeds and invasive plants; they are one of the leading families of the alien fraction in the segetal floras of various regions of Russia. Among the cruciferous weeds growing over Russia, there are many species that are wild relatives to cultivated plants. Some cultivated species grow outside of their cultivation areas as ruderal and segetal plants. Among the cruciferous plants growing in Russia, 28 species out of 19 genera are regulated as harmful organisms in 33 different countries. Most of the species from this list are widespread weeds in Russia.

To establish the presence of Brassicaceae species in Russian agrocenoses, we analyzed published sources, herbarium materials stored in the Russian leading herbaria, and materials collected by the authors during field explorations in 2017–2022 in 19 subject entities of the Russian Federation. Identification of cruciferous plants is often a rather difficult task, so the goal of this work was to develop a convenient identification key that would make it possible to identify weeds of this family found in Russian agrocenoses. Most of the available keys are designed for fruit-bearing specimens of cruciferous plants. For phytosanitary purposes, it is important to identify plants prior to their fruiting period. Therefore, we additionally used the characters of flowering plants (including their vegetative organs) enabling us to identify cruciferous plants at the flowering stage. Based on such features, a table was made, which included all weedy species of Brassicaceae found in agrocenoses within Russia (83 species in total). On the basis of this table, an identification key was produced for the identification of genera and some species of weedy cruciferous plants. Afterwards, fractional species-specific keys were made for the genera containing species controllable in importing countries.

Keywords: key, cruciferous plants, morphological characters, segetal weeds, regulated species

Acknowledgements: the work was carried out within the framework of the state task assigned to the All-Russian Plant Quarantine Center “Development of methods for identifying quarantine and dangerous pests” on the topic “Methodological recommendations for the spotting and identification of weeds of the cabbage family (Brassicaceae)”.

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

For citation: Ebel A.L., Ebel T.V., Mikhailova S.I. Identification of weeds from the cabbage family (Brassicaceae) found in the agrocenoses of the Russian Federation. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2023;184(2):213-225. DOI: 10.30901/2227-8834-2023-2-213-225

Интерес к различным аспектам экологии и биологии представителей семейства крестоцветных, или капустных (Cruciferae Juss., Brassicaceae Burnett) связан с их высоким разнообразием, широким распространением в мире и многофункциональным значением.

Большое значение имеют представители семейства Brassicaceae как сорные и инвазивные виды флоры России. Крестоцветные являются одним из ведущих семейств чужеродной фракции в сеgetальных флорах различных регионов (Baranova et al., 2022), а ряд видов внесен в региональные «Черные книги» (Vinogradova et al., 2010; Vinogradova, Kupriyanov, 2016; Vinogradova et al., 2021). Среди сорных (и в целом синантропных) крестоцветных, произрастающих на территории РФ, немало видов, являющихся дикими родичами культурных растений (представители родов *Brassica* L., *Camelina* Crantz, *Eruca* Mill., *Raphanus* L., *Sinapis* L. и др.). Кроме того, некоторые выращиваемые в культуре виды иногда «дичают» и произрастают за пределами мест выращивания как рудеральные и сеgetальные растения. Ярким примером является рапс (*Brassica napus* L.): в последние годы этот вид отмечен за пределами культуры более чем в 40 субъектах РФ (<https://www.inaturalist.org/taxa/75869-Brassica-napus>).

Многие таксоны семейства Brassicaceae входят в перечень регулируемых вредных организмов стран – импортеров продукции российского растениеводства. Нами подсчитано, что из крестоцветных, встречающихся в нашей стране и обладающих возможностью засорения экспортируемой продукции, 28 видов из 19 родов регулируются 33 разными странами (<http://www.fsvps.ru/fsvps/importexport>). Большая часть видов из этого перечня являются широко распространенными в Российской Федерации сорно-полевыми растениями и часто встречаются в качестве основных засорителей в подкарантинной зерновой продукции. Между тем именно зерно и продукты его переработки являются одной из основных статей российского агропродовольственного экспорта. Своевременное обнаружение в агроценозах регулируемых странами-импортерами сорных растений семейства капустных позволит вовремя принять меры для предотвращения попадания семян данных сорняков в предназначенную для экспорта растительную продукцию. Хотя выявление принадлежности растения к семейству капустных обычно не вызывает проблем, идентификация до рода и вида часто является довольно сложной задачей – затруднения в определении возникают даже у опытных специалистов-ботаников. Таким образом, разработка удобного идентификационного ключа, позволяющего определить встречающиеся в агроценозах России сорняки этого семейства, представляется весьма актуальной задачей.

С целью установления присутствия видов Brassicaceae в агроценозах РФ были проанализированы литературные источники (Busch et al., 1939; Nikitin, 1983; Berkutenko, 1988; Ovchinnikova et al., 1994; Dorofeyev, 2002, 2003, 2006), гербарные материалы, хранящиеся в ведущих гербариях РФ (LE, MW, MHA, NS, NSK, TK), а также собранные авторами при проведении полевых исследований в 2017–2022 гг. в Сибирском федеральном окру-

ге (Томская, Новосибирская, Кемеровская, Омская области, Алтайский и Красноярский края, Республика Хакасия), Уральском федеральном округе (Курганская, Свердловская, Тюменская, Челябинская области), Приволжском федеральном округе (Оренбургская, Самарская, Саратовская, Ульяновская области, Республики Башкортостан и Татарстан, Пермский край) и Южном федеральном округе (Волгоградская область).

Для составления ключа по сорным крестоцветным нами была прежде всего проанализирована имеющаяся специальная литература, в том числе различные ключи для определения родов и видов этого семейства, а также имеющиеся морфологические описания (Schulz, 1919, 1924; Krylov, 1931; Busch et al., 1939; Kotov, 1979; Berkutenko, 1988; Ovchinnikova et al., 1994; Afonin et al., 2008; etc.).

Большинство имеющихся идентификационных ключей составлено таким образом, что для достоверного определения растений этого семейства необходимы плодоносящие экземпляры. Однако для целей фитосанитарии важным является определение растений до начала их плодоношения. В связи с этим нами были дополнительно использованы признаки цветущих растений (в том числе признаки вегетативных органов), позволяющие во многих случаях определять крестоцветные уже в стадии цветения. Для выявления значимых признаков были использованы вышеупомянутые литературные источники; собственные и фондовые гербарные материалы, хранящиеся в ведущих гербариях РФ; достоверно определенные фотографии крестоцветных в природных условиях – как размещенные на ресурсах Plantarium (<https://www.plantarium.ru>) и iNaturalist (<https://www.inaturalist.org/>), так и собственные.

С помощью составленной в программе EXCEL таблицы, включающей признаки всех сорных видов крестоцветных, отмеченных в агроценозах на территории РФ (всего 83 вида), нами был разработан общий идентификационный ключ для определения родов и некоторых видов сорных крестоцветных. Затем для тех родов, в которых есть регулируемые странами-импортерами виды, были составлены частные видовые ключи.

В разработанных ключах по максимуму использованы признаки вегетативных и генеративных органов капустных до начала стадии плодоношения. Однако такие признаки не всегда возможно выделить, и некоторые ступени ключа построены преимущественно или исключительно по признакам плодов. В таком случае нужно иметь в виду, что у капустных на стадии цветения, как правило, уже видно, какое будет соотношение длины завязи к ее ширине. Во время роста плода это соотношение обычно сохраняется, и следовательно, по завязи можно определить, какой сформируется плод – стручок (длина плода не менее чем в 4 раза превышает ширину) или стручочек (длина превышает ширину не более чем в 4 раза).

Если в общем ключе определение доведено только до рода (или комплекса видов), то для дальнейшего определения нужно смотреть видовой ключ для этого рода. Названия родов и видов, регулируемых странами – импортерами российской продукции АПК, выделены в ключах знаком «*». Названия видов приводятся в основном по сводке С. К. Черепанова (Cherepanov, 1995).

Ключ для определения родов и некоторых видов сорных крестоцветных

1. Стебель растопыренно-ветвистый от основания, 30–50(100) см выс. Розеточные листья до 30 см дл., глубоко неправильно двоякоперисто-раздельные с продолговато-линейными тупыми долями; стеблевые листья значительно мельче, неравновыемчатые или перистораздельные. Лепестки белые, 4,5–5,5 мм дл. Плод – двучленный стручочек, его верхний членок почти шаровидный, слегка четырехгранный, мелко сетчато-морщинистый, 4–5 мм в диам. *Crambe tataria* Sebeok
- + Растения с другой совокупностью признаков 2
2. Лепестки мелкие (не более 5 мм дл.) либо отсутствуют 3
- + Лепестки обычно более 5 мм дл. 32
3. Лепестки желтые¹ 4
- + Лепестки белые, реже палевые, розовые или фиолетовые, или отсутствуют 18
4. Листья 2 типов: прикорневые и нижние стеблевые перисторассеченные; средние и верхние стеблевые широко-овальные или почти округлые, цельнокрайние, с глубокосердцевидным основанием, стеблеобъемлющие *Lepidium perfoliatum* L.
- + Средние и верхние стеблевые листья не отличаются столь существенно от нижних стеблевых и (или) розеточных листьев; в случае заметных различий между самыми нижними и самыми верхними листьями между ними имеются постепенные переходы 5
5. Стеблевые листья цельные, цельнокрайние или зубчатые 6
- + Стеблевые листья (по крайней мере самые нижние) в различной степени раздельные (до рассеченных) на доли или лопасти 14
6. Стеблевые листья от линейных до овальных, с клиновидным основанием 7
- + Стеблевые листья продолговатые, овальные или яйцевидные, со стреловидным либо сердцевидным (округло-сердцевидным) основанием или б. м. стеблеобъемлющие 9
7. Стебли гранисто-ребристые (на всем протяжении или хотя бы на некоторых участках). Обычно хотя бы некоторые листья мелкозубчатые. Растения относительно разреженно покрыты только прижатыми 2–4-лучевыми волосками. Лепестки ярко-желтые, обычно закругленные на верхушке. Плод – б. м. четырехгранный стручок обычно более 1 см дл. *Erysimum cheiranthoides* L.
- + Стебли без выраженных граней и ребер. Листья цельнокрайние. Растения густо покрыты отстоящими или прижатыми звездчатыми 8–20-лучевыми волосками (иногда с примесью простых). Лепестки бледно-желтые, обычно с небольшой выемкой на верхушке. Плод – стручочек менее 1 см дл., сжатый параллельно перегородке 8
8. Растения покрыты отстоящими (реже – прижатыми) звездчатыми волосками, иногда с примесью простых. Стручочки округлые, с выпуклыми створками, опушенные или голые *Alyssum* L.
- + Растения покрыты прижатыми звездчатыми волосками. Стручочки овальные, с плоскими створками, голые *Meniocus linifolius* (Stephan ex Willd.) DC.
9. Стебли и листья б. м. густо покрыты мелкими ветвистыми волосками 10
- + Стебли и листья голые 13
10. Листья обычно крупнозубчатые (у крупных экземпляров розеточные и нижние стеблевые иногда лопастные), стеблевые со стреловидным основанием. Плод – стручок (зрелый – не менее 1 см дл.), 1–1,5 мм толщ., на верхушке без выраженного столбика; плодоножки в 2 раза или более короче стручка. Довольно редкие растения степной зоны и полупустынь (Кавказ и юг европейской части России) *Arabidopsis pumila* (Stephan ex Willd.) N. Busch
- + Листья цельнокрайние или мелкозубчатые, стеблевые с округло-сердцевидным (реже – стреловидным) основанием. Плод – стручочек (зрелый – обычно менее 1 см дл. и более 1,5 мм шир.), плодоножки существенно длиннее плода. Широко распространенные растения (включая лесную зону Сибири и Дальнего Востока) 11
11. Плод – эллиптический или продолговато-эллиптический стручочек или короткий стручок с плоскими створками, на верхушке без выраженного столбика *Draba nemorosa* L.
- + Плод – б. м. шаровидный или грушевидный стручочек с сильно выпуклыми створками, на верхушке с выраженным столбиком более 1 мм дл. 12
12. Опушение листьев и стеблей состоит из простых и ветвистых волосков в разных количественных сочетаниях. Лепестки светло-желтые. Плод – раскрывающийся двумя створками многосемянный грушевидный стручочек 3,5–12 мм дл. с гладкой или мелкосетчатой поверхностью *Camelina Crantz* (*C. microcarpa* Andr. ex DC., *C. sylvestris* Wallr.)
- + Опушение листьев и стеблей состоит преимущественно из ветвистых волосков. Лепестки ярко-желтые. Плод – раскрывающийся односемянный стручочек почти шаровидной формы 2–3 мм дл. с крупноячеистой поверхностью (хорошо заметна на зрелых плодах) *Neslia* Desv.*

¹ Здесь и далее имеется в виду окраска лепестков у живых растений; после отцветания или при высыхании (например в гербарии) цвет венчика может изменяться.

13. Сизое растение. Стручочки 5–6 мм дл. и шир., несколько сжатые, б. м. бугорчато-морщинистые, на верхушке усеченные, с небольшим острым коническим носиком, на булавовидно утолщенных цветоножках 4–5,5 мм дл. *Myagrum perfoliatum* L.*
- + Зеленое растение. Стручочки шаровидные, 2–3 мм диам., на верхушке со столбиком 1–1,5(2) мм дл., на тонких цветоножках 8–10 мм дл. *Rorippa austriaca* (Crantz) Besser*
14. Стебли и листья густо покрыты мелкими ветвистыми волосками 15
- + Стебли и листья голые или разреженно опушенные мелкими волосками 16
15. Листья все рассечены на узкие доли; лепестки обычно не более 2,5 мм дл., б. м. равные по длине чашелистикам; плоды – отстоящие от оси соцветия *Descurainia sophia* (L.) Webb ex Prantl*
- + Нижние стеблевые листья перисторассеченные, с продолговато-яйцевидными неравномерно зубчатыми несколько назад направленными боковыми долями и более крупной почти копьевидной верхушечной; верхние листья копьевидные или почти стреловидные; лепестки 3–4 мм дл., заметно длиннее чашелистиков; плоды прижаты к оси соцветия *Sisymbrium officinale* (L.) Scop.
16. Лепестки ярко-желтые, 4–5 мм дл., а если светло-желтые, то 1,5–3 мм дл. Плоды обычно менее 1,5 см дл., б. м. равные по длине плодоножкам² *Rorippa* Scop.* (*R. palustris* (L.) Besser*, *R. sylvestris* (L.) Besser*)
- + Лепестки 3–3,5(4,5) мм дл., светло-желтые. Плоды более 1,5 см дл., в 2 и более раз длиннее плодоножек 17
17. Нижние и средние стеблевые листья лировидные, верхние выемчато-крупнозубчатые; все с ушками при основании. Стебель с хорошо заметными продольными ребрами и гранями. Стручки обычно не более 3 см дл., прижатые к оси соцветия, на плодоножках не более 5 мм дл. *Barbarea stricta* Andrz.
- + Нижние листья на длинных черешках, струговидно-перистораздельные с ланцетными более или менее зубчатыми долями, из которых верхняя более крупная, нежели боковые; верхние листья перистораздельные с узкими почти линейными долями. Стебель без продольных ребер и граней. Стручки обычно более 3 см дл., отстоящие от оси соцветия, на плодоножках более 5 мм дл. *Sisymbrium irio* L.* (см. также видовой ключ для *Sisymbrium*)
18. Стеблевые листья перисторассеченные или (по крайней мере нижние) глубоколопастные (реже – крупнозубчатые). Лепестки не более 3 мм дл. либо отсутствуют 19
- + Стеблевые листья цельные, иногда неглубоколопастные либо отсутствуют (в последнем случае все листья цельные, собраны в прикорневую розетку). Лепестки всегда имеются 21
19. Растения со слабыми б. м. простертыми или восходящими побегами, нередко ветвистые от самого основания; обычно имеются короткие боковые побеги. Соцветия расположены почти по всей длине стебля, выходят из пазух листьев или супротивны листьям. Все листья перисторассеченные. Цветоножки очень короткие (даже при плодах не более 3 мм дл.). Стручочки со вздутыми створками, на поверхности сетчатыми или морщинистыми *Coronopus* Zinn
- + Растения с довольно крепким прямостоячим стеблем. Соцветия верхушечные (расположены на верхушке главного стебля и боковых ветвей). Цветоножки нередко более длинные. Плоды иного строения 20
20. Все листья перисторассеченные. Растения полностью голые. Плод – стручок 12–20 мм дл. и 0,75 мм шир. *Cardamine parviflora* L.
- + Верхние листья цельные. Растения с простыми волосками (хотя бы на оси соцветия). Плод – стручок 2–3,5 мм дл. и 1,5–3 мм шир.; стручочки сильно сжатые перпендикулярно перегородке, их створки ладьевидные *Lepidium* L. (*L. apetalum* Willd., *L. densiflorum* Schrad., *L. ruderale* L.)
21. Растения с безлистным стеблем обычно не более 10 см выс. (все листья собраны в прикорневую розетку). Лепестки глубокодвураздельные *Erophila verna* (L.) Besser
- + Обычно более крупные растения с облиственным стеблем. Лепестки цельные..... 22
22. Стеблевые листья к основанию суженные 23
- + Стеблевые листья со стреловидным основанием или стеблеобъемлющие 27
23. Растение во время цветения с розеткой из 5–15 прикорневых листьев, обычно сохраняющейся и к началу плодоношения; стеблевые листья мелкие, немногочисленные (3–8), расставленные по длине стебля. Плод – стручок 8–18 мм дл. *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh.
- + Растение во время цветения обычно без выраженной розетки прикорневых листьев (иногда имеются 3–5 розеточных листьев, отмирающих в начале плодоношения); стеблевые листья нередко более многочисленные. Плод – стручок не более 5 мм дл. 24
24. Листья и стебли обычно без простых волосков. Стручочки б. м. плоские, раскрывающиеся 2 створками, по длине вдвое или более короче плодоножек 25
- + В опушении листьев и стеблей обычно имеются простые волоски (хотя бы как примесь к ветвистым). Стручочки орешковидные, нераскрывающиеся, на очень коротких плодоножках (в 2 или более раз короче плода) 26
25. Стебли и листья практически голые. Растение обычно более 30 см выс., с крупными листьями обычно более 1 см шир. Соцветие щитковидно-метельчатое, лепестки 2–3 мм дл., белые. Стручочки сжатые перпендикулярно перегородке *Lepidium latifolium* L.*

² Здесь и далее подразумевается, что соотношение между длиной плода и длиной плодоножки не превышает 1:1.5 в обе стороны.

- + Стебли и листья покрыты мелкими ветвистыми волосками. Растение обычно не более 30 см выс., с линейно-ланцетными листьями обычно не более 0,5 см шир. Соцветие кистевидное, лепестки 3,5–4 мм дл., белые или темно-фиолетовые. Стручочки сжатые параллельно перегородке *Lobularia maritima* (L.) Desv.*
26. Стебель обычно растопыренно-ветвистый от основания. Листья продолговатые или продолговато-ланцетные. Стручочки четырехгранно-яйцевидные, бугорчато-морщинистые, густо покрытые ветвистыми волосками, на верхушке с коническим шиловидным столбиком 1,5–2 мм дл., обычно отогнутым в сторону или вниз *Euclidium syriacum* (L.) W.T. Aiton
- + Стебель обычно от середины или выше ветвистый, иногда – простой. Листья линейно-ланцетные или линейные; самые нижние могут быть перистораздельными. Стручочки шаровидные, пузырчато-бугорчатые, с цилиндрическим легко отпадающим столбиком 2–3 мм дл. *Litwinowia tenuissima* (Pall.) Woronow ex Pavlov
27. Стебли почти по всей длине покрыты простыми жестковатыми отстоящими волосками. Плод – стручок обычно более 3 см дл., на сильно отогнутых от оси соцветия или повислых плодоножках *Arabis pendula* L.
- + Стебли голые или покрытые ветвистыми (реже – короткими и мягкими простыми) волосками; жесткие простые волоски могут быть в качестве примеси к ветвистым в нижней части стебля. Плод – стручок менее 1 см дл., на вверх направленных плодоножках 28
28. Многолетние растения с щитковидным соцветием. Стручочки на верхушке со столбиком обычно более 1 мм дл. ... *Cardaria* Desv.*
- + Однолетние или двулетние растения с кистевидным соцветием. Стручочки на верхушке с малозаметным столбиком менее 1 мм дл. либо постепенно суженные в носик 29
29. Лепестки неравные между собой. Плод – односемянный не вскрывающийся орешковидный стручок менее 5 мм дл. *Calepina irregularis* (Asso) Thell.
- + Лепестки равные между собой. Плод – многосемянный вскрывающийся стручок обычно более 5 мм дл., сжатый перпендикулярно перегородке 30
30. Растения мягкопушистые от очень густых отстоящих волосков (включая цветоножки), очень редко почти голые. Створки стручка шероховатые, в каждом гнезде по одному семени *Lepidium campestre* (L.) R. Br.
- + Растения рассеянно опушенные или голые. Цветоножки голые, реже с единичными волосками. Створки стручка гладкие, гнезда многосемянные 31
31. Плоды обратнотреугольные, бескрылые, на верхушке усеченные или с широкой выемкой (обычно не более 1 мм глубиной). Лепестки 1,5–3,5 мм дл., белые или палевые. Растения обычно рассеянно опушенные (по крайней мере в нижней части), реже голые, зеленые или серовато-зеленые *Capsella* Medik.
- + Плоды округло-эллиптические или почти округлые, с крыловидной каймой, на верхушке с узкой выемкой обычно более 1 мм глубиной. Лепестки 2,5–4,5(5) мм дл., всегда белые. Растения голые, зеленые или с сизым оттенком *Thlaspi* L.*
- 32(2). Лепестки розовые или сиреневые 33
- + Лепестки желтые или белые 34
33. Растения практически голые (опушение из простых волосков может быть только на чашелистиках и иногда по краю листьев) с одно- или двусемянными (реже – трехсемянными) нераскрывающимися стручками около 1 см дл. и 3–4 мм шир. Плодоножки тонкие, б. м. равны по длине плодам, сильно отогнуты от оси соцветия (донизу отклоненных) *Goldbachia* DC.
- + Растения, покрытые железистыми волосками. Плоды – разламывающиеся на односемянные членики стручки 1,5–3 см дл., более чем в 2 раза длиннее довольно толстых плодоножек; на верхушке с длинным (1–2 см дл.) заостренным носиком *Chorispora tenella* (Pall.) DC.
34. Стеблевые листья цельные, по крайней мере некоторые со стреловидным основанием или стеблеобъемлющие 35
- + Стеблевые листья от лопастных до рассеченных различным образом, если же цельные – то с суженным основанием 39
35. Растения, опушенные мелкими ветвистыми волосками (иногда очень скудно), нередко с примесью простых волосков. Стручочки грушевидные, в 2 и более раз короче отстоящих от оси соцветия плодоножек *Camelina* Crantz (*C. alyssum* (Mill.) Thell., *C. pilosa* (DC.) N.W. Zinger, *C. rumelica* Velen.)
- + Растения голые или покрытые простыми волосками (иногда с примесью мелких ветвистых волосков, но тогда плоды – длинные стручки, прижатые к оси соцветия). Форма плодов иная (не грушевидная), их длина превышает плодоножки или б. м. равна им 36
36. Нижние листья очень крупные (обычно не менее 20 см дл. и 5 см шир.). Лепестки белые. Стручки вальковатые, обычно не более 3 см дл., по длине б. м. равные плодоножкам *Armoracia sisymbrioides* (DC.) Cajander
- + Листья обычно менее крупные (если же очень крупные, то лепестки желтые). Стручки обычно более 3 см дл., существенно длиннее плодоножек 37
37. Стебель в самой нижней части вместе с розеточными и нижними стеблевыми листьями довольно густо покрыт мелкими ветвистыми волосками, выше вместе с листьями голый. Лепестки продолговато-клиновидные, 5–8 мм дл. и 1–1,5 мм шир., светло-желтые или почти белые. Стручки не более 1,5 мм шир., прижатые к оси соцветия *Turritis glabra* L.

- + Растения голые или рассеянно опушенные простыми волосками. Лепестки более длинные и широкие, дифференцированные на ноготок и отгиб, желтые или, реже, бледно-желтые. Стручки обычно более широкие, отстоящие от оси соцветия 38
- 38. Розеточные и самые нижние стеблевые листья лировидно-перисторассеченные, б. м. зубчатые, остальные – цельные, б. м. цельнокрайние, с расширенным и б. м. стеблеобъемлющим основанием. Лепестки золотисто- или матово-желтые. Стручки б. м. цилиндрические, с относительно слабо заметной средней жилкой, на верхушке с носиком, составляющим не менее 1/6 длины плода *Brassica* L. (*B. campestris*, *B. napus*)
- + Все листья цельные, цельнокрайние. Лепестки очень бледно-желтые, реже лимонно-желтые. Стручки четырехгранные, каждая створка с 1 или 3 резко выдающимися жилками, на верхушке с коротким носиком или столбиком, составляющим менее 1/10 длины плода *Conringia* Heist. ex Fabr.
- 39. Лепестки глубокодвураздельные, белые. Стручочки коротковолосистые, эллипсоидальные или продолговатые, 6–9 мм дл., 4–4,5 мм шир., выпуклые, на верхушке с тонким столбиком 2–3 мм дл. *Berteroa incana* (L.) DC.
- + Лепестки цельные, желтые или белые. Плоды с другими признаками 40
- 40. В опушении растения имеются железистые волоски или бугорчатые (бородавчатые) железки (но могут быть также простые и ветвистые волоски) 41
- + Опушение из простых или ветвистых волосков (железистые или бугорчатые отсутствуют), либо растения голые 42
- 41. Стебель в нижней части покрыт простыми отклоненными вниз волосками, выше – преимущественно желтоватыми и (или) черноватыми железками на короткой ножке; такие же железки обычно имеются и на листьях (кроме того, листья покрыты мелкими ветвистыми волосками). Довольно крупные (обычно более 40 см выс.) многолетние растения с раскидисто-метельчатым соцветием. Чашелистики у раскрытых цветков б. м. горизонтально распростерты (отстоящие от лепестков). Плоды – нераскрывающиеся (орешковидные) стручочки 6–8 мм дл., в 2 или более раз короче плодоножек *Bunias orientalis* L.*
- + Стебель и листья густо покрыты мелкими железистыми волосками, обычно с примесью простых. Относительно небольшие (обычно менее 40 см выс.) однолетние растения с кистевидными соцветиями. Чашелистики у раскрытых цветков вертикально направленные (прилегающие к лепесткам). Плоды – разламывающиеся на односемянные членики стручки более 1 см дл., в 2 или более раз длиннее плодоножек *Chorispora* R. Br. ex DC.
- 42. Нижние листья очень крупные (обычно не менее 20 см дл. и 5 см шир.). Растения голые. Лепестки белые, не более 12 мм дл. Плод – б. м. шаровидный или вальковатый стручочек *Armoracia* G. Gaertn., V. Mey. & Scherb.
- + Листья обычно менее крупные. Растения б. м. опушенные, реже голые. Лепестки желтые, реже белые, но тогда очень крупные (более 15 мм дл.), с темными жилками. Плод – стручок или нераскрывающийся стручочек 43
- 43. Плоды обычно прижатые к оси соцветия, двучленные, состоящие из цилиндрического 1–3-семянного нижнего членика и шаровидного 1-семянного верхнего членика, с заметным столбиком на верхушке; плодоножки толстые, менее 1 см дл., равны или немного короче плода. Жестковолосистые многолетники с растопыренно-ветвистыми стеблями, либо однолетние растения с шершавыми стеблями и листьями *Rapistrum* Crantz
- + Плоды иного строения, обычно отстоящие от оси соцветия (реже прижатые). Растения однолетние, голые или опушенные, если же многолетние, то голые, либо опушены преимущественно в нижней части мелкими мягкими или рассеянными, вниз обращенными волосками 44
- 44. Стручки волнисто-бугорчатые, со столбиком около 1,5 мм дл., при основании снабженные особой плодоножкой (гинофором) 2–3 мм дл. Растение практически голое, обычно от середины раскидисто-ветвистое, с сильно отклоненными боковыми побегами. Розеточные листья (обычно сохраняются у цветущих растений) цельные *Erucastrium armoracioides* (Czern. ex Turcz.) Cruchet
- + Стручки чаще не бугорчатые, без гинофора (реже с гинофором 1–2 мм дл., но тогда на верхушке с носиком 1,5–3 мм дл.). Растения опушенные или голые. Розеточные листья (если имеются) б. м. лопастные или рассеченные в различной степени 45
- 45. Листья цельные, ланцетные или линейные, цельнокрайние или б. м. зубчатые. Стебли гранисто-ребристые (на всем протяжении или хотя бы на некоторых участках). Растения покрыты 2–4-раздельными прижатыми волосками (включая стручки) *Erysimum* L.
- + Листья (по крайней мере самые нижние) б. м. лопастные или рассеченные. Стебли обычно без выраженных граней и ребер (если гранисто-ребристые, то стеблевые листья стеблеобъемлющие или с ушками при основании). Растения иначе опушенные или голые 46
- 46. Стручки на верхушке с малозаметным столбиком обычно не более 1 мм дл. *Sisymbrium* L. (*S. altissimum*, *S. loeselii**, *S. orientale**, *S. polymorphum*, *S. volgense*)
- + Стручки на верхушке со столбиком или носиком обычно не менее 1,5 мм дл. 47
- 47. Лепестки светло-желтые или белые, с темными жилками, более 15 мм дл. Чашелистики 8–10 мм дл., у раскрытых цветков прилегающие к лепесткам 48
- + Лепестки желтые, менее 15 мм дл. Чашелистики менее 8 мм дл. 49
- 48. Стручки при созревании раскрывающиеся створками, на верхушке с четырехгранным или б. м. сплюснутым носиком *Eruca sativa* Mill.

- + Стручки разделены поперечными перетяжками на 5–8 члеников, распадающихся при созревании; на верхушке с округлым в сечении носиком или столбиком *Raphanus raphanistrum* L.
- 49. Стручки на верхушке с четырехгранным или б. м. сплюснутым носиком 50
- + Стручки на верхушке с округлым в сечении носиком или столбиком 51
- 50. Растение по крайней мере в начале цветения с хорошо выраженной розеткой из 5–10 лировидно-перистых прикорневых листьев. Чашелистики у раскрытых цветков вертикально направленные (прилегающие к лепесткам). Лепестки 5–8 мм дл. Плоды обычно не более 1 см дл. и 2 мм шир., прижатые к оси соцветия *Hirschfeldia incana* (L.) Lagr.-Foss.*
- + Растения без выраженной розетки прикорневых листьев. Чашелистики у раскрытых цветков б. м. горизонтально распростерты (отстоящие от лепестков). Лепестки 8–13 мм дл. Плоды более крупные, обычно отстоящие от оси соцветия *Sinapis* L.*
- 51. Растения б. м. покрыты мелкими прижатыми или изогнутыми волосками. Нижние цветки в соцветии расположены в пазухах уменьшенных верхних стеблевых листьев. Лепестки бледно-желтые, 4–8 мм дл. *Erucastrum gallicum* (Willd.) O.E. Schulz
- + Растения голые или покрыты б. м. прямыми волосками. Все цветки в соцветии (включая самые нижние) не имеют уменьшенных листьев в основании 52
- 52. Розеточные и нижние стеблевые листья лировидные (с крупной широкояйцевидной или почти округлой цельнокрайней или неявно зубчатой конечной долей и 2–4 парами более мелких боковых); стеблевые листья при основании с ушками или б. м. стеблеобъемлющие. Чашелистики у раскрытых цветков плотно прилегающие к лепесткам; лепестки золотисто-желтые, 5–7 мм дл. *Barbarea vulgaris* W.T. Aiton
- + Листья от цельных до крупнозубчатых или перистораздельных, с продолговатыми или ланцетными долями; если имеется крупная конечная доля, то она отчетливо зубчатая по краю; стеблевые листья к основанию суженные, без ушек. Чашелистики у раскрытых цветков обычно неплотно прилегающие к лепесткам или б. м. отклоненные; лепестки желтые или светло-желтые, обычно более 7 мм дл. 53
- 53. Нижние (а нередко и все) стеблевые листья от выемчато-зубчатых до перистораздельных или рассеченных на б. м. заостренные ланцетные доли. Лепестки после отцветания приобретают лилово-коричневую окраску. Стручки относительно тонкие (до 2,5 мм шир.), с носиком обычно не более 3 мм дл., по длине б. м. равны плодоножкам или короче их (реже длиннее их до 1,5 раз). Семена в каждом гнезде стручка расположены в 2 ряда *Diplotaxis* DC.*
- + Нижние стеблевые листья с крупной продолговатой или широкояйцевидной зубчатой по краю долей, верхние (иногда также средние) обычно цельные. Лепестки после отцветания сохраняют желтую окраску. Стручки нередко более 2,5 мм шир., с носиком обычно более 3 мм дл., в 2 или более раз длиннее плодоножек. Семена в каждом гнезде стручка расположены в один ряд *Brassica* L. (*B. juncea* (L.) Czern., *B. nigra* (L.) W.D.J. Koch*)

**Ключи для определения видов отдельных родов крестоцветных,
в которых есть регулируемые странами-импортерами виды**

***Armoracia* G. Gaertn., B. Mey. & Scherb.**

- 1. Листья зеленые, верхние стеблевые в основании не расширены, округлые или клиновидные. Лепестки 5–8 мм дл. Плоды продолговато-овальные или почти шаровидные, 4–6 мм дл., в 2 или более раз короче плодоножек *Armoracia rusticana* G. Gaertn., B. Mey. et Scherb.*
- + Листья сизые, верхние стеблевые в основании расширены, сердцевидные или стеблеобъемлющие. Лепестки 9–12 мм дл. Плоды продолговатые или вальковатые, 12–20(30) мм дл., по длине б. м. равные плодоножкам *Armoracia sisymbrioides* (DC.) Cajander

***Brassica* L.**

- 1. Стеблевые листья цельные или (обычно самые нижние) лопастные, со стеблеобъемлющим основанием 2
- + Стеблевые листья от цельных до лопастных и перисторассеченных, с суженным основанием 3
- 2. Нижние листья зеленые, опушенные редкими простыми волосками; стеблевые полностью охватывают стебель, слегка опушенные или голые. Раскрывшиеся цветки превышают бутоны, возвышаясь над ними. Носик составляет 1/2–1/3 длины створки стручка *Brassica campestris* L.
- + Нижние листья сизые, голые, реже слабо опушенные; стеблевые – полустеблеобъемлющие, обычно голые. Раскрывшиеся цветки не превышают бутоны. Носик составляет 1/4–1/6 длины створки стручка *Brassica napus* L.
- 3. Стручки обычно прижаты к оси соцветия, менее 2,5 см дл., б. м. четырехгранные и бугорчатые от проступающих семян, на верхушке с носиком не более 5 мм дл. Растение с голым или внизу с рассеянными щетинками стеблем, в пазухах ветвей обычно имеется красно-фиолетовое (антоциановое) пятно; лепестки светло-желтые (палевые), около 10 мм дл. *Brassica nigra* (L.) W.D.J. Koch*

- + Стручки отстоящие от оси соцветия, 2,5–4 см дл., цилиндрические или немного сплюснутые, на верхушке с носиком более 5 мм дл. Растение с голым ветвистым стеблем; лепестки золотисто-желтые, 6–9 мм дл. *Brassica juncea* (L.) Czern.

***Capsella* Medik.**

1. Лепестки 2–3 мм дл., заметно длиннее чашелистиков, ярко-белые. Стручки 4–9 мм шир., на верхушке без выемки или с выемкой до 0,5 мм, столбик у зрелых стручков, как правило, превышает выемку. Листья (особенно у живых растений) ярко-зеленые; стеблевые (по крайней мере часть) обычно дугообразно отогнуты. Растения чаще слабоопушенные или голые *Capsella bursa-pastoris* (L.) Medik.*
- + Лепестки 1,5–2 мм дл., белые, лишь незначительно превышают зеленоватые или бледно-желтые чашелистики (поэтому цветки кажутся зеленоватыми или желтоватыми). Стручки 4–5 мм шир., с выемчатой верхушкой; выемка 0,7–1,2 мм дл., столбик не превышает выемку. Листья (по крайней мере у живых растений) бледно-зеленые (почти салатного цвета) или серовато-зеленые; стеблевые прямые (косо вверх направленные). Растения обычно довольно густо опушены отстоящими простыми волосками *Capsella orientalis* Klokov

***Cardaria* Desv.**

1. Стеблевые листья 0,5–2(4) см шир., продолговато-яйцевидные или (верхние) яйцевидно-ланцетные, все сидячие. Стручки голые, сердцевидные, несколько вздутые, на верхушке суженные, 2,5–3,5 мм дл., 3,5–4,5 мм шир.; столбик тонкий, 1,5–1,8 мм дл. *Cardaria draba* (L.) Desv.*
- + Стеблевые листья 3–15 мм шир., продолговатые или ланцетные, прикорневые и нижние стеблевые сужены в длинный черешок. Стручки густоволосистые, широкоовальные или почти шаровидные, 4–5 мм дл., 3–3,5 мм шир., вздутые, почти не сплюснутые, 2-гнездные; столбик 0,8–1,5 мм дл. *Cardaria pubescens* (C.A. Mey.) Jarm.*

***Conringia* Heist. ex Fabr.**

1. Лепестки лимонно-желтые. Створки стручков с 3 хорошо заметными жилками; растение Кавказа *Conringia austriaca* (Jacq.) Sweet
- + Лепестки молочно-белые или светло-желтые. Створки стручков с 1 выдающейся жилкой *Conringia orientalis* (L.) Dumort.*

***Coronopus* Zinn**

1. Стебель голый или рассеянно покрыт короткими простыми волосками. Лепестки менее 1 мм дл. (короче чашелистиков), желтоватые или беловатые, или отсутствуют. Тычинок 2, реже 4. Стручки менее 2 мм дл., из 2 полушаровидных створок с сетчатой поверхностью, на верхушке с выемкой, без заметного столбика, на относительно длинных (б. м. равных по длине плодам или длиннее их) сильно отогнутых плодоножках *Coronopus didymus* (L.) Sm.*
- + Стебель голый. Лепестки 1–2 мм дл., длиннее чашелистиков, белые. Тычинок 6. Стручки более 2 мм дл., почковидные или яйцевидно-сердцевидные, с грубо морщинистой поверхностью, на верхушке без выемки, с заметным столбиком, на очень коротких (существенно короче плодов) косо вверх направленных плодоножках *Coronopus squamatus* (Forssk.) Asch.

***Diploaxis* DC.**

1. Стеблевые листья всегда имеются, обычно б. м. глубоко рассеченные; листовые пластинки голые. Чашелистики 4–6,5 мм дл., лепестки 7–13 мм дл., с ноготком до 3 мм дл. и широко-обратнояйцевидным отгибом. Цветоножки 1–3 см дл., при плодах 2–4 см дл. Плоды при основании с гинофором (карпофором) 1–2 мм дл. *Diploaxis tenuifolia* (L.) DC.*
- + Стеблевые листья отсутствуют или немногочисленные, обычно цельные; листовые пластинки обычно скудно волосистые по черешкам и жилкам. Чашелистики 3–4,5 мм дл., лепестки 6–8 мм дл., клиновидные, без четкой границы между ноготком и отгибом. Цветоножки 4–10 мм дл., при плодах до 2,5 см дл. Плоды с малозаметным гинофором обычно не более 0,5 мм дл. *Diploaxis muralis* (L.) DC.*

***Neslia* Desv.**

1. Стручок сплюснуто-шаровидный (ширина больше длины), 2–2,5 мм дл., на поверхности с одним круговым ребром; плодовой рубчик и основание столбика выдаются слабо на поверхности плода. Чашелистики 1,5–1,7 мм дл., опушенные. Растение опушенное (преимущественно в нижней части) мелкими жесткими раздвоенными или трехраздельными волосками, иногда у основания стебля в опушении присутствуют в небольшом количестве простые волоски *Neslia paniculata* (L.) Desv.*
- + Стручок шаровидный (ширина равна длине), 2,5–3 мм дл., на поверхности с двумя перекрещивающимися круговыми ребрами, из которых второе более тонкое; плодовой рубчик и основание столбика ясно выдвинуты над поверхностью плода. Чашелистики 1–1,5(2) мм дл., голые или с редкими б. м. курчавыми волосками. Растение, опу-

шенное (особенно в нижней части) длинными щетиновидными простыми и ветвистыми волосками
 *Neslia apiculata* Fisch., C.A. Mey. et Avé-Lall.

Rorippa Scop.

1. Стеблевые листья цельные, с сердцевидно-стеблеобъемлющим основанием. Плоды – б. м. шаровидные стручочки 2–3 мм диам., на верхушке с мясистым столбиком 1–1,5(2) мм дл., на тонких цветоножках, в 2 и более раз превышающих длину плодов *Rorippa austriaca* (Crantz) Besser*
- + Стеблевые листья б. м. перисторассеченные или лировидные, с ушками при основании. Плоды – вальковатые стручочки или б. м. линейные стручки, обычно более 3 мм дл., на верхушке со столбиком не более 1 мм дл., на цветоножках б. м. равных по длине плодам 2
2. Лепестки по длине б. м. равны чашелистикам, 1,5–2(4) мм дл., светло-желтые; плоды продолговатые, слегка изогнутые и вальковатые, на обоих концах тупые или закругленные, иногда почти шаровидные, 3–8(10) мм дл. и 2–3 мм шир., на верхушке с коротким (ок. 0,5 мм) столбиком *Rorippa palustris* (L.) Besser*
- + Лепестки вдвое длиннее чашелистиков, 4–5(6) мм дл., ярко-желтые; плоды линейные, 7–10(20) мм дл. и 1–1,5 мм шир., на верхушке с тонким столбиком ок. 0,75 мм дл. *Rorippa sylvestris* (L.) Besser*

Sinapis L.

1. Листья цельные, яйцевидные или продолговато-яйцевидные, неровно островатозубчатые, нижние при основании с ушками, почти лировидные. Стебель обычно покрыт б. м. горизонтально оттопыренными короткими жесткими волосками, в пазухах ветвей часто имеются антоциановые пятна. Стручки почти прижатые или косо вверх стоящие, цилиндрические, с тремя выдающимися жилками на створках, негусто покрытые короткими жесткими волосками либо голые, 3–7 см дл. (с носиком), 2,5–3,5 мм шир.; носик четырехгранный, 8–17 мм дл., обычно содержит 1 семя *Sinapis arvensis* L.*
- + Листья перисторассеченные или рассеченные на узкие доли. Стебель весь опушен жесткими, загнутыми вниз щетинистыми волосками (очень редко – почти голый). Стручки сильно отклоненные, цилиндрические, укороченные, с 5 выдающимися жилками на створках, вместе с носиком 18–40 мм дл., 3–5 мм шир.; носик бессемянный или с 1–2 семенами, плоско сжатый, обоюдоострый, саблевидно изогнутый, голый или при основании довольно густо-волосистый, составляет 1/2 или чуть больше длины стручка 2
2. Листья перисторассеченные, доли их неравномерно крупнозубчатые, боковые в числе 2–3 пар, почти яйцевидные; конечная значительно крупнее их, обычно сливающаяся с верхними боковыми долями. Створки стручков довольно густо покрыты длинными и жесткими отстоящими волосками *Sinapis alba* L.*
- + Листья обычно дважды рассеченные на более узкие доли. Створки стручков голые..... *Sinapis dissecta* Lag.*

Sisymbrium L.

1. Лепестки 3–4 мм дл. 2
- + Лепестки обычно более 5 мм дл. 3
2. Цветочные кисти узкие, почти колосовидные, цветки желтые. Верхние стеблевые листья копьевидные или почти стреловидные; растение все опушено мелкими густыми и более длинными жестковатыми волосками. Стручки шиловидные, к верхушке постепенно суживающиеся, 1–1,5 см дл., густо мелко опушенные, вместе с короткими (1,5–2 мм дл.) и равными им по толщине плодоножками прижатые к оси соцветия; столбик узко-конический, тонкий, 2–3 мм дл. *Sisymbrium officinale* (L.) Scop.
- + Цветочные кисти в начале цветения очень короткие, почти щитковидные, затем удлиняющиеся, цветки бледно-желтые (желтоватые). Верхние стеблевые листья перистораздельные, с узкими, почти линейными долями; растение опушено рассеянными мелкими волосками, лучше заметными в верхней части, или почти голое. Стручки б. м. цилиндрические, голые, более 3 см дл., на более длинных плодоножках, отстоящие от оси соцветия; столбик малозаметный *Sisymbrium irio* L.*
3. Лепестки бледно-желтые, при отцветании нередко почти белые. Стручки более 5 см дл., на утолщенных плодоножках 4–10 мм дл., примерно равных по толщине стручкам 4
- + Лепестки желтые, при отцветании обычно не становящиеся белыми. Стручки менее 5 см дл., на сравнительно тонких плодоножках, иногда лишь кверху утолщенных 5
4. Стеблевые листья перисторассеченные, средние с длинными узкими линейными долями; верхние – с узколинейными, почти нитевидными долями. Растения внизу покрыты жесткими простыми волосками, вверху голые или почти голые; чашелистики голые, плоды обычно голые, реже рассеянно покрыты длинными волосками *Sisymbrium altissimum* L.
- + Стеблевые листья перистораздельные, с узколанцетными боковыми лопастями и удлиненной верхушечной; верхние – линейные, стреловидные, с 1–2 узкими, линейными долями при основании. Растения снизу доверху (включая чашелистики и плоды) густо покрыты короткими простыми волосками *Sisymbrium orientale* L.*
5. Однолетние или двулетние растения, опушенные относительно длинными жестковатыми простыми отстоящими или вниз отклоненными волосками. Стручки довольно сильно отстоящие от оси соцветия, на относительно длинных тонких плодоножках (обычно не более чем вдвое короче плодов) *Sisymbrium loeselii* L.*

- + Многолетние растения, голые или в нижней части опушенные короткими волосками. Стручки на косо вверх направленных коротких плодоножках (обычно короче плодов в 3 раза или более) 6
6. Нижние и средние листья лировидно-перистолопастные или перистораздельные, обычно не менее 2 см шир., верхние – продолговатые, б. м. зубчатые; зубцы верхушечных долей прикорневых и средних стеблевых листьев, а также зубчики верхних стеблевых листьев оканчиваются мозолистым утолщением *Sisymbrium volgense* M. Bieb. ex E. Fourn.
- + Стеблевые листья цельные, линейные или перистораздельные, обычно не более 1,5 см шир., верхние узколинейные или почти нитевидные, цельнокрайние *Sisymbrium polymorphum* (Murray) Roth

Thlaspi L.

1. Зеленое растение 25–80 см выс. Стеблевые листья туповато-зубчатые, при основании стреловидные. Стручочки округло-эллиптические или почти округлые, 12–15 мм дл., 9–13 мм шир., с крыловидной каймой 2–3 мм шир. *Thlaspi arvense* L.*
- + Сизовато-зеленое растение обычно не более 30 см выс. Стеблевые листья цельнокрайние или неясно зубчатые, при основании глубокосердцевидные и б. м. стеблеобъемлющие. Стручочки обратнoсердцевидные, 5–6 мм дл. и почти такой же шир., с более узкой каймой, достигающей на верхушке 1,5 мм шир. *Thlaspi perfoliatum* L.*

References / Литература

- Afonin A.N., Greene S.L., Dzyubenko N.I., Frolov A.N. (eds). Interactive Agricultural Ecological Atlas of Russia and Neighboring Countries. Economic Plants and their Diseases, Pests and Weeds [Online]. 2008. [in Russian] (Агроэкологический атлас России и сопредельных стран: экономически значимые растения, их вредители, болезни и сорные растения / под ред. А.Н. Афонаина, С.Л. Грин, Н.И. Дзюбенко, А.Н. Фролова. [Интернет-версия 2.0]. 2008). URL: <http://www.agroatlas.ru> [дата обращения: 01.11.2022].
- Bagríkova N.A. Composition, taxonomic and geographical structure of weedy component of agrophytocoenosis of the Crimea. *Works of the State Nikita Botanical Gardens*. 2012;134:260-299. [in Russian] (Багрикова Н.А. Состав, таксономическая и географическая структура сорного компонента агрофитоценозов Крыма. *Сборник научных трудов Государственного Никитского ботанического сада*. 2012;134:260-299).
- Baranova O.G., Tretyakova A.S., Luneva N.N., Zverev A.A., Kondratkov P.V., Terekhina T.A. et al. Interregional features in the taxonomic composition of the Russian segetal floras. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2022;183(1):174-187. [in Russian] (Баранова О.Г., Третьякова А.С., Лулева Н.Н., Зверев А.А., Кондратков П.В., Терехина Т.А. и др. Межрегиональные особенности таксономического состава сеgetальных флор. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2022;183(1):174-187). DOI: 10.30901/2227-8834-2022-1-174-187
- Berkutenko A.N. Fam. Brassicaceae (Sem. Kapustovye – Brassicaceae). In: *Vascular Plants of the Soviet Far East. Vol. 3 (Sosudistyje rasteniya sovetskogo Dalnego Vostoka. T. 3)*. Leningrad: Nauka; 1988. p.38-115. [in Russian] (Беркутенко А.Н. Сем. Капустовые – Brassicaceae. В кн.: *Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Т. 3*. Ленинград: Наука; 1988. С.38-115).
- Busch N.I., Tolmachev A.I., Vasilchenko I.T., Sinskaja E.N. Cruciferae (Krestotsvetnye – Cruciferae). In: *Flora of the USSR. Vol. 8 (Flora SSSR. T. 8)*. Moscow; Leningrad; 1939. p.28-606. [in Russian] (Буш Н.А., Толмачев А.И., Васильченко И.Т., Синская Е.Н. Крестоцветные – Cruciferae. В кн.: *Флора СССР. Т. 8*. Москва; Ленинград; 1939. С.28-606).
- Cherepanov S.K. Vascular plants of Russia and adjacent states (within the former USSR boundaries) (Sosudistyje rasteniya Rossii i sopredelnykh gosudarstv [v predelakh byvshego SSSR]). St. Petersburg: Mir i Semya; 1995. [in Russian] (Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). Санкт-Петербург: Мир и семья; 1995).
- Dorofeyev V.I. Cruciferae V. Juss., nom. altern. (Brassicaceae Burnett). In: P.F. Mayevsky. *Flora of the central belt of the European part of Russia (Flora sredney polosy yevropeyskoy chasti Rossii)*. 10th ed. Moscow: KMK; 2006. p.256-283. [in Russian] (Дорофеев В.И. Cruciferae V. Juss., nom. altern. (Brassicaceae Burnett) – Крестоцветные. В кн.: П.Ф. Маевский. *Флора средней полосы европейской части России. 10-е изд.* Москва: КМК; 2006. С.256-283).
- Dorofeyev V.I. Cruciferae of European Russia. *Turczaninowia*. 2002;5(3):5-114. [in Russian] (Дорофеев В.И. Крестоцветные (Cruciferae Juss.) Европейской России. *Turczaninowia*. 2002;5(3):5-114).
- Dorofeyev V.I. Cruciferae of Russian Caucasus. *Turczaninowia*. 2003;6(3):5-137. [in Russian] (Дорофеев В.И. Крестоцветные (Cruciferae Juss.) Российского Кавказа. *Turczaninowia*. 2003;6(3):5-137).
- Kotov M.I. Brassicaceae (Cruciferae). In: *Flora of the European part of the USSR. Vol. 4 (Flora Yevropeyskoy chasti SSSR. T. 4)*. Leningrad; 1979. p.30-148. [in Russian] (Котов М.И. Сем. Brassicaceae (Cruciferae) – Крестоцветные. В кн.: *Флора Европейской части СССР. Т. 4*. Ленинград: Наука; 1979. С.30-148).
- Krylov P.N. Flora of Western Siberia. Issue 6 (Flora Zapadnoy Sibiri. Вып. 6). Tomsk; 1931. p.1229-1448. [in Russian] (Крылов П.Н. Флора Западной Сибири. Вып. 6. Томск; 1931. С.1229-1448).
- Nikitin V.V. Weedy species in the flora of the USSR (Soranye rasteniya flory SSSR). Leningrad: Nauka; 1983. [in Russian] (Никитин В.В. Сорные растения флоры СССР. Ленинград: Наука; 1983).
- Ovchinnikova S.V., Doronkin V.M., Rybinskaya E.V., Baikov K.S., Nikiforova O.D. Brassicaceae, or Cruciferae family (Semeystvo Brassicaceae, ili Cruciferae – Kapustovye, ili Krestotsvetnye). In: *Flora of Siberia. Vol. 7 (Flora Sibiri. T. 7)*. Novosibirsk: Nauka; 1994. p.43-151. [in Russian] (Овчинникова С.В., Доронкин В.М., Рыбинская Е.В., Байков К.С., Никифорова О.Д. Семейство Brassicaceae, или Cruciferae – Капустовые, или Крестоцветные. В кн.: *Флора Сибири. Т. 7*. Новосибирск: Наука; 1994. С.43-151).
- Rosselkhoznadzor. Export/Import: [website]. [in Russian] (Россельхознадзор. Экспорт/импорт: [сайт]).

- URL: <http://www.fsvps.ru/fsvps/importexport> [дата обращения: 20.09.2022].
- Schulz O.E. Cruciferae–Brassicaceae. Pars prima. Subtribus I. Brassicinae et II. Raphaninae. In: A. Engler (ed.). *Das Pflanzenreich. Heft 70 (IV.105)*. Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann; 1919. p.290. [in German]
- Schulz O.E. Cruciferae–Sisymbriaceae. In: A. Engler (ed.). *Das Pflanzenreich. Heft 86 (IV.105)*. Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann; 1924. p.388. [in German]
- Vinogradova Yu.K., Antonova L.A., Darman G.F., Devyatova E.A., Kotenko O.V., Kudryavtseva E.P., Lesik (Aistova) E.V., Marchuk E.A., Nikolin E.G., Prokopenko S.V., Rubtsova T.A., Khoreva M.G., Chernyagina O.A., Chubar E.A., Sheyko V.V., Krestov P.V. Black book of the flora of the Far East: invasive plant species in ecosystems of the Far Eastern Federal District (Chernaya kniga flory Dalnego Vostoka: invazionnye vidy rasteniy v ekosistemakh Dalnevostochnogo Federalnogo Okruga). Moscow: KMK; 2021. [in Russian] (Виноградова Ю.К., Антонова Л.А., Дарман Г.Ф., Девятова Е.А., Котенко О.В., Кудрявцева Е.П., Лесик (Аистова) Е.В., Марчук Е.А., Николин Е.Г., Прокопенко С.В., Рубцова Т.А., Хорева М.Г., Черныгина О.А., Чубарь Е.А., Шейко В.В., Крестов П.В. Черная книга флоры Дальнего Востока: инвазионные виды растений в экосистемах Дальневосточного Федерального Округа. Москва: КМК; 2021).
- Vinogradova Yu.K., Kupriyanov A.N. (eds). Black book of Siberian flora (Chernaya kniga flory Sibiri). Novosibirsk: Geo; 2016. [in Russian] (Черная книга флоры Сибири / под ред. Ю.К. Виноградовой, А.Н. Куприянова. Новосибирск: Гео; 2016). URL: http://kuzbs.ru/images/stories/pdf/izdania/chernaya_kniga_flori_sibiri.pdf [дата обращения: 15.11.2022].
- Vinogradova Yu.K., Mayorov S.R., Khorun L.V., Dgebuadze Yu. Yu., Severova E.E., Shcherbakov A.P., Kuklina A. Black book of the flora of Central Russia. Alien plant species in ecosystems (Chernaya kniga flory Sredney Rossii. Chuzherodnye vidy rasteniy v ekosistemakh). Moscow: GEOS; 2010. [in Russian] (Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В., Дгебуадзе Ю.Ю., Северова Е.Э., Щербачков А.П., Куклина А. Черная книга флоры Средней России. Чужеродные виды растений в экосистемах Средней России. Москва: ГЕОС; 2010).

Информация об авторах

Александр Леонович Эбель, доктор биологических наук, профессор, Национальный исследовательский Томский государственный университет, 634050 Россия, Томск, пр. Ленина, 36, ведущий научный сотрудник, Всероссийский центр карантина растений (ВНИИКР), Томский филиал, 634021 Россия, Томск, пр. Фрунзе, 109А, alex-08@mail2000.ru, <https://orcid.org/0000-0002-7889-4580>

Татьяна Валерьевна Эбель, научный сотрудник, Всероссийский центр карантина растений (ВНИИКР), Томский филиал, 634021 Россия, Томск, пр. Фрунзе, 109А, ebeltanya@yandex.ru, <https://orcid.org/0000-0002-6356-7077>

Светлана Ивановна Михайлова, кандидат биологических наук, доцент, Национальный исследовательский Томский государственный университет, 634050 Россия, Томск, пр. Ленина, 36, старший научный сотрудник, Всероссийский центр карантина растений (ВНИИКР), Томский филиал, 634021 Россия, Томск, пр. Фрунзе, 109А, mikhailova.si@yandex.ru, <https://orcid.org/0000-0003-4595-2032>

Information about the authors

Alexandr L. Ebel, Dr. Sci. (Biology), Professor, National Research Tomsk State University, 36 Lenina Ave., Tomsk 634050, Russia, Leading Researcher, All-Russian Plant Quarantine Center (VNIKR), Tomsk Branch, 109A Frunze Ave., Tomsk 634021, Russia, alex-08@mail2000.ru, <https://orcid.org/0000-0002-7889-4580>

Tatyana V. Ebel, Researcher. All-Russian Plant Quarantine Center (VNIKR), Tomsk Branch, 109A Frunze Ave., Tomsk 634021, Russia, ebeltanya@yandex.ru, <https://orcid.org/0000-0002-6356-7077>

Svetlana I. Mikhailova, Cand. Sci. (Biology), Associate Professor, National Research Tomsk State University, 36 Lenina Ave., Tomsk 634050, Russia, Senior Researcher, All-Russian Plant Quarantine Center (VNIKR), Tomsk Branch, 109A Frunze Ave., Tomsk 634021, Russia, mikhailova.si@yandex.ru, <https://orcid.org/0000-0003-4595-2032>

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

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

Конфликт интересов: авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

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

Статья поступила в редакцию 21.10.2022; одобрена после рецензирования 30.03.2023; принята к публикации 01.06.2023. The article was submitted on 21.10.2022; approved after reviewing on 30.03.2023; accepted for publication on 01.06.2023.

От редакции журнала «Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции»

Представленная А. Л. Эбель, Т. В. Эбель и С. И. Михайловой статья «Идентификация встречающихся в агроценозах Российской Федерации сорняков семейства Капустные (Brassicaceae)» является результатом кропотливого труда по составлению определительного ключа, что всегда составляет один из трудных и ответственных аспектов работы ботаника. В отличие от существующих ключей, базирующихся на определении сорных растений данного семейства в стадии плодоношения, в основу созданного ключа положены необходимые и достаточные материалы для определения сорных растений сем. Brassicaceae до начала плодоношения. Несомненно, что данный ключ заинтересует специалистов по защите растений, так как идентификация сорных растений по совокупности признаков, характеризующих растения на всех этапах его развития, обеспечит достоверный прогноз их присутствия в агрофитоценозах и позволит предусмотреть направленность защитных мероприятий в следующий полевой сезон. Кроме того, использование представленного инструмента в работе с гербарными коллекциями поможет идентифицировать оставшиеся неопределенные образцы крестоцветных растений, собранные в период цветения. Это особенно важно для крупнейшей в стране гербарной коллекции сорных растений, хранящихся в Гербарии ВИР (WIR). Окончательная проверка ключа может быть сделана только в процессе работы с ним. Поэтому редакция журнала просит специалистов в области классической и прикладной ботаники присылать в наш раздел «РЕЦЕНЗИИ И ОТЗЫВЫ» результаты работы с предложенным ключом, свои предложения, замечания, которые, несомненно, будут способствовать усовершенствованию и успешному использованию данного идентификационного инструмента.

ИММУНИТЕТ КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ И ИХ ДИКИХ РОДИЧЕЙ

Научная статья
УДК 632.3:632.9
DOI: 10.30901/2227-8834-2023-2-226-234

Распространение мозаичных вирусов картофеля на видах секции *Petota Dumort.* рода *Solanum L.* в коллекции ВИР

Е. В. Рогозина¹, А. А. Гурина^{1,2}

¹ Федеральное исследовательское учреждение Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, Санкт-Петербург, Россия

² Всероссийский научно-исследовательский институт сельскохозяйственной биотехнологии, Москва, Россия

Автор, ответственный за переписку: Елена Вячеславовна Рогозина, rogozinaelena@gmail.com

Актуальность. Картофель при вегетативном размножении поражается вирусами, и на территории России повсеместно распространены возбудители мозаичных болезней: Y-вирус картофеля (YVK), S-вирус картофеля (SBK) и M-вирус картофеля (MBK). В коллекции ВИР представлено разнообразие всех групп генофонда картофеля, и диагностика мозаичных вирусов у коллекционных образцов в полевом генном банке ВИР является крайне актуальной задачей. Цель работы – оценить распространение XVK, YVK, SBK и MBK в коллекции ВИР, выделить перспективные образцы в качестве исходного материала для селекции картофеля на устойчивость к мозаичным вирусам.

Материал и методы. Оценены 315 образцов, представляющих все группы генофонда: сорта, межвидовые гибриды, образцы диких и культурных видов картофеля. Диагностика методом иммуноферментного анализа (ИФА) проведена на растениях, не имеющих признаков поражения вирусами. Использована отечественная тест-система НПО «БиоТехнологии» и зарубежная Bioreba AG (Швейцария). Статистическую обработку данных выполняли в программе Statistica StatSoft 13.

Результаты. Мозаичные вирусы распространены с разной частотой, в полевой коллекции картофеля доминирует MBK, детектированный у 64% образцов, YVK обнаружен у 41%, XVK – у 24% и SBK – у 18% образцов. Подтверждена связь между происхождением образцов и их пораженностью вирусами. Образцы, не пораженные мозаичными вирусами, – сорта 'Гранд', 'Краса Мещеры', 'Янтарь' и 'Нур-Алем', гибриды 99-1-3, 952-35 и 914-5-2018, образцы диких видов из Северной Америки и образец культурного вида *Solanum goniocalyx* Juz. et Buk. (к-9922).

Ключевые слова: сорт, гибрид, дикие виды, культурные виды, Y-вирус картофеля, S-вирус картофеля, X-вирус картофеля, M-вирус картофеля, иммуноферментный анализ

Благодарности: исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда, проект № 21-76-10050. Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы.

Для цитирования: Рогозина Е.В., Гурина А.А. Распространение мозаичных вирусов картофеля на видах секции *Petota Dumort.* рода *Solanum L.* в коллекции ВИР. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции.* 2023;184(2):226-234. DOI: 10.30901/2227-8834-2023-2-226-234

IMMUNITY OF CULTIVATED PLANTS AND THEIR WILD RELATIVES

Original article

DOI: 10.30901/2227-8834-2023-2-226-234

Distribution of potato mosaic viruses on plants of the *Petota Dumort.* section of *Solanum L.* in the VIR collectionElena V. Rogozina¹, Alyona A. Gurina^{1,2}¹ N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, St. Petersburg, Russia² All-Russia Research Institute of Agricultural Biotechnology Moscow, Russia**Corresponding author:** Elena V. Rogozina, rogozinaelena@gmail.com

Background. Potato due to its vegetative propagation is affected by viruses, among which potato viruses Y (PVY), S (PVS) and M (PVM) are spread across all Russia's territory. The VIR collection presents the diversity of the potato gene pool, including potato cultivars and related tuber-forming species. Diagnostics of viral infections in plants saved for several years by obtaining tuber reproductions is an important part of the work on the conservation and sustainable utilization of the potato gene pool. The purpose of the work was to evaluate the distribution of PVX, PVY, PVS and PVM on plants of potato cultivars and related *Solanum* spp. in the VIR field collection.

Material and methods. Evaluation covered 315 accessions representing all groups of the potato gene pool. Diagnosis by enzyme-linked immunosorbent assay (ELISA) was carried out on plants that did not display symptoms of a virus infection. The Russian test system of RPA "BioTechnologies" and foreign one of Bioreba AG (Switzerland) were used. Statistical data processing was performed by the Statistica StatSoft 13 program.

Results. Mosaic viruses are distributed with different frequencies on potato plants in the field collection: PVM dominates, detected in 64% of potato accessions; PVY is found in 41%, PVX on 24%, and PVS in 18% of accessions. The connection between the botanical and taxonomic origin of potato accessions and their infection with viruses has been confirmed. Among wild species, more than half of accessions, while among cultivated species, only 5% are affected by XBK. PVM, on the contrary, was detected in a significant part (77–91%) of cultivated potato accessions. and much less frequently (16%) in accessions of wild species. Cvs, 'Grand', 'Krasa Meshchery', 'Yantar' and 'Nur-Alem', hybrids 99-1-3, 952-35 and 914-5-2018, accessions of wild species from North America, and cultivated species *Solanum goniocalyx* Juz. et Buk. (k-9922) are not affected by viruses.

Keywords: cultivar, hybrid, wild and cultivated species, potato virus Y, potato virus S, potato virus X, potato virus M, enzyme-linked immunosorbent assay

Acknowledgements: this work was supported by the Russian Science Foundation, Grant No. 21-76-10050. The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work.

For citation: Rogozina E.V., Gurina A.A. Distribution of potato mosaic viruses on plants of the *Petota Dumort.* section of *Solanum L.* in the VIR collection. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding.* 2023;184(2):226-234. DOI: 10.30901/2227-8834-2023-2-226-234

Введение

Картофель (*Solanum tuberosum* L.) в связи с особенностями биологии растения и вегетативным способом размножения в значительной степени поражается болезнями и вредителями. Вирусные болезни представляют одну из главных проблем как для производства товарного картофеля, так и при выращивании семенного материала. В борьбе с вирусами картофеля используют биотехнологические методы получения высококачественного семенного материала и выращивание устойчивых к вирусам сортов. Картофель в естественных условиях поражают 37 вирусов (Loebenstein et al., 2001). Девять вирусов: вирус скручивания листьев картофеля (БСЛК, potato leaf roll virus, PLRV), Y-вирус картофеля (YVK, Potato virus Y, PVY), A-вирус картофеля (ABK, Potato virus A, PVA), V-вирус картофеля (VBK, Potato virus V, PVV), X-вирус картофеля (XBK, Potato virus X, PVX), вирус метельчатости верхушки картофеля (BMBK, Potato mop top virus, PMTV), вирус погремковости табака, «раттл-вирус» (ВПТ, Tobacco rattle virus, TRV); S-вирус картофеля (SBK, Potato virus S, PVS) и M-вирус картофеля (MBK, Potato virus M, PVM) – приводят к значительным потерям урожая на всех территориях, где возделывают картофель (Palukaitis, 2012). Мониторинг возбудителей вирусных болезней картофеля в 11 регионах Российской Федерации выявил повсеместное распространение YVK, SBK и MBK и максимальное разнообразие вирусных инфекций (по шесть вирусов) в образцах из Нижегородской и Ленинградской областей (Malko et al., 2019).

Коллекция генетических ресурсов картофеля ВИР, поддержание и изучение которой осуществляется в полевом геном банке ВИР – на опытных полях и в теплицах научно-производственной базы (НПБ) «Пушкинские и Павловские лаборатории ВИР», представляет разнообразие сортов, селекционных клонов, культурных форм и диких видов секции *Petota Dumort.* рода *Solanum* L. (Nagel et al., 2022). Образцы коллекции картофеля ВИР являются объектом фундаментальных исследований и материалом для разных направлений селекции, в том числе при создании сортов, устойчивых к вирусным заболеваниям. Сохранение и рациональное использование генофонда основано на регулярном фитосанитарном мониторинге коллекционных образцов, вирусологическом обследовании сортов картофеля и родственных видов (Truskinov, 1972; Vavyko, 1987; Truskinov, Frolova, 2002; Truskinov, Sitnikov, 2019; Rogozina et al., 2019). В каталогах ВИР имеется информация об устойчивости небольшого числа образцов культурного тетраплоидного вида *Solanum andigenum* Juz. et Buk. к XBK, YVK и MBK (Kiru, Sdvizhkova, 1999); примитивных культурных и диких видов картофеля к XBK и YVK (Vavyko, 1989, Zoteyeva et al., 2004). Однако опубликованные данные не дают полного представления о вирусостойкости диких и культурных родичей картофеля, нет сведений об устойчивости коллекционных образцов к повсеместно распространенным SBK и MBK. Изученный на протяжении последних десяти лет материал включал в основном селекционные сорта и образцы культурного вида *S. andigenum* (Truskinov, Sitnikov, 2019). В 2017–2019 гг. коллекция ВИР пополнилась новыми отечественными сортами. Оценка устойчивости этих сортов к вирусам необходима для всесторонней характеристики современного сортимента картофеля.

Диагностика вирусной инфекции у растений в условиях высокого естественного инфекционного фона пред-

ставляет первый этап исследования, результаты которого позволяют отобрать для дальнейшего углубленного изучения образцы, свободные от вирусов. В этой связи диагностика XBK, YVK, SBK и MBK у сортового картофеля и образцов родственных видов, сохраняемых в полевом геном банке ВИР, является крайне актуальной задачей.

Цель работы – оценить распространение XBK, YVK, SBK и MBK на растениях сортового картофеля и родственных видов *Solanum* в коллекции ВИР, выделить образцы, перспективные для использования в селекции картофеля на устойчивость к мозаичным вирусам.

Материалы и методы

В 2021–2022 гг. проведена диагностика вирусов картофеля на растениях коллекции сортов, гибридов, примитивных культурных и диких клубнеобразующих видов *Solanum* в полевом геном банке ВИР. Изучены 315 образцов, представляющих все группы генофонда картофеля, – 47 сортов и 49 клонов межвидовых гибридов, 105 образцов 30 диких видов шести серий: *Bulbocastana* (Rydb.) Hawkes, *Pinnatisecta* (Rydb.) Hawkes, *Polyadenia* Buk. ex Correll., *Yungasensa* Corr., *Commersoniana* Buk. и *Tuberosa* (Rydb.) Hawkes (wild species) и 114 образцов четырех культурных видов серии *Tuberosa* (Rydb.) Hawkes (cultivated species) – по классификации Дж. Хокса (Hawkes, 1990) (таблица).

Для исследования отобраны образцы, у которых при выращивании в открытом грунте в течение пяти и более лет симптомы тяжелого поражения вирусными заболеваниями не отмечены. Диагностика вирусов проведена методом иммуноферментного анализа (ИФА, ELISA – Enzyme-linked immunosorbent assay) «сэндвич-вариант» с использованием отечественной тест-системы производства НПО «БиоТехнологии» при Федеральном исследовательском центре картофеля имени А.Г. Лорха (Москва, Коренево) и зарубежной производства Bioreba AG (Швейцария). Каждый образец был представлен тремя – пятью растениями, у которых анализировали объединенную пробу, собирая листья со среднего яруса в стадии «бутонизация – начало цветения» растений. ИФА выполняли в двукратной повторности, результаты оценивали визуально, согласно рекомендациям производителя. Статистическую обработку данных делали в программе Statistica StatSoft 13 (<http://statsoft.ru/products>, 10 февраля 2023 г.).

Результаты

ИФА выявил высокую степень распространения мозаичных вирусов на коллекционных образцах картофеля. По частоте обнаружения в растениях изученной выборки доминировал MBK, детектированный у 64% образцов, YVK обнаружен у 41%, XBK – у 24% и SBK – у 18% образцов. Доля образцов, пораженных мозаичными вирусами, различна у представителей отдельных групп генофонда картофеля (рис. 1). Более половины (56%) образцов диких видов инфицированы XBK, что значительно превышает долю таковых среди культурных видов, сортов и селекционных клонов: 5%, 9% и 16% соответственно. Достоверность различий подтверждается статистически: $\chi^2 = 67,9$, $\chi^2 = 30,4$ и $\chi^2 = 21,6$ соответственно ($p < 0,001$).

Вирус Y обнаружен у 47% сортов и 54% образцов культурных видов, с меньшей частотой – у диких видов и селекционных клонов: 37% и 14% образцов соответственно. Отчетливая дифференциация по поражаемости

Таблица. Дикие и культурные виды секции *Petota Dumort.* рода *Solanum L.*, оцененные на наличие ХБК, УБК, СБК и МБК

Table. Wild and cultivated species of the *Petota Dumort.* section of *Solanum L.* evaluated for the presence of PVX, PVY, PVS and PVM

Группа генофонда картофеля / Group of potato germplasm	Серия / Series	Вид / Species	Изучено образцов / Number of the studied potato accessions
Дикие виды	<i>Bulbocastana</i>	<i>S. bulbocastanum</i> Dun.	1
	<i>Pinnatisecta</i>	<i>S. brachystotrichum</i> (Bitt.) Rydb.	5
		<i>S. cardiophyllum</i> Lindl.	8
		<i>S. ehrenbergii</i> Bitt.	10
		<i>S. jamesii</i> Torr.	9
		<i>S. nayaritense</i> (Bitt.) Rydb.	5
		<i>S. pinnatisectum</i> Dun.	6
		<i>S. × sambucinum</i> Rydb.	1
		<i>S. stenophyllidium</i> Bitt.	4
		<i>S. tarnii</i> Hawkes et Hjerting	1
	<i>Polyadenia</i>	<i>S. polyadenium</i> Greenm.	3
	<i>Yungasensia</i>	<i>S. chacoense</i> Bitter	3
		<i>S. tarijense</i> Hawkes	2
		<i>S. × trigalense</i> Card.	1
		<i>S. yungasense</i> Hawkes	2
	<i>Commersoniana</i>	<i>S. commersonii</i> Dun. ex Poir.	4
	<i>Tuberosa</i>	<i>S. andreanum</i> Baker	1
		<i>S. verrucosum</i> Schlechtd.	2
		<i>S. alandiae</i> Card.	2
		<i>S. berthaultii</i> Hawkes	2
		<i>S. × doddsii</i> Corr.	5
		<i>S. gourlayi</i> Hawkes	4
		<i>S. hoopesii</i> Hawkes et Okada	1
		<i>S. kurtzianum</i> Bitt. et Wittm. ex Engl.	5
		<i>S. microdontum</i> Bitt.	3
		<i>S. okadae</i> Hawkes et Hjerting	2
<i>S. spegazzinii</i> Bitt.		6	
<i>S. famatinae</i> Bitt. et Wittm. (syn. <i>S. spegazzinii</i>)		5	
<i>S. ugentii</i> Hawkes et Okada		1	
<i>S. vernei</i> Bitt. et Wittm. ex Engl.		1	
Культурные виды	<i>Tuberosa</i>	<i>S. ajanhuiri</i> Juz. et Buk.	5
		<i>S. goniocalyx</i> Juz. et Buk.	18
		<i>S. phureja</i> Juz. et Buk.	56
		<i>S. stenotomum</i> Juz. et Buk.	35
Селекционные сорта		<i>S. tuberosum</i> L.	47
Межвидовые гибриды		Нет данных	49

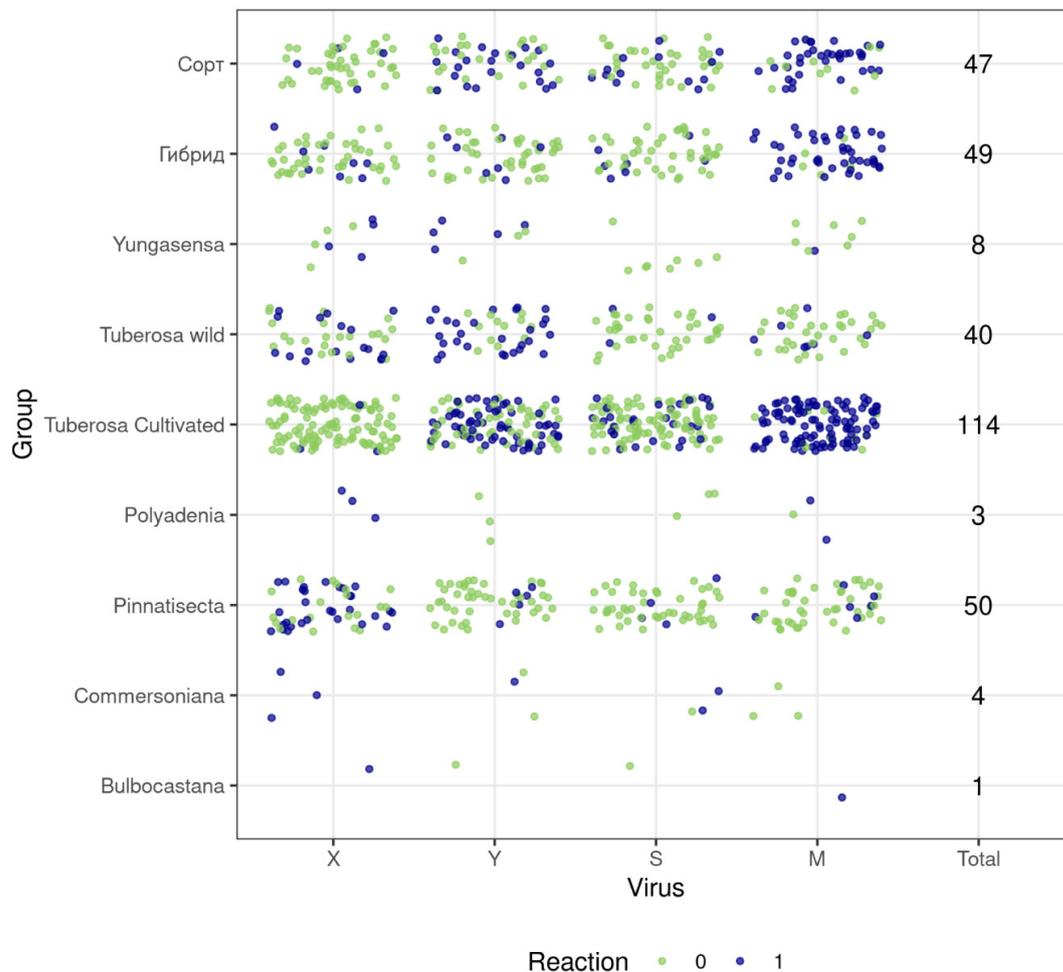


Рис. 1. Поражение мозаичными вирусами представителей разных групп генофонда картофеля:
0 – вирус не обнаружен, 1 – вирус обнаружен

Fig. 1. Mosaic virus infection on different groups of the potato gene pool:
0 – no virus detected, 1 – virus detected

УВК выявлена внутри группы диких видов картофеля. Среди видов североамериканских серий *Polyadenia* и *Pinnatisecta* обнаружено 0–20% образцов, инфицированных УВК, тогда как среди видов южноамериканских серий *Yungasensa*, *Commersoniana* и *Tuberosa* (wild species) – 17–100% образцов. Различия между сериями *Pinnatisecta* и *Tuberosa* по частоте пораженных УВК образцов (10% и 70% соответственно) достоверны: $\chi^2 = 34,4$ ($p < 0,001$).

Вирус S детектирован с наименьшей частотой (9%) среди образцов диких видов картофеля; среди культурных видов картофеля обнаружено 14–28% пораженных образцов. Выявлены отчетливые различия между культурным и диким картофелем по степени поражения М-вирусом (см. рис. 1, рис. 2). Среди культурных видов, сортов и селекционных клонов значительная часть (77–91%) образцов инфицирована МВК, в отличие от небольшой доли (16%) зараженных образцов диких видов картофеля.

Результаты ИФА свидетельствуют о частых случаях смешанной инфекции – поражении двумя и более вирусами (см. рис. 2).

Наиболее часто комплексная инфекция УВК и МВК детектирована у образцов примитивных культурных видов картофеля (см. рис. 2). Поражены УВК и МВК более половины (5–60%) образцов *S. goniocalyx* и *S. ajanhuiri*, а также 32–37% образцов *S. phureja* и *S. stenotomum*. Сме-

шанная инфекция СВК и МВК обнаружена у 16% образцов *S. phureja*, три вируса (УВК, СВК и МВК) выявлены у 14% образцов *S. stenotomum*. Среди сортового картофеля обнаружено 14% образцов с комплексной инфекцией УВК и МВК и 17% с комплексной инфекцией УВК, СВК и МВК. Растения, пораженные смешанной инфекцией четырех мозаичных вирусов, обнаружены у образцов видов *S. stenotomum* (к-17989), *S. simplicifolium* (к-12658) и *S. sambucinum* (к-4216).

В исследованной выборке представителей разных групп генофонда картофеля крайне невелико число образцов, не пораженных вирусами. Растения, свободные от мозаичных вирусов X, Y, S и M в условиях естественного распространения инфекции, найдены в основном среди диких видов серии *Pinnatisecta* (см. рис. 2). Потенциальными источниками устойчивости к комплексу вирусов ХВК, УВК, СВК и МВК являются образцы *S. brachyotrichum* (к-23197, к-25349), *S. cardiophyllum* (к-24873, к-25420), *S. jamesii* (к-24923, к-23398), *S. pinnatisectum* (к-19328), *S. stenophyllidium* (к-20105) и *S. tarnii* (к-23936). Среди культурных видов выявлен единственный образец *S. goniocalyx* (к-9922), не пораженный ни одним вирусом. Среди сортов и селекционных клонов картофеля свободны от вирусной инфекции растения сортов 'Гранд', 'Краса Мещеры', 'Нур-Алем' и 'Янтарь', межвидовых гибридов 99-1-3, 952-35 и 914-5-2018.

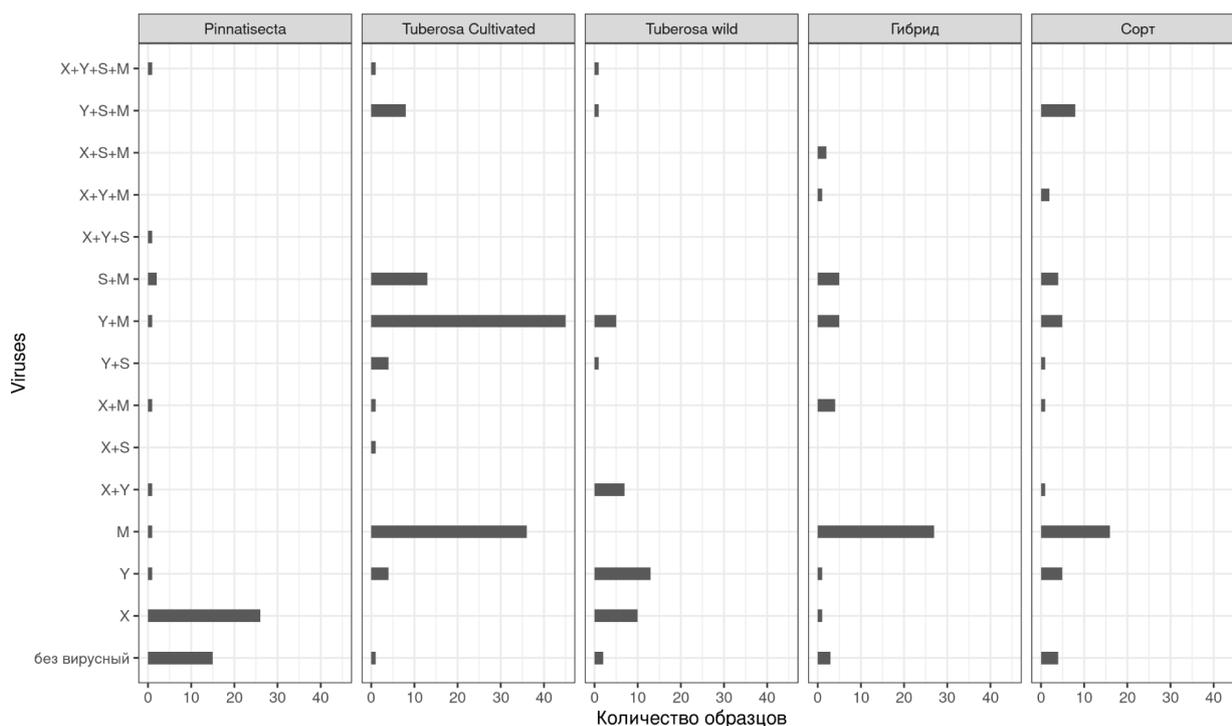


Рис. 2. Моно- и смешанная инфекция мозаичными вирусами сортов, гибридов, культурных и диких видов картофеля

Fig. 2. Mono- and complex infection with mosaic viruses on potato cultivars, hybrids, cultivated and wild species

Обсуждение

Результаты ИФА подтверждают наличие высокого инфекционного фона мозаичных вирусов картофеля на участке опытного поля НПБ «Пушкинские и Павловские лаборатории ВИР». Высокий инфекционный фон ХВК, SBK и MBK был диагностирован еще в 70-х годах прошлого столетия при обследовании (методом серологической диагностики) селекционных сортов, диких и культурных видов картофеля (Truskinov, 1972; Truskinov, Frolova, 2002).

Наши результаты согласуются с ранее установленным доминированием MBK, который, как и более полувека тому назад, продолжает оставаться наиболее распространенным мозаичным вирусом на растениях коллекции картофеля ВИР (Truskinov, 1972; Vavuko, 1987). Подтверждена связь между видовой принадлежностью коллекционных образцов и их пораженностью вирусами. В то же время частота поражения мозаичными вирусами растений диких, примитивных культурных видов и сортов картофеля отличается от установленной ранее. Выявлена большая частота поражения YBK образцов примитивных культурных видов картофеля. Результаты ИФА выявили Y-вирус у 46% образцов *S. phureja* и 60–67% образцов видов *S. ajanhuiri*, *S. goniocalyx* и *S. stenotomum*. Ранее инфицированные YBK растения *S. phureja* в коллекции не обнаруживали, распространение YBK на растениях других примитивных культурных видов картофеля не превышало 33% (Vavuko, 1987). Частота образцов примитивных культурных видов картофеля, пораженных ХВК и SBK, напротив, меньше в сравнении с результатами серологического анализа: 33% и 100% соответственно (Vavuko, 1987). Среди диких видов картофеля выявлено большее число об-

разцов, инфицированных ХВК и YBK, по сравнению с ранее установленной частотой (13–19% образцов), и меньшее распространение SBK и MBK по сравнению с ранее установленной частотой: 13–24% и 34–93% соответственно (Truskinov, 1972).

Среди современных сортов картофеля доля инфицированных ХВК не превышает 20% (Truskinov, Sitnikov, 2019), что заметно больше распространения вируса (до 48% образцов) на растениях сортовой коллекции в 1970–1980-х годах (Truskinov, 1972). Наиболее вероятной причиной снижения частоты ХВК может быть устойчивость современного сортимента к этому вирусу, в отличие от стародавних сортов картофеля. У отечественных сортов картофеля идентифицированы маркеры генов Rx_{adg} , источником которого является культурный тетраплоидный вид *S. andigenum*, и Rx_{acl} , источник которого – дикий картофель *S. acaule* Bitt. (Birjukova et al., 2015). Зарубежные сорта защищены от PVX генами сверхчувствительности Nc_{tbr} , Nx_{tbr} , Nb_{tbr} , Nx_{phu} и крайней устойчивости Rx_{tbr} , Rx_{adg} , Rx_{acl} (Palukaitis, 2012). Генетическая природа устойчивости к ХВК образцов примитивных культурных видов в коллекции ВИР требует дополнительного изучения. Известно, что ген Nx_{phu} , локализованный на длинном плече IX хромосомы, контролирует у линии *S. phureja* проявление реакции сверхчувствительности в ответ на заражение ХВК (Tommiska et al., 1998). Какие гены участвуют в обеспечении устойчивости к ХВК образцов других культурных видов – *S. ajanhuiri*, *S. goniocalyx* и *S. stenotomum* – неизвестно.

Особый интерес представляет низкая частота обнаружения SBK, по сравнению с частотой ХВК, у диких видов картофеля. Оба вируса передаются контактным способом, а некоторые изоляты SBK легко передаются несколькими видами тлей (Loebenstein et al., 2001). Не-

большое число (9%) образцов диких видов картофеля, инфицированных SBK, может быть результатом генетически обусловленной устойчивости либо отрицательной интерференции (перекрестной защиты), то есть препятствия для размножения SBK в растениях, зараженных родственным (род *Carlavirus*) вирусом MBK.

О генетическом контроле устойчивости картофеля к SBK известно немного. Идентифицирован ген *Ns*, контролирующий проявление реакции сверхчувствительности (источник – *S. andigenum*), и показано, что сорта 'Адретта' (Германия) и 'Сако' (США) устойчивы к заражению SBK (Palukaitis, 2012). Наиболее перспективно изучение природы устойчивости к SBK у видов серии *Yungasensa*, все образцы которой по результатам нашего исследования были свободны от вируса.

Вирус Y доминирует в посадках зарубежных сортов картофеля, выращиваемых на Северо-Западе РФ (Fominykh, Medvedeva, 2018), и, как показало наше исследование, поражает не только сорта, но и значительную часть (37–54%) образцов диких и культурных видов в коллекции ВИР. Российские сорта и образцы селекционно-генетической коллекции ФИЦ имени А.Г. Лорха защищены от YBK генами крайней устойчивости Ry_{adg} , Ry_{chc} , Ry_{sto} (Biryukova et al., 2015). В исследованной нами выборке межвидовых гибридов из коллекции ВИР более 40 клонов свободны от YBK. Скрининг с использованием ДНК-маркеров генов Ry_{adg} , Ry_{chc} , Ry_{sto} показал, что клоны 25-1-2007, 160-1, 97-159-3 и 194-4т не имеют маркеров генов *Ry* (Rogozina et al., 2018). Вероятно, у этих клонов существуют другие гены, обеспечивающие устойчивость к Y-вирусу.

Результаты диагностики методом ИФА растений дикого картофеля показывают, что в условиях естественного инфекционного фона визуально здоровые коллекционные образцы диких видов являются носителями вируса Y в латентной форме. Отсутствие видимых симптомов поражения означает толерантность диких родичей картофеля к вирусу. Ранее у значительной части (37,5%) образцов в коллекции диких видов картофеля США была выявлена толерантность к некротическому штамму Y-вируса – Y^{NTN} (Singh et al., 1994). Причины возникновения данного типа устойчивости (толерантности) у дикого картофеля еще предстоит исследовать. Это свойство может быть следствием сопряженной эволюции растений диких родичей и Y-вируса в центрах происхождения видов секции *Petota*. Вирус Y возник в Южной Америке и был привезен в Европу вместе с интродукцией картофеля в XVI веке. Доказано, что некротический штамм Y^N, появление которого в Европе отмечено в 1980-х, возник на территории Анд (Fuentes et al., 2019).

Вирус M является самым распространенным на сортах, селекционных клонах и примитивных культурных видах картофеля в опытном поле коллекции ВИР. Очевидно, что культурный картофель не имеет надежной защиты от вируса. У диких видов найдены гены, участвующие в обеспечении устойчивости к MBK: ген *Gm*, контролирующей устойчивость *S. gourlayi* к заражению, и ген *Nm*, контролирующей проявление реакции сверхчувствительности у *S. megistacrolobum* (Palukaitis, 2012). В исследованной выборке два образца – *S. gourlayi* (к-12365 и к-22994) – не поражались MBK, наряду с образцами диких видов серий *Pinnatisecta*, *Yungasensa*, *Commersoniana* и *Tuberosa*.

Среди сортов и селекционных клонов картофеля, выращиваемых в течение нескольких лет на высоком естественном инфекционном фоне, обнаружены сорта и кло-

ны, устойчивые к комплексу четырех мозаичных вирусов: ХВК, YBK, SBK и MBK. Российские сорта 'Гранд', 'Краса Мещеры' и 'Янтарь', сорт 'Нур-Алем', выведенный в Казахстане на основе образцов из коллекции ВИР, и гибрид 99-1-3, который на протяжении более 20 лет остается свободным от вирусов, представляют ценный исходный материал для селекции картофеля на вирусоустойчивость.

Заключение

Диагностика с помощью метода ИФА подтвердила доминирование MBK на растениях картофеля и родственных клубнеобразующих видов в коллекции ВИР. По сравнению с результатами вирусологического обследования коллекции в 70–80-х гг. прошлого века, среди примитивных культурных видов картофеля увеличилось число инфицированных YBK и уменьшилась доля пораженных ХВК и SBK; среди диких видов картофеля увеличилось число инфицированных ХВК и YBK, уменьшилась доля пораженных SBK и MBK.

Выделены свободные от вирусов образцы, перспективные для исследования генетического контроля вирусоустойчивости: сорта 'Гранд', 'Краса Мещеры', 'Янтарь' и 'Нур-Алем', гибриды 99-1-3, 952-35 и 914-5-2018, образцы диких видов *S. brachystotrichum* (к-23197, к-25349), *S. cardiophyllum* (к-24873, к-254200), *S. jamesii* (к-24923, к-23398), *S. pinnatisectum* (к-19328), *S. stenophyllidium* (к-20105) и *S. tarnii* (к-23936), образец культурного вида *S. goniocalyx* (к-9922).

References / Литература

- Bavyko N.F. Catalogue of the VIR global collection. Issue 519. Primitive cultivated potato species from South America (Primitivnye kulturnyye vidy kartofelya Yuzhnoy Ameriki). Leningrad: VIR; 1989. [in Russian] (Бавыко Н.Ф. Каталог мировой коллекции ВИР. Выпуск 519. Примитивные культурные виды картофеля Южной Америки. Ленинград: ВИР; 1989).
- Bavyko N.F. Tolerance and resistance in primitive cultivated potato species to single viruses. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 1987;115:49-53. [in Russian] (Бавыко Н.Ф. Толерантность и устойчивость к отдельным вирусам примитивных культурных видов картофеля. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 1987;115:49-53).
- Biryukova V.A., Shmyglya I.V., Abrosimova S.B., Zapkina T.I., Meleshin A.A., Mityushkin A.V. et al. The search for sources of resistance genes to pathogens among the samples of plant breeding and genetics collections of All-Russian A.G. Lorch Research Institute of Potato Farming using molecular markers. *Zashchita kartofelya = Potato Protection*. 2015;(1):3-7. [in Russian] (Бирюкова В.А., Шмыгля И.В., Абросимова С.Б., Запкина Т.И., Мелешин А.А., Митюшкин А.В. и др. Поиск источников генов устойчивости к патогенам среди образцов селекционно-генетических коллекций ВНИИКС с использованием молекулярных маркеров. *Защита картофеля*. 2015;(1):3-7).
- Fominykh T.S., Medvedeva K.D. Virus diseases of potatoes in the North-West of Russia. *Plant Protection News*. 2018,4(98):40-44. [in Russian] (Фоминых Т.С., Медведева К.Д. Вирусные болезни картофеля на Северо-Западе России. *Вестник защиты растений*. 2018;4(98):40-44).

- Fuentes S., Jones R.A.C., Matsuoka H., Ohshima K., Kreuze J., Gibbs A.J. Potato virus Y; the Andean connection. *Virus Evolution*. 2019;5(2):vez037. DOI: 10.1093/ve/vez037
- Hawkes J.G. The potato: evolution, biodiversity and genetic resources. London: Belhaven Press; 1990.
- Kiru S.D., Sdvizhkova V.P. Catalogue of the VIR global collection. Issue 707. Potato. Cultivated species *Solanum andigenum* Juz. et Buk. Accessions with valuable breeding traits (Kartofel. Kulturnyy vid *Solanum andigenum* Juz. et Buk. Obraztsy s tsennymi selektsionnymi priznakami). St. Petersburg: VIR; 1999. [in Russian] (Киру С.Д., Сдвижкова В.П. Каталог мировой коллекции ВИР. Выпуск 707. Картофель. Культурный вид *Solanum andigenum* Juz. et Buk. Образцы с ценными селекционными признаками. Санкт-Петербург: ВИР; 1999).
- Loebenstein G., Berger P.H., Brunt A.A., Lawson R.H. (eds). Virus and virus-like diseases of potatoes and production of seed-potatoes. Dordrecht: Springer; 2001. DOI: 10.1007/978-94-007-0842-6
- Malko A., Frantsuzov P., Nikitin M., Statsyuk N., Dzhavakhya V., Golikov A. Potato pathogens in Russia's regions: an instrumental survey with the use of real-time PCR/RT-PCR in matrix format. *Pathogens*. 2019;8(1):18. DOI: 10.3390/pathogens8010018
- Nagel M., Dulloo M.E., Bissessur P., Gavrilenko T., Bamberg J., Ellis D., Giovannini P. A global strategy for the conservation of potato. Bonn: Global Crop Diversity Trust; 2022. DOI: 10.5447/ipk/2022/29
- Palukaitis P. Resistance to viruses of potato and their vectors. *The Plant Pathology Journal*. 2012;28(3):248-258.
- Rogozina E.V., Chalaya N.A., Beketova M.P., Biryukova V.A., Kirpicheva M.A., Kuznetsova M.A., Manankov V.V., Fadina O.A., Khlopyuk M.S., Khavkin E.E. Catalogue of the VIR global collection. Issue 866. Interspecific potato hybrids resistant to disease causative agents. St. Petersburg: VIR; 2018. [in Russian] (Рогозина Е.В., Чалая Н.А., Бекетова М.П., Бирюкова В.А., Кирпичева Т.В., Кузнецова М.А., Мананков В.В., Фади́на О.А., Хлопюк М.С., Хавкин Э.Е. Каталог мировой коллекции ВИР. Выпуск 866. Межвидовые гибриды картофеля, устойчивые к возбудителям болезней. Санкт-Петербург: ВИР; 2018).
- Rogozina E.V., Mironenko N.V., Chalaya N.A., Matsushita Yu., Yanagisawa H. Potato mosaic viruses which infect plants of tuber-bearing *Solanum* spp. growing in the VIR field gene bank. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2019;23(3):304-311. DOI: 10.18699/VJ19.495
- Singh M., Singh R., Somerville T. Evaluation of tuber-bearing *Solanum* species for symptomology, as diagnostic hosts and sources of immunity to potato virus Y necrotic strain (PVY^N). *American Potato Journal*. 1994;71(9):567-579. DOI: 10.1007/BF02851522
- Tommiska T., Hämäläinen J., Watanabe K., Valkonen J.P.T. Mapping of the gene *Nxphu* that controls hypersensitive resistance to potato virus X in *Solanum phureja* IvP35. *Theoretical and Applied Genetics*. 1998;96(6-7):840-843. DOI: 10.1007/s001220050810
- Truskinov E.V. Infection of the potato collection by mosaic viruses and the prospects for breeding for resistance to the M virus. (Porazheniye mirovoy kollektcii kartofelya mozaichnymi virusami i perspektivy selektsii na ustoychivost k virusu M) [dissertation]. Leningrad: VIR; 1972. [in Russian] (Трускинов Э.В. Поражение мировой коллекции картофеля мозаичными вирусами и перспективы селекции на устойчивость к вирусу М: дисс. ... канд. сельскохозяйств. наук. Ленинград: ВИР; 1972).
- Truskinov E.V., Frolova D.V. Virus estimation of the world potato collection (Virusologicheskaya otsenka mirovoy kollektcii kartofelya). *Plant Protection News*. 2002;(1):22-26. [in Russian] (Трускинов Э.В., Фролова Д.В. Вирусологическая оценка мировой коллекции картофеля. *Вестник защиты растений*. 2002;(1):22-26).
- Truskinov E.V., Sitnikov M.N. Specific features of the study and maintenance of a potato collection threatened by viruses and virus-like diseases. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2019;180(4):75-80. [in Russian] (Трускинов Э.В., Ситников М.Н. Особенности изучения и поддержания коллекции картофеля на фоне вирусных и вирусоподобных заболеваний. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2019;80(4):75-80). DOI: 10.30901/2227-8834-2019-4-75-80
- Zoteyeva N.M., Chrzanowska M., Evstratova L.P., Fasulati S.R., Yusupov T.M. Catalogue of the VIR global collection. Issue 761. Resistance of wild potato species accessions to diseases and pests (Ustoychivost obraztsov dikikh vidov kartofelya k boleznyam i vreditelyam). St. Petersburg: VIR; 2004. [in Russian] (Зотеева Н.М., Хжановская М., Евстратова Л.П., Фасулати С.Р., Юсупов Т.М. Каталог мировой коллекции ВИР. Выпуск 761. Устойчивость образцов диких видов картофеля к болезням и вредителям. Санкт-Петербург: ВИР; 2004).

Информация об авторах

Елена Вячеславовна Рогозина, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, 190031 Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44, rogozinaelena@gmail.com, <https://orcid.org/0000-0002-2743-068x>

Алена Алексеевна Гурина, аспирант, ведущий специалист, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, 190031 Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44, Всероссийский научно-исследовательский институт сельскохозяйственной биотехнологии, 127550 Россия, Москва, ул. Тимирязевская, 42, a.gurina@vir.nw.ru, <https://orcid.org/0000-0002-1791-3063>

Information about the authors

Elena V. Rogozina, Dr. Sci. (Biology), Leading Researcher, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190031, Russia, rogozinaelena@gmail.com, <https://orcid.org/0000-0002-2743-068x>

Alyona A. Gurina, Postgraduate Student, Leading Specialist, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190031, Russia, All-Russia Research Institute of Agricultural Biotechnology, 42 Timiryazevskaya Street, Moscow 127550, Russia, a.gurina@vir.nw.ru, <https://orcid.org/0000-0002-1791-3063>

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

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

Конфликт интересов: авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

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

Статья поступила в редакцию 17.02.2023; одобрена после рецензирования 06.04.2023; принята к публикации 01.06.2023.
The article was submitted on 17.02.2023; approved after reviewing on 06.04.2023; accepted for publication on 01.06.2023.

ИММУНИТЕТ КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ И ИХ ДИКИХ РОДИЧЕЙ

Научная статья

УДК 633.111:631.524.86.532.285(571.14)

DOI: 10.30901/2227-8834-2023-2-235-244

**Эффективные в Новосибирской области гены устойчивости пшеницы к бурой ржавчине в связи с изменчивостью популяции *Puccinia triticina***

Л. П. Сочалова, Н. И. Бойко, А. А. Потешкина, В. В. Пискарев

*Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук, Сибирский научно-исследовательский институт растениеводства и селекции, Новосибирская обл., Россия***Автор, ответственный за переписку:** Вячеслав Васильевич Пискарев, piskaryov_v@mail.ru

Актуальность. Для выявления источников эффективных генов устойчивости к бурой ржавчине необходимы сведения о расовом составе популяции возбудителя болезни – *Puccinia triticina* Erikss. Целью исследования являлся мониторинг изменчивости структуры популяции *P. triticina* в условиях лесостепи Приобья Новосибирской области, поиск эффективных генов резистентности.

Материалы и методы. В 2015–2019 гг. в лабораторных и полевых условиях оценивали поражение почти изогенных *Lr*-линий серии Thatcher и сортов пшеницы с известными генами устойчивости популяцией гриба из Новосибирской области. Расы патогена определяли по североамериканской системе. Дополнительно использовали образцы с генами устойчивости *Lr19*, *Lr20*, *Lr28*, *Lr39*, *Lr6Agi2*, *Lr6Agi1*, *LrKu* и *LrSp2*.

Результаты. Высокие частоты вирулентности отмечены к генам *Lr1*, *Lr2a*, *Lr2c*, *Lr3a*, *Lr3ka*, *Lr10*, *Lr11*, *Lr16*, *Lr17*, *Lr18*, *Lr20*, *Lr30* и *LrB* (от 66,7 до 100%). Определено 27 рас, среди которых часто встречались TGTT GB, TGTR GB, TQTT GB, TQTR GB, TGPT GB, THFR GB, KHTT GB, PHKT GB, PQTT GB, THTP BV, PGFR GB, SGPR GB. На искусственном инфекционном фоне устойчивостью к грибу характеризовались образцы с генами *Lr6Agi2*, *Lr6Agi1*, *LrKu*, *Lr24*, *Lr28*, *Lr35*, *Lr12*, *Lr19*, *Lr25*, *Lr39*, *Lr42*, *Lr50*, *Lr45*, *Lr47*, *Lr52*, *LrSp2*, *Lr6Agi1+Lr19*, *Lr6Agi2+Lr10+Lr34*, *Lr11+Lr13+Lr22a*, *Lr13+LrTb*, *Lr24+Lr26*, *Lr37+Lr13*, *Lr37+Lr1*, *Lr34+Lr13*, *Lr43+Lr24*, *Lr49+Lr34*. Поражение линий Thatcher, несущих гены *Lr29* и *Lr21*, варьировало от 0 до 5%, образца CSP 44 (*Lr48+Lr34*) и Thatcher *Lr44* – от 0 до 10%, Thatcher *Lr13* – от 0 до 20%, Thatcher *Lr37* – от 1 до 30%, образца Pavon F76 – от 15% до 80%.

Заключение. Расовый состав популяции *P. triticina* характеризовался незначительной изменчивостью (утратили устойчивость образцы с генами *Lr18* и *Lr38*). Выявлены доноры эффективных генов устойчивости к бурой ржавчине пшеницы – сорта и линии, несущие гены *Lr6Agi2*, *Lr6Agi1*, *LrKu*, *Lr24*, *Lr28*, *Lr35*, *Lr12*, *Lr19*, *Lr25*, *Lr39*, *Lr42*, *Lr50*, *Lr45*, *Lr47*, *Lr52*, *LrSp2*.

Ключевые слова: мягкая пшеница, мониторинг устойчивости, *Lr*-гены, расы

Благодарности: полевые эксперименты выполнялись при поддержке бюджетного проекта FWNR-2022-0008; лабораторное изучение расового состава и оформление результатов выполнено при поддержке гранта РФФИ № 20-016-00093 А.

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

Для цитирования: Сочалова Л.П., Бойко Н.И., Потешкина А.А., Пискарев В.В. Эффективные в Новосибирской области гены устойчивости пшеницы к бурой ржавчине в связи с изменчивостью популяции *Puccinia triticina*. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2023;184(2):235-244. DOI: 10.30901/2227-8834-2023-2-235-244

IMMUNITY OF CULTIVATED PLANTS AND THEIR WILD RELATIVES

Original article

DOI: 10.30901/2227-8834-2023-2-235-244

Effective leaf rust resistance genes of wheat in Novosibirsk Province in connection with the variability of the *Puccinia triticina* population

Lyubov P. Sochalova, Natalya I. Boyko, Alina A. Poteshkina, Vyacheslav V. Piskarev

*Institute of Cytology and Genetics, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Siberian Research Institute of Plant Production and Breeding, Novosibirsk Province, Russia***Corresponding author:** Vyacheslav V. Piskarev, piskaryov_v@mail.ru

Background. Information on the races of *Puccinia triticina* Erikss. in Novosibirsk Province is needed to identify sources of effective genes for leaf rust resistance. The goal hereof was monitoring genetic variability of the *P. triticina* population in the Ob riverside forest-steppe, Novosibirsk Province, and detecting effective resistance genes to develop wheat cultivars resistant to the disease.

Materials and methods. In 2015–2019, affliction of Thatcher lines (Tc) and cultivars under the disease pressure was assessed, and *P. triticina* structure in the Ob forest-steppe of Novosibirsk Province was monitored. *P. triticina* genotypes were identified using the Long–Kolmer system. Additionally, a set of cultivars with the *Lr19*, *Lr20*, *Lr28*, *Lr39*; 6 – *Lr6Agi2*, *Lr6Agi1*, *LrKu*, and *LrSp2* genes was employed.

Results. A high frequency of virulence was detected for cultivars with the *Lr3ka*, *Lr10*, *Lr1*, *Lr2a*, *Lr2c*, *Lr3a*, *Lr11*, *Lr18*, *Lr20*, *Lr30*, *Lr16*, *Lr17*, and *LrB* genes (66.7–100%). The *P. triticina* structure consisted of 27 races, including 12 common ones: TGTT GB, TGTR GB, TQTT GB, TQTR GB, TGPT GB, THFR GB, KHTT GB, PHKT GB, PQTT GB, THTP BB, PGFR GB, and SGPR GB. Genotypes with the *Lr6Agi2*, *Lr6Agi1*, *LrKu*, *Lr39*, *Lr42*, *Lr12*, *Lr19*, *Lr24*, *Lr25*, *Lr28*, *Lr35*, *Lr45*, *Lr47*, *Lr50*, *Lr52*, *LrSp2*, *Lr6Agi1+Lr19*, *Lr6Agi2+Lr10+Lr34*, *Lr11+Lr13+Lr22a*, *Lr13+LrTb*, *Lr24+Lr26*, *Lr37+Lr13*, *Lr37+Lr1*, *Lr34+Lr13*, *Lr43+Lr24*, and *Lr49+Lr34* genes were resistant to *P. triticina* under the infection pressure. Some wheat genotypes varied in leaf rust resistance across the years (0–5% for TcLr29 and TcLr21, 0–10% for CSP 44 and TcLr44, 0–20% for TcLr13, 1–30% for TcLr37, and 15–80% for Pavon F 76).

Conclusion. The local leaf rust population has changed slightly over the years of study (the *Lr18* and *Lr38* genes have lost resistance), and was very different from the population before 2010.

Keywords: bread wheat, resistance monitoring, *Lr* genes, races

Acknowledgements: field experiments were supported by Budget Project No. FWNR-2022-0008, while laboratory research and the analysis of results by Grant No. 20-016-00093 A from the Russian Foundation for Basic Research.

For citation: Sochalova L.P., Boyko N.I., Poteshkina A.A., Piskarev V.V. Effective leaf rust resistance genes of wheat in Novosibirsk Province in connection with the variability of the *Puccinia triticina* population. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2023;184(2):235-244. DOI: 10.30901/2227-8834-2023-2-235-244

Введение

Эволюция популяции возбудителя бурой ржавчины пшеницы *Puccinia triticina* Erikss. происходит сопряженно с эволюцией растения-хозяина во времени и пространстве (Bianchin et al., 2012). Популяция гриба состоит из групп клонов, которые являются генетически однородными, могут достигать большой численности и в результате высоких миграционных способностей занимать большие территории (Bianchin et al., 2012). Основными факторами возникновения внутривидовой изменчивости гриба являются мутации и генетические рекомбинации, а миграции спор, генетические особенности возделываемых в производстве сортов и условия среды, в которых развивается популяция паразита, могут способствовать накоплению и широкому распространению некоторых рас (Liu et al., 2018).

В регионах Западной Сибири, к которой относится Новосибирская область, часто происходят серьезные эпидемии листовой ржавчины с ежегодными потерями урожая 15–30% (Morgounov et al., 2011). Изменения состава популяции *P. triticina* на территории Новосибирской области происходят под влиянием широкого возделывания в сельскохозяйственном производстве сортов яровой и озимой мягкой пшеницы с ограниченным числом генов устойчивости (*Lr1*, *Lr3a*, *Lr9*, *Lr10*, *Lr26* и *Lr34*). Массовое использование в селекционных программах России источников этих генов привело к появлению рас, поражающих несущие их сорта, за исключением сортов с геном *Lr9* (Gulyaeva, 2012), которые поражались лишь в Западной Сибири (Meshkova et al., 2008; Sochalova, Khrystov, 2009) с 2007 по 2008 г.

В связи с заносом спор в Западную Сибирь из юго-западных регионов России и Казахстана (Gulyaeva et al., 2018), выращиванием сортов, несущих ряд генов устойчивости (*Lr20*, *Lr26*, *Lr9*, *Lr19* и др.), а также произрастанием в березовых колках на полях и в лесах промежуточного хозяина (василистник малый *Thalictrum minus* L.), могут происходить изменения в структуре популяции *P. triticina*. Следовательно, ежегодный мониторинг расового состава патогена является актуальным, а результаты изучения изменчивости гриба представляют собой полезные для селекции знания. Кроме того, сведения по устойчивости линий и сортов с известными генами в разные фазы вегетации пшеницы, динамике частот вирулентности, расовом составе *P. triticina* в Новосибирской области необходимы для координирования стратегии использования новых доноров устойчивости.

Цель нашего исследования – мониторинг изменчивости структуры популяции *P. triticina* в условиях лесостепи Приобья Новосибирской области, поиск эффективных генов резистентности для создания устойчивых сортов пшеницы.

Материал и методики исследования

Эксперименты проводили в 2015–2019 гг. в лесостепи Приобья Новосибирской области. Поражение взрослых растений оценивали в условиях искусственного инфекционного фона (пос. Мичуринский) по шкале Петерсона (Peterson et al., 1948). Для устройства инфекционного фона с осени высевали полосами шириной 1 м озимую мягкую пшеницу сорта 'Альбидум 12' (универсально восприимчивый). В фазу колошения, при начале проявления бурой ржавчины, проводили опрыскивание водой в ранние утренние или вечерние часы и осуществляли

дополнительную инокуляцию растений спорами патогена. Восприимчивым контролем для яровых сортов являлся сорт 'Скала' (поражение 100% во все годы изучения), который высевали в один ряд вдоль тропинок с каждой стороны ярусов изучаемых сортов. На яровых сортах также проводили опрыскивание водой и дополнительную инокуляцию спорами, собранными в год изучения патогена.

Почва опытного участка – выщелоченный чернозем средней мощности. Климат резко континентальный, с низкими температурами зимой и высокими летом, при этом часты резкие изменения суточных температур в течение вегетационного периода (Voronina, Gritsenko, 2011). Среднегодовое количество осадков и температура по месяцам было неравномерное, при этом значения ГТК за вегетационный период характеризовали погодные условия в сравнении со среднегодовыми в основном как избыточно увлажненные (ГТК в 2015 г. – 1,78, в 2017 – 1,78; в 2018 – 1,67); 2016 год характеризовался как недостаточно увлажненный (ГТК = 1,06); 2019 год был близким к среднегодовому значению (ГТК = 1,32).

В лаборатории по методике Л. А. Михайловой и К. В. Квитко (Mikhailova, Kvitko, 1970) оценивали поражение почти изогенных линий и сортов с известными генами устойчивости при заражении 184 монопустульными изолятами гриба (2015 г. – 36 изолятов, 2016 – 40, 2017 – 36, 2018 – 37, 2019 – 35). Споры собирали на коллекционных и селекционных посевах пшеницы Сибирского научно-исследовательского института растениеводства и селекции (СибНИИРС – филиал ИЦиГ СО РАН) в период сильного проявления болезни. Инокулюм (популяцию и клоны гриба) возобновляли и культивировали на отрезках листьев восприимчивого сорта 'Скала'. Семена линий и сортов-дифференциаторов проращивали в чашках Петри на вате, на 10–14 день после посева нарезали отрезки листьев длиной 3–5 см., раскладывали в полипропиленовые контейнеры с прозрачной крышкой на смоченные 0,04-процентным раствором бензимидазола ватные маты (по 2 повторения каждого дифференциатора) и проводили инокуляцию спорами размноженных монопустульных изолятов. Споры наносили в виде водной суспензии мелкодисперсным распылителем. После инокуляции контейнер закрывали и помещали в темноту на ночь при температуре 18–22°C. Утром контейнеры извлекали и помещали на светоустановку с регулируемой длиной дня (16 ч) и температурой (18–22°C). Тип реакции на заражение учитывали на 8-й день по шкале Майнса и Джексона (Mains, Jackson, 1926), где 0–2 балла – устойчивость (R), 3–4 – восприимчивость (S). Расы в местной популяции *P. triticina* определяли по североамериканской системе Лонга и Колмера (Long, Kolmer, 1989) на четырех наборах почти изогенных *Lr*-линий серии Thatcher (Tc) и сортов, несущих гены: 1 – *Lr1*, *Lr2a*, *Lr2c*, *Lr3a*; 2 – *Lr9*, *Lr16*, *Lr24*, *Lr26*; 3 – *Lr3ka*, *Lr11*, *Lr17*, *Lr30*; 4 – *LrB*, *Lr10*, *Lr14a*, *Lr18*. Дополнительно в исследование были включены два набора линий и сортов с генами устойчивости: 5 – *Lr19*, *Lr20*, *Lr28*, *Lr39*; 6 – *Lr6Agi2*, *Lr6Agi1*, *LrKu*, *LrSp2*.

Результаты исследования

В 2015–2019 гг. в условиях искусственного инфекционного фона популяцией *P. triticina* сильно (70–100%) по-

ражались линии и сорта пшеницы, несущие гены *LrB*, *Lr1*, *Lr2a*, *Lr2b*, *Lr2d*, *Lr2c*, *Lr3a*, *Lr3bg*, *Lr3ka*, *Lr9*, *Lr10*, *Lr11*, *Lr15*, *Lr14a*, *Lr14b*, *Lr16*, *Lr17*, *Lr22b*, *Lr20*, *Lr26*, *Lr33*, *Lr30*, *Lr32*, *Lr34*, *Lr48* (табл. 1). В 2017 г. линия Thatcher, несущая ген *Lr38*, утратила устойчивость к патогену, а максимальное поражение (90%) отмечено в 2018 г.

Ряд образцов в стадии молочно-восковой спелости зерна различались по уровню устойчивости к популяции гриба в годы изучения. Высокоустойчивыми были линии Thatcher и сорта с генами *Lr29*, *Lr21* (0–5% поражения), *Lr48+Lr34* (0–10%) и *Lr44* (0–10%), среднеустойчива линия *TcLr13* (0–20%), умеренно поражалась

Таблица 1. Пораженность почти изогенных линий Thatcher (Tc) и сортов мягкой пшеницы на искусственном инфекционном фоне, 2015–2019 гг.

Table 1. Development of leaf rust on near-monogenic Thatcher (Tc) lines and cultivars under the conditions of artificial infection pressure, 2015–2019

Линия, сорт с <i>Lr</i> -геном	Степень поражения, %				
	2015	2016	2017	2018	2019
TcLr1	100	100	90	100	100
TcLr2b	100	100	80	100	100
TcLr2c	100	100	90	100	100
TcLr3a	100	90	80	100	100
TcLr3bg	100	90	90	90	100
TcLr3ka	100	90	90	90	90
TcLr9	100	80	60	100	60
TcLr10	100	90	80	100	90
TcLr11	100	80	80	100	80
TcLr12	1	0	0	1	0
TcLr13	1	0	20	1	5
TcLr14a	100	100	80	100	90
TcLr14b	–	60	40	80	100
TcLr15	100	90	80	100	100
TcLr16	100	100	80	100	100
TcLr17	–	100	70	100	100
TcLr18	10	1	50	90	40
TcLr19	0	0	0	0	0
TcLr20	100	80	80	90	100
TcLr25	0	0	0	0	0
TcLr26	80	90	80	100	90
TcLr29	0	1	5	0	1
TcLr30	80	90	80	100	90
TcLr32	100	100	90	100	90
TcLr33	100	80	90	100	70
TcLr34	100	80	40	80	80
TcLr35	0	0	0	0	0
TcLr37	20	1	30	20	20
TcLr38	0	0	60	90	60
TcLr44	1	0	1	0	10

Таблица 1. Окончание

Table 1. The end

Линия, сорт с Lr-геном	Степень поражения, %				
	2015	2016	2017	2018	2019
TcLr45	0	0	0	0	0
TcLr52	0	0	0	0	0
TcLrB	100	90	70	100	80
Webster (Lr2a)	100	90	100	100	100
Agatha (Lr19)	0	0	0	0	0
Thatcher (Lr22b)	100	100	90	100	100
Marguis (Lr23)	0	0	0	0	0
Thew (Lr23)	-	-	0	0	0
Agent (Lr24)	0	0	0	0	0
CS2A/2M (Lr28)	0	0	0	0	0
Pavon F 76 (Lr46)	50	15	30	60	80
Pavon (Lr47)	0	0	0	0	0
Condor (Lr48)	-	90	80	100	100
KS 89 WGRC 07 (Lr21)	0	0	10	1	5
KS 90 WGRC 10 (Lr39)	0	0	0	0	0
KS 91 WGRC 11 (Lr42)	0	0	0	0	0
KS 96 WGRC 36 (Lr50)	0	0	0	0	0
Тулайковская 10 (Lr6Agi2)	0	0	0	0	0
Фаворит (Lr6Agi1)	0	0	0	0	0
Лютесценс 13 (LrKu)	0	0	0	0	0
Челяба 75 (LrSp2)	0	0	0	0	0
Алтайская 110 (Lr9+Lr10+Lr1)	100	80	70	100	80
Ac Minto (Lr11+Lr13+Lr22a)	0	0	0	0	0
AC Taber (Lr13+ LrTb)	0	0	0	0	0
Етюд (Lr24+Lr26)	0	0	0	0	0
WL 711 (Lr34+Lr13)	0	0	0	0	0
Ellison (Lr37+Lr13)	0	0	0	0	0
Septima (Lr37+Lr1)	0	0	0	0	0
Anza (Lr37+Lr-супрессор)	-	-	70	100	100
KS 91 WGRC 16 (Lr43+Lr24)	0	0	0	0	0
CSP 44 (Lr48+Lr34)	0	0	0	1	10
VL 404 (Lr49+Lr34)	0	0	0	0	0
Тулайковская 110 (Lr6Agi1+Lr19)	0	0	0	0	0
Тулайковская 5 (Lr6Agi2+Lr10+ Lr34)	0	0	0	0	0
Скала (восприимчивый контроль)	100	100	100	100	100

линия TcLr37 (1–30%). Поражение патогеном образца Ravon F 76 (ген Lr46) варьировало по годам от 15% (2016 г.) до 80% (2019 г.). Следует отметить, что гены Lr13, Lr34, Lr37 и Lr46 определяют устойчивость взрослых растений.

Высокую устойчивость (0–1%) к болезни в условиях искусственного инфекционного фона проявили почти изогенные линии и образцы пшеницы с генами Lr12 (TcLr12), Lr19 ('Agatha', 'Добрыня'), Lr24 ('КВС Аквилон', 'Agent'), Lr25 (TcLr25), Lr28 (CS2A/2M), Lr35 (TcLr35), Lr39 (KS 90 WGRC 10), Lr42 (KS 91 WGRC 11), Lr45 (TcLr45), Lr47 ('Ravon'), Lr50 (KS 96 WGRC 36), Lr52 (TcLr52), Lr6Agi1 ('Фаворит'), Lr6Agi2 ('Тулайковская 10'), LrKu (Лютесценс 13), LrSp2 ('Челяба 75') и их сочетанием – Lr6Agi1+Lr19 ('Тулайковская 110'), Lr6Agi2+Lr10+Lr34 ('Тулайковская 5'), Lr11+Lr13+Lr22a ('Ac Minto'), Lr13+LrTb ('AC Taber'), Lr24+Lr26 ('Етюд'), Lr37+Lr1 ('Septima'), Lr34+Lr13 (WL711), Lr37+Lr13 ('Ellison'), Lr49+Lr34 (VL 404), Lr43+Lr24 (KS 91 WGRC 16).

При анализе монопустьных изолятов урединиопуляции *P. triticina* из лесостепи Приобья Новосибирской области ежегодно высокие частоты вирулентности отмечали на линиях с генами Lr1, Lr2a, Lr2c, Lr3a, Lr3ka, Lr10, Lr11, Lr16, Lr17, Lr18, Lr20, Lr30 и LrB (от 66,7 до 100%). Все изоляты были авирулентны к образцам с генами Lr24 (основной набор), Lr28, Lr39, Lr19, Lr25, Lr6Agi2, Lr6Agi1, LrKu и LrSp2 (дополнительные наборы). Частота клонов, поражающих линию TcLr26, варьировала по годам от 14,3% (2018 г.) до 62,5% (2019 г.), к TcLr9 – от 28,1% (2019 г.) до 51,0% (2017 г.). Частота клонов, вирулентных к TcLr14b, варьировала от средней (42,0%) в 2017 г. до высокой (81,3–96,3%) в остальные годы (табл. 2).

В лесостепи Приобья Новосибирской области в популяции *P. triticina* выявлено 27 рас, из них 12 широко представленных (табл. 3) и 8 редких (табл. 4), которые наблюдали в отдельные годы. Все выявленные расы не поражали линии и сорта, несущие гены Lr24, Lr19, Lr28, Lr39, Lr6Agi1, Lr6Agi2, LrKu и LrSp2.

Таблица 2. Частота изолятов *Puccinia triticina* Erikss., вирулентных к линиям Thatcher (Tc) и сортам, 2015–2019 гг.
Table 2. Frequencies of *Puccinia triticina* Erikss. virulent to Thatcher (Tc) lines and cultivars, 2015–2019

Линия, сорт с Lr-геном	Частота вирулентных клонов, %				
	2015	2016	2017	2018	2019
TcLr1	96,3	96,9	90,4	100	93,8
Webster (Lr2a)	88,2	96,3	96,9	85,7	90,6
TcLr2c	100	100	92,2	90,5	96,9
TcLr3a	100	100	88,2	71,4	84,4
TcLr3ka	100	100	86,3	81,0	68,8
TcLr9	48,2	43,8	51,0	33,3	28,1
TcLr10	100	98,4	78,4	98,3	95,2
TcLr11	100	98,4	90,2	66,7	71,9
TcLr14b	96,3	95,3	42,0	95,8	81,3
TcLr16	100	100	86,5	95,2	84,4
TcLr17	96,3	96,3	88,5	100	87,5
TcLr18	–	–	88,2	88,2	84,4
TcLr19	0	0	0	0	0
TcLr20	92,5	92,5	89,2	95,2	68,8
Agent (Lr24)	0	0	0	0	0
TcLr26	29,6	29,6	31,4	14,3	62,5
CS2A/2M (Lr28)	0	0	0	0	0
TcLr30	100	100	90,2	100	65,6
TcLrB	–	–	90,2	100	95,2
KS 90 WGRC 10 (Lr39)	0	0	0	0	0
Тулайковская 10 (Lr6Agi2)	0	0	0	0	0
Фаворит (Lr6Agi1)	0	0	0	0	0
Лютесценс 13 (LrKu)	0	0	0	0	0
Челяба 75 (LrSp2)	0	0	0	0	0
Скала (восприимчивый контроль)	100	100	100	100	100

Таблица 3. Характеристика фенотипов, широко представленных в новосибирской популяции *Puccinia triticina* Erikss. (2015–2019 гг.)**Table 3. Virulence characteristics of phenotypes widely represented in the Novosibirsk population of *Puccinia triticina* Erikss. (2015–2019)**

Вирулентность к образцам, несущим гены	Авирулентность к образцам, несущим гены	Фенотип	Средняя частота, %
<i>Lr1, Lr2a, Lr2c, Lr3a, Lr16, Lr3ka, Lr11, Lr17, Lr30, LrB, Lr10, Lr14b, Lr18, Lr20</i>	<i>Lr9, Lr24, Lr26, Lr19, Lr28, Lr39, Lr6Agi1, Lr6Agi2, LrKu, LrSp2</i>	TGTT GB	7,1
<i>Lr1, Lr2a, Lr2c, Lr3a, Lr16, Lr3ka, Lr11, Lr17, Lr30, LrB, Lr10, Lr18, Lr20</i>	<i>Lr9, Lr24, Lr26, Lr14b, Lr19, Lr28, Lr39, Lr6Agi1, Lr6Agi2, LrKu, LrSp2</i>	TGTR GB	6,5
<i>Lr1, Lr2a, Lr2c, Lr3a, Lr9, Lr16, Lr3ka, Lr11, Lr17, Lr30, LrB, Lr10, Lr14b, Lr18, Lr20</i>	<i>Lr24, Lr26, Lr19, Lr28, Lr39, Lr6Agi1, Lr6Agi2, LrKu, LrSp2</i>	TQTT GB	6,5
<i>Lr1, Lr2a, Lr2c, Lr3a, Lr9, Lr16, Lr3ka, Lr11, Lr17, Lr30, LrB, Lr10, Lr18, Lr20</i>	<i>Lr24, Lr26, Lr14b, Lr19, Lr28, Lr39, Lr6Agi1, Lr6Agi2, LrKu, LrSp2</i>	TQTR GB	6,5
<i>Lr1, Lr2a, Lr2c, Lr3a, Lr16, Lr3ka, Lr17, Lr30, LrB, Lr10, Lr14b, Lr18, Lr20</i>	<i>Lr9, Lr24, Lr26, Lr11, Lr19, Lr28, Lr39, Lr6Agi1, Lr6Agi2, LrKu, LrSp2</i>	TGPT GB	6,5
<i>Lr1, Lr2a, Lr2c, Lr3a, Lr16, Lr26, Lr17, Lr30, LrB, Lr10, Lr18, Lr20</i>	<i>Lr9, Lr24, Lr3ka, Lr11, Lr14b, Lr19, Lr28, Lr39, Lr6Agi1, Lr6Agi2, LrKu, LrSp2</i>	THFR GB	5,4
<i>Lr2a, Lr2c, Lr3a, Lr16, Lr26, Lr3ka, Lr11, Lr17, Lr30, LrB, Lr10, Lr14b, Lr18, Lr20</i>	<i>Lr1, Lr9, Lr24, Lr19, Lr28, Lr39, Lr6Agi1, Lr6Agi2, LrKu, LrSp2</i>	KHTT GB	5,4
<i>Lr1, Lr2c, Lr3a, Lr16, Lr26, Lr11, Lr17, Lr30, LrB, Lr10, Lr14b, Lr18, Lr20</i>	<i>Lr2a, Lr9, Lr24, Lr3ka, Lr19, Lr28, Lr39, Lr6Agi1, Lr6Agi2, LrKu, LrSp2</i>	PHKT GB	5,4
<i>Lr1, Lr2c, Lr3a, Lr9, Lr16, Lr3ka, Lr11, Lr17, Lr30, LrB, Lr10, Lr14b, Lr18, Lr20</i>	<i>Lr2a, Lr24, Lr26, Lr19, Lr28, Lr39, Lr6Agi1, Lr6Agi2, LrKu, LrSp2</i>	PQTT GB	4,9
<i>Lr1, Lr2a, Lr2c, Lr3a, Lr16, Lr26, Lr3ka, Lr11, Lr17, Lr30, LrB, Lr14b, Lr18</i>	<i>Lr9, Lr24, Lr10, Lr19, Lr20, Lr28, Lr39, Lr6Agi1, Lr6Agi2, LrKu, LrSp2</i>	THTP BB	4,9
<i>Lr1, Lr2c, Lr3a, Lr16, Lr17, Lr30, LrB, Lr10, Lr18, Lr20</i>	<i>Lr2a, Lr9, Lr24, Lr26, Lr3ka, Lr11, Lr14b, Lr19, Lr28, Lr39, Lr6Agi1, Lr6Agi2, LrKu, LrSp2</i>	PGFR GB	4,9
<i>Lr1, Lr2a, Lr2c, Lr16, Lr3ka, Lr17, Lr30, LrB, Lr10, Lr18, Lr20</i>	<i>Lr3a, Lr9, Lr24, Lr26, Lr11, Lr14b, Lr19, Lr28, Lr39, Lr6Agi1, Lr6Agi2, LrKu, LrSp2</i>	SGPR GB	4,9

Таблица 4. Характеристика вирулентности фенотипов *Puccinia triticina* Erikss., редко встречающихся в новосибирской популяции (2015–2019 гг.)**Table 4. Virulence characteristics of phenotypes rarely found in the Novosibirsk population of *Puccinia triticina* Erikss. (2015–2019)**

Вирулентность к образцам, несущим гены	Авирулентность к образцам, несущим гены	Фенотип	Средняя частота, %
<i>Lr1, Lr2a, Lr2c, Lr3a, Lr3ka, Lr11, Lr17, Lr30, LrB, Lr10, Lr14b, Lr18, Lr20</i>	<i>Lr9, Lr16, Lr24, Lr26, Lr19, Lr28, Lr39, Lr6Agi1, Lr6Agi2, LrKu, LrSp2</i>	TBTT GB	1,6
<i>Lr1, Lr2a, Lr2c, Lr3a, Lr9, Lr16, Lr26, Lr3ka, Lr11, Lr17, Lr30, LrB, Lr10, Lr14b, Lr18, Lr20</i>	<i>Lr24, Lr19, Lr28, Lr39, Lr6Agi1, Lr6Agi2, LrKu, LrSp2</i>	TRTT GB	1,6
<i>Lr2a, Lr2c, Lr9, Lr16, Lr11, Lr30, LrB, Lr10, Lr14b, Lr18, Lr20</i>	<i>Lr1, Lr3a, Lr24, Lr26, Lr3ka, Lr17, Lr19, Lr28, Lr39, Lr6Agi1, Lr6Agi2, LrKu, LrSp2</i>	JQHT GB	1,1
<i>Lr1, Lr2a, Lr2c, Lr9, Lr16, Lr3ka, Lr11, Lr17, Lr30, LrB, Lr10, Lr14b, Lr18</i>	<i>Lr3a, Lr24, Lr26, Lr19, Lr20, Lr28, Lr39, Lr6Agi1, Lr6Agi2, LrKu, LrSp2</i>	SQTT BB	1,1

Таблица 4. Окончание

Table 4. The end

Вирулентность к образцам, несущим гены	Авирулентность к образцам, несущим гены	Фенотип	Средняя частота, %
<i>Lr1, Lr2a, Lr3a, Lr9, Lr16, Lr3ka, Lr11, Lr17, Lr30, Lr18, Lr20</i>	<i>Lr2c, Lr24, Lr26, LrB, Lr10, Lr14b, Lr19, Lr28, Lr39, Lr6Agi1, Lr6Agi2, LrKu, LrSp2</i>	RQTC GB	1,1
<i>Lr1, Lr2a, Lr2c, Lr9, Lr16, Lr3ka, Lr17, Lr30, Lr10, Lr18, Lr20</i>	<i>Lr3a, Lr24, Lr26, Lr11, LrB, Lr14b, Lr19, Lr28, Lr39, Lr6Agi1, Lr6Agi2, LrKu, LrSp2</i>	SQPH GB	0,5
<i>Lr1, Lr3a, Lr11, Lr17, Lr30, LrB, Lr10, Lr14b, Lr18, Lr20</i>	<i>Lr2a, Lr2c, Lr9, Lr16, Lr24, Lr26, Lr3ka, Lr19, Lr28, Lr39, Lr6Agi1, Lr6Agi2, LrKu, LrSp2</i>	MBKT GB	0,5
<i>Lr1, Lr2a, Lr2c, Lr3a, Lr9, Lr3ka, Lr11, Lr30, LrB, Lr10, Lr14b, Lr18, Lr20</i>	<i>Lr16, Lr24, Lr26, Lr17, Lr19, Lr28, Lr39, Lr6Agi1, Lr6Agi2, LrKu, LrSp2</i>	TLRT GB	0,5

Обсуждение

Наши результаты указывают на отсутствие в новосибирской популяции *P. triticina* клонов, поражающих линии и сорта с генами *Lr24, Lr28, Lr19, Lr39, Lr6Agi1, Lr6Agi2, LrKu* и *LrSp2*. Наиболее агрессивная, редкая раса TRTT поражала весь набор, кроме сортов и линий с генами *Lr24, Lr28, Lr19, Lr39, Lr6Agi1, Lr6Agi2, LrKu, LrSp2*, в том числе линии с широко распространенными в сортах российской селекции генами *Lr9* и *Lr26* (Gulyaeva et al., 2009). В отношении гена *Lr24* есть резкие расхождения с результатами мониторинга популяции *P. triticina* в Западной Сибири. Согласно данным Л. В. Мешковой с соавторами (Meshkova et al., 2018), на территории Омской области в популяции *P. triticina* клоны, вирулентные к сортам, несущим ген *Lr24*, выявлялись с частотой 46,6–74,2%; сходные результаты получены и в Красноярском крае (Восточная Сибирь) (Meshkova et al., 2019). В то же время, по данным Е. И. Гульяевой с соавторами (Gulyaeva et al., 2015; Gulyaeva et al., 2018), вирулентность к образцам с геном *Lr24* в регионах России не выявлена, то есть ген высокоэффективен против российских популяций *P. triticina*. Рассматривая популяции патогена в мире, можно отметить, что в Китайской Народной Республике не поражаются сорта и линии, несущие гены *Lr9, Lr19, Lr28, Lr47, Lr51* и *Lr53* (Gao et al., 2018). На территории государств Южной Африки эффективны гены *Lr45, Lr47, Lr9, Lr19, Lr28, Lr29, Lr35, Lr25, Lr38, Lr51* и *Lr52* (Boshoff et al., 2018). В Индии сохраняют устойчивость сорта с генами *Lr24, Lr9, Lr10, Lr19* и *Lr28* (Prasad et al., 2017), а на территории Ирана в 2011 г. отсутствовали факторы вирулентности к сортам с генами *Lr19, Lr25, Lr28* (Farid et al., 2013).

Можно отметить, что расы (TGT₋, THT₋, RQT₋) были выявлены на различных сортах яровой мягкой пшеницы в Омской области в 2016 г. (Gulyaeva et al., 2018), при этом самыми распространенными являлись расы TGT₋, что согласуется с нашими данными. Состав рас в Западной Сибири значительно изменился в сравнении с 2010 г. В 2006–2010 гг. в Западной Сибири, по данным Дж. Колмера, наиболее распространенной была раса ТВР₋ (38,6%) (Kolmer et al., 2015), однако данная раса не выявлена в исследованиях Е. А. Гульяевой с соавторами (Gulyaeva et al., 2018). Наши данные подтвердили эти результаты. Раса ТВТ₋, выявленная в 2006–2010 гг. с частотой 12,9%, в нашем исследовании обнаружена с частотой

1,6%. В сравнении с результатами 2006–2010 гг. (Kolmer et al., 2015) увеличилась частота клонов, вирулентных к образцам с генами устойчивости *Lr9* (с 23,1% до 28,1–51,0%), *Lr11* (с 28,2% до 66,7–100%), *Lr16* (с 2,6% до 84,4–100%), *Lr18* (с 5,1% до 84,4–88,2%), *LrB* (с 59,0% до 90,2–100%) и *Lr26* (с 12,8% до 14,3–62,5%).

Заключение

В 2015–2019 гг. в лесостепи Приобья Новосибирской области высокую устойчивость к бурой ржавчине проявили сорта и линии яровой мягкой пшеницы с генами устойчивости *Lr19* (ТсLr19 и 'Добрыня'), *Lr24* ('Agent', 'КВС Аквилон'), *Lr28* (CS2A/2M), *Lr25* (ТсLr25), *Lr39* (KS 90 WGRC 10), *Lr42* (KS 91 WGRC 11), *Lr6Agi2* ('Тулайковская 10'), *Lr6Agi1* ('Фаворит'), *LrKu* (Лютесценс 13), *Lr52* (ТсLr52), *Lr50* (KS 96 WGRC 36), *Lr47* ('Pavon'), *Lr45* (ТсLr45), *Lr35* (ТсLr35), *Lr23* ('Marguis', 'Thew') и *LrSp2* ('Челяба 75'). Выявлено 12 широко распространенных рас *P. triticina*: TGT₋ GB, TGTR GB, TQTT GB, TQTR GB, TGPT GB, THFR GB, KHTT GB, PHKT GB, PQTT GB, THTP BB, PGFR GB, SGPR GB. Выявлена высокая частота изолятов (66,7–100%), вирулентных к генам *Lr1, Lr2a, Lr2c, Lr3a, Lr3ka, Lr10, Lr11, Lr16, Lr17, Lr18, Lr20, Lr30* и *LrB*. Все изученные изоляты были авирулентны к образцам с генами *Lr24* ('Agent', 'КВС Аквилон'), *Lr19, Lr25, Lr6Agi2* ('Тулайковская 10'), *Lr28* (CS2A/2M), *Lr39* (KS 90 WGRC 10), *Lr6Agi1* ('Фаворит'), *LrKu* (Лютесценс 13) и *LrSp2* ('Челяба 75').

References / Литература

- Bianchin V., Barcellos A.L., Reis E.M., Turra C. Genetic variability of *Puccinia triticina* Eriks. in Brazil. *Summa Phytopathologica*. 2012;38(2):113-118. DOI: 10.1590/S0100-54052012000200001
- Boshoff W.H.P., Labuschagne R., Terefe T., Pretorius Z.A., Visser B. New *Puccinia triticina* races on wheat in South Africa. *Australasian Plant Pathology*. 2018;47(3):325-334. DOI: 10.1007/s13313-018-0560-1
- Farid M., Afshari F., Khodarahmi M., Mohamadi M. Analysis of wheat (*Triticum aestivum* L.) brown rust (*Puccinia triticina*) disease factor and identification of resistance genes in wheat germ plasms in Iran. *Archives of Phytopathology and Plant Protection*. 2013;46(12):1417-1429. DOI: 10.1080/03235408.2013.769314

- Gao P., Zhou Yu., Gebrewahid T.W., Zhang P., Yan X., Li X. et al. Identification of known leaf rust resistance genes in common wheat cultivars from Sichuan province in China. *Crop Protection*. 2019;115:122-129. DOI: 10.1016/j.cropro.2018.09.012
- Gulyaeva E.I. Methods of identification of wheat resistance genes to leaf rust using DNA markers and characterization of the effectiveness of *Lr* genes (Metody identifikatsii genov ustoychivosti pshenitsy k buroy rzhavchine s ispolzovaniyem DNK-markeroi i kharakteristika effektivnosti *Lr*-genov). St. Petersburg: VIZR; 2012. [in Russian] (Гультьева Е.И. Методы идентификации генов устойчивости пшеницы к бурой ржавчине с использованием ДНК-маркеров и характеристика эффективности *Lr*-генов. Санкт-Петербург: ВИЗР; 2012).
- Gulyaeva E.I., Kanyuka I.A., Alpat'eva N.V., Baranova O.A., Dmitriev A.P., Pavlyushin V.A. Molecular approaches in identifying leaf rust resistance genes in Russian wheat varieties. *Russian Agricultural Sciences*. 2009;35(5):316-319. DOI: 10.3103/S1068367409050085
- Gulyaeva E.I., Shaidayuk E.L., Kazartsev I.A., Aristova M.K. Structure of Russian populations of *Puccinia triticina*. *Plant Protection News*. 2015;3(85):5-10. [in Russian] (Гультьева Е.И., Шайдаук Е.Л., Казарцев И.А., Аристова М.К. Структура российских популяций гриба *Puccinia triticina* Eriks. *Вестник защиты растений*. 2015;3(85):5-10).
- Gulyaeva E.I., Shaydayuk E.L., Shamanin V.P., Akhmetova A.K., Tyunin V.A., Shreyder E.R. et al. Genetic structure of Russian and Kazakhstani leaf rust causative agent *Puccinia triticina* Erikss. populations as assessed by virulence profiles and SSR markers. *Agricultural Biology*. 2018;53(1):85-95. DOI: 10.15389/agrobiol.2018.1.85eng
- Kolmer J.A. Physiologic specialization of *Puccinia triticina* in Canada in 1998. *Plant Disease*. 2001;85(2):155-158. DOI: 10.1094/PDIS.2001.85.2.155
- Kolmer J.A., Kabdulova M.G., Mustafina M.A., Zhemchuzhina N.S., Dubovoy V. Russian populations of *Puccinia triticina* in distant regions are not differentiated for virulence and molecular genotype. *Plant Pathology*. 2015;64(2):328-336. DOI: 10.1111/ppa.12248
- Krivchenko V.I., Odintsova I.G., Makarova N.A. Catalogue of the VIR global collection. Issue 453. Cereal crop cultivars with known genes of resistance to fungal diseases (Sorta zernovykh kultur s izvestnymi genami ustoychivosti k gribnym bolezniam). Leningrad: VIR; 1988. [in Russian] (Кривченко В.И., Одицова И.Г., Макарова Н.А. Каталог мировой коллекции ВИР. Выпуск 453. Сорты зерновых культур с известными генами устойчивости к грибным болезням. Ленинград: ВИР; 1988).
- Liu T., Ge R., Ma Y., Liu B., Gao L., Chen W. Population genetic structure of Chinese *Puccinia triticina* races based on multi-locus sequences. *Journal of Integrative Agriculture*. 2018;17(8):1779-1789. DOI: 10.1016/S2095-3119(18)61923-9
- Long D.L., Kolmer J.A. A North American system of nomenclature for *Puccinia triticina* f. sp. *trilici*. *Phytopathology*. 1989;79(5):525-529. DOI: 10.1094/Phyto-79-525
- Mains E.B., Jackson H.S. Physiologic specialization in the leaf rust of wheat *Puccinia triticina* Erikss. *Phytopathology*. 1926;16(2):89-120.
- Meshkova L.V., Rosseeva L.P., Shreyder E.R., Sidorov A.V. Virulence of wheat leaf rust pathogen pathotypes to Thatcher Lr 9 in the regions of Siberia and the Urals (Virulentnost patotipov возбуdivatelya buroy rzhavchiny pshenitsy k ThLr9 v regionakh Sibiri i Urala). In: *Modern Problems of Plant Immunity to Harmful Organisms: Collection of papers for the Second All-Russian Conference (Sovremennye problemy immuniteta rasteniy k vrednym organizmam: Sbornik statey vtoroy Vserossiyskoy konferentsii)*. St. Petersburg: VIZR; 2008. p.70-73. [in Russian] (Мешкова Л.В., Россеева Л.П., Шрейдер Е.Р., Сидоров А.В. Вирулентность патотипов возбуdivatelya бурой ржавчины пшеницы к ThLr9 в регионах Сибири и Урала. *Современные проблемы иммунитета растений к вредным организмам: Сборник статей второй Всероссийской конференции*. Санкт-Петербург: ВИЗР; 2008. С.70-73).
- Meshkova L.V., Rosseeva L.P., Sidorov A.V., Sabaeva O.V., Zverovskaya T.S., Belan I.A. Physiological specialization of brown rust pathogen on the wheat in Krasnoyarsk Region. *The Bulletin of KrasGAU*. 2019;1(142):29-36. [in Russian] (Мешкова Л.В., Россеева Л.П., Сидоров А.В., Сабеева О.В., Зверовская Т.С., Белан И.А. Физиологическая специализация возбуdivatelya бурой ржавчины в Красноярском крае. *Вестник КрасГАУ*. 2019;1(142):29-36).
- Meshkova L.V., Rosseeva L.P., Zverovskaya T.S., Sabaeva O.B., Belan I.A. Virulence of natural population of the pathogen brown rust wheat in the Omsk region. *Advances in Current Natural Sciences*. 2018;(11-2):279-283. [in Russian] (Мешкова Л.В., Россеева Л.П., Зверовская Т.С., Сабеева О.В., Белан И.А. Вирулентность природной популяции возбуdivatelya бурой ржавчины пшеницы в Омской области. *Успехи современного естествознания*. 2018;(11-2):279-283).
- Mikhailova L.A., Kvitko K.V. Laboratory methods of wheat leaf rust pathogen cultivation (Laboratornye metody kultivirovaniya возбуdivatelya buroy rzhavchiny pshenitsy). *Mycology and Phytopathology*. 1970;4(4):269-273. [in Russian] (Михайлова Л.А., Квитко К.В. Лабораторные методы культивирования возбуdivatelya бурой ржавчины пшеницы. *Микология и фитопатология*. 1970;4(4):269-273).
- Morgounov A., Ablova I., Babayants O., Babayants L., Bespalova L., Khudokormov Zh. et al. Genetic protection of wheat from rusts and development of resistant varieties in Russia and Ukraine. *Euphytica*. 2011;179(2):297-311. DOI: 10.1007/s10681-010-0326-5
- 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
- Prasad P., Bhardwaj S.C., Gangwar O.P., Kumar S., Khan H., Kumar S. et al. Population differentiation of wheat leaf rust fungus *Puccinia triticina* in South Asia. *Current Science*. 2017;112(10):2073-2084. DOI: 10.18520/cs/v112/i10/2073-2084
- Sochalova L.P., Khristov Yu.A. The effect of a variety genotype on the population structure of *Puccinia recondite*, the casual agent of brown rust in wheat. *Siberian Herald of Agricultural Science*. 2009;10(202):61-67. [in Russian] (Сочалова Л.П., Христов Ю.А. Влияние генотипа сорта на структуру популяции возбуdivatelya бурой ржавчины пшеницы *Puccinia recondite*. *Сибирский вестник сельскохозяйственной науки*. 2009;10(202):61-67).
- Voronina L.V., Gritsenko A.G. Climate and ecology of Novosibirsk Province (Klimat i ekologiya Novosibirskoy oblasti). Novosibirsk: SSGA; 2011. [in Russian] (Воронина Л.В., Гриценко А.Г. Климат и экология Новосибирской области. Новосибирск: СГГА; 2011).

Информация об авторах

Любовь Павловна Сочалова, старший научный сотрудник, Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук, Сибирский научно-исследовательский институт растениеводства и селекции – филиал ИЦиГ СО РАН, 630501 Россия, Новосибирская обл., Новосибирский р-н, р. п. Краснообск, ул. С-200, зд. 5/1, а/я 375, sochalova@bionet.nsc.ru, <https://orcid.org/0000-0002-4674-6639>

Наталья Ивановна Бойко, кандидат сельскохозяйственных наук, младший научный сотрудник, Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук, Сибирский научно-исследовательский институт растениеводства и селекции – филиал ИЦиГ СО РАН, 630501 Россия, Новосибирская обл., Новосибирский р-н, р. п. Краснообск, ул. С-200, зд. 5/1, а/я 375, n.bojko@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-5026-4907>

Алина Александровна Потешкина, агроном 1 категории, Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук, Сибирский научно-исследовательский институт растениеводства и селекции – филиал ИЦиГ СО РАН, 630501 Россия, Новосибирская обл., Новосибирский р-н, р. п. Краснообск, ул. С-200, зд. 5/1, а/я 375, poteshkina@bionet.nsc.ru, <https://orcid.org/0000-0002-2468-4975>

Вячеслав Васильевич Пискарев, кандидат сельскохозяйственных наук, заведующий лабораторией, Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук, Сибирский научно-исследовательский институт растениеводства и селекции – филиал ИЦиГ СО РАН, 630501 Россия, Новосибирская обл., Новосибирский р-н, р. п. Краснообск, ул. С-200, зд. 5/1, а/я 375, piskaryov_v@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0001-9225-5227>

Information about the authors

Lyubov P. Sochalova, Senior Researcher, Institute of Cytology and Genetics, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Siberian Research Institute of Plant Production and Breeding, branch of the IC&G SB RAS, P.O. Box 375, bldg. 5/1 S-200 St., Krasnoobsk, Novosibirsky District, Novosibirsk Province 630501, Russia, sochalova@bionet.nsc.ru, <https://orcid.org/0000-0002-4674-6639>

Natalya I. Boyko, Cand. Sci. (Agriculture), Associate Researcher, Institute of Cytology and Genetics, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Siberian Research Institute of Plant Production and Breeding, branch of the IC&G SB RAS, P.O. Box 375, bldg. 5/1 S-200 St., Krasnoobsk, Novosibirsky District, Novosibirsk Province 630501, Russia, n.bojko@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-5026-4907>

Alina A. Poteshkina, Associate Researcher, Institute of Cytology and Genetics, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Siberian Research Institute of Plant Production and Breeding, branch of the IC&G SB RAS, P.O. Box 375, bldg. 5/1 S-200 St., Krasnoobsk, Novosibirsky District, Novosibirsk Province 630501, Russia, poteshkina@bionet.nsc.ru, <https://orcid.org/0000-0002-2468-4975>

Vyacheslav V. Piskarev, Cand. Sci. (Agriculture), Head of a Laboratory, Institute of Cytology and Genetics, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Siberian Research Institute of Plant Production and Breeding, branch of the IC&G SB RAS, P.O. Box 375, bldg. 5/1 S-200 St., Krasnoobsk, Novosibirsky District, Novosibirsk Province 630501, Russia, piskaryov_v@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0001-9225-5227>

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

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

Конфликт интересов: авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

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

Статья поступила в редакцию 12.01.2022; одобрена после рецензирования 20.12.2022; принята к публикации 01.06.2023. The article was submitted on 12.01.2022; approved after reviewing on 20.12.2022; accepted for publication on 01.06.2023.

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

Краткое сообщение

УДК 001.92:581.9

DOI: 10.30901/2227-8834-2023-2-245-250



Плоды будущего: результаты проекта «Плоды науки»

Н. Г. Тихонова¹, Ю. В. Ухатова¹, А. А. Заварзин¹, Д. Р. Владимиров^{2,3}, А. А. Юрманов^{3,4}¹ Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, Санкт-Петербург, Россия² Воронежский государственный университет, Воронеж, Россия³ Всероссийская общественная организация «Русское географическое общество», Москва, Россия⁴ Главный ботанический сад имени Н.В. Цицина Российской академии наук, Москва, Россия**Автор, ответственный за переписку:** Надежда Геннадьевна Тихонова, n.g.tikhonova@vir.nw.ru

Данная статья представляет собой анализ результатов проекта гражданской науки, в который в качестве организаторов были вовлечены партнеры ВИР – Русское географическое общество (РГО), Российское движение школьников (РДШ) и Ассоциация коммуникаторов в сфере образования и науки (АКСОН), а в качестве участников – школьники, студенты, их педагоги и родители из разных регионов России. Проект, начатый в 2020 г. с наблюдений за единственной культурой – яблоней, получил широкий отклик среди мотивированных школьников и был продолжен в 2021–2022 гг. с привлечением разнообразных плодовых и ягодных культур. За три года проекта фенологическая база пополнена на 3340 записей, внесенных 670 участниками проекта.

Ключевые слова: плодовые культуры, ягодные культуры, фенология, научное волонтерство**Благодарности:** работа выполнена в рамках спецпроекта «Плоды науки», входящего в проект гражданской науки «Окружающий мир», который реализуется при поддержке Фонда президентских грантов и при содействии Координационного совета по делам молодежи в научной и образовательной сферах Совета при Президенте Российской Федерации по науке и образованию.

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

Для цитирования: Тихонова Н.Г., Ухатова Ю.В., Заварзин А.А., Владимиров Д.Р., Юрманов А.А. Плоды будущего: результаты проекта «Плоды науки». *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2023;184(2):245-250. DOI: 10.30901/2227-8834-2023-2-245-250

BRIEF REPORTS

Brief report

DOI: 10.30901/2227-8834-2023-2-245-250

Fruits of the future: the results of the project 'Fruits in line with science'

Nadezhda G. Tikhonova¹, Yulia V. Ukhatova¹, Aleksey A. Zavarzin¹, Dmitry R. Vladimirov^{2,3}, Anton A. Iurmanov^{3,4}¹ N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, St. Petersburg, Russia² Voronezh State University, Voronezh, Russia³ Russian Geographical Society, Moscow, Russia⁴ N.V. Tsitsin Main Botanical Garden of the Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia**Corresponding author:** Nadezhda G. Tikhonova, n.g.tikhonova@vir.nw.ru

The paper covers the results of the civic science project that involved VIR partners – Russian Geographical Society, Russian Schoolchildren's Movement and the Association of Communicators in Education and Science – as organizers and schoolchildren, students and their parents from different regions of Russia as participants. The project, started in 2020 with observations of a single crop – an apple tree, elicited a positive response from motivated schoolchildren and was continued in 2021–2022 with the inclusion of various fruit and berry crops. In the course of the three years of the project, a phenological database was replenished with 3340 entries made by 670 project participants.

Keywords: fruit crops, berry crops, phenology, citizen science

Acknowledgements: the work was done with the support of the special project 'Fruits in line with science', which is part of the 'Okruzhayushchiy mir' civic science project, which is implemented with the support of the Presidential Grants Fund and with the assistance of the Coordinating Council for Youth Affairs in the Scientific and Educational Spheres of the Council for Science and Education under the President of the Russian Federation.

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

For citation: Tikhonova N.G., Ukhatova Yu.V., Zavarzin A.A., Vladimirov D.R., Iurmanov A.A. Fruits of the future: the results of the project 'Fruits in line with science'. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2023;184(2):245-250. DOI: 10.30901/2227-8834-2023-2-245-250

В 2020 году усилиями Русского географического общества (РГО), Российского движения школьников (РДШ), Ассоциации коммуникаторов в сфере образования и науки (АКСОН) и Всероссийского института генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова (ВИР) был организован проект научного волонтерства по наблюдению за плодовыми и ягодными культурами на территории России – «Яблоки по науке», в котором школьникам было предложено «пошпионить» за яблонями, а именно – за развитием плодов на деревьях возле дома и вдали от домов. Ученых всегда интересовали данные о распространении культурных растений и их диких родичей как потенциальных источников хозяйственно ценных признаков. Проведение инвентаризации культурной флоры на территории нашей страны силами только научных сотрудников, без юных заинтересованных в наблюдениях за природой помощников, могло растянуться на многие годы. Привлечение волонтеров к масштабному и амбициозному проекту позволило в короткие сроки получить большой объем данных по распространению плодовых и ягодных культур, по периодам прохождения ими фаз в различных регионах нашей страны, ознакомиться с сортиментом яблони, выращиваемых в подсобных хозяйствах.

В течение трех лет любой человек мог стать научным волонтером, выбрав объект исследования и проводя наблюдения за ним. Если в 2020 году пилотный проект была включена только культурная яблоня, то проект «Плоды науки» 2021 года расширил спектр культур, включив как плодовые (яблоня, груша, рябина), так и ягодные культуры (черная смородина, красная смородина, малина, земляника). При этом акцент ставился на выявлении мест произрастания староместных сортов и дикорастущих родичей. Задач проекта также стало больше: был расширен не только перечень культур, но и период наблюдения, который включил в себя все фазы развития растений.

В задачи проекта для волонтеров входило: найти произрастающие рядом со своим местом жительства/учебы/работы/отдыха плодовые деревья и/или ягодные кустарники, отметить их местонахождение и проводить наблюдения за их развитием в течение сезона. Большое значение уделялось описаниям мест произрастания и фотографированию объектов. Анализ полученных фотографий позволит провести определение видовой/сортовой принадлежности наблюдаемых объектов и по совокупности полученных результатов составить или уточнить их распространение, выявить уникальные места произрастания, найти сохранившиеся староместные сорта, а также получить действительно важные сведения по фенологии этих культур, что в перспективе получения многолетних данных по наблюдениям за объектами позволит следить за изменениями климата.

Проведенная волонтерами инвентаризация позволит выявить местонахождения перспективных для привлечения в коллекцию генотипов плодовых и ягодных культур, проложить маршруты будущих научных экспедиций.

В качестве объекта наблюдения в 2020 году была выбрана яблоня из-за распространения различных форм этого дерева по всей России. Задача волонтеров состояла в поиске одной или несколько яблонь: домашней – в саду, в парке, на приусадебном участке, в том числе заброшенном, или дикой – в ближайшем лесном массиве, с заходом не более чем на 200 метров в глубь леса. Затем участники проекта проводили наблюдения за выбранным деревом,

отмечали дату массового созревания яблок (когда все яблоки или подавляющее их большинство на дереве созрели), а также даты начала и конца листопада: когда начинали опадать листья и когда на дереве осталось менее 10% листьев. У хозяев домашних яблонь участники проекта выясняли названия сортов; когда названия сорта узнать было не у кого, собранные плоды, а также плоды дикой яблони описывали в соответствии с инструкцией, представленной в отдельном файле. Все эти данные были внесены в базу портала РГО «Окружающий мир» через личный кабинет. Методические рекомендации по наблюдению за деревьями были адаптированы для детей и предоставлены сотрудниками ВИР.

За время проекта «Яблоки по науке» (2020 г.) на портале РГО «Окружающий мир» было размещено 591 наблюдение от 155 участников проекта. Наблюдения поступили из Архангельской, Астраханской, Белгородской, Владимирской, Вологодской, Воронежской, Калининградской, Калужской, Курской, Кемеровской, Кировской, Костромской, Ленинградской, Липецкой, Московской, Нижегородской, Новосибирской, Омской, Оренбургской, Орловской, Пензенской, Ростовской, Рязанской, Самарской, Саратовской, Свердловской, Смоленской, Тамбовской, Тульской, Тюменской, Ульяновской, Челябинской, Ярославской областей; из Республик Башкортостан, Бурятия, Карачаево-Черкесская, Карелия, Коми, Крым, Марий Эл, Мордовия, Татарстан; из Алтайского, Краснодарского Приморского, Ставропольского краев; городов Москва и Санкт-Петербург.

В 2021 году проект «Яблоки по науке» был трансформирован в «Плоды науки». При этом набор плодовых и ягодных культур расширен рябиной, смородиной, малиной и земляникой. Волонтерам было предложено проводить наблюдения за выбранным объектом на протяжении всего вегетационного периода начиная с фазы развития «начало вегетации» и заканчивая фазой «окончание листопада». Итогом работы волонтеров в 2021 году стало пополнение данных на портале РГО «Окружающий мир» – 1176 наблюдений от 196 участников проекта из 57 регионов.

Наблюдения поступили: Архангельская, Амурская, Астраханская, Брянская, Владимирская, Волгоградская, Воронежская, Ивановская, Иркутская, Калужская, Кемеровская, Кировская, Курганская, Ленинградская, Липецкая, Московская, Нижегородская, Рязанская, Новгородская, Новосибирская, Омская, Оренбургская, Псковская, Ростовская, Самарская, Саратовская, Сахалинская, Свердловская, Тамбовская, Тюменская, Ульяновская, Челябинская, Ярославская области; Республики Коми, Крым, Мордовия, Бурятия, Карелия, Татарстан, Башкортостан, Марий Эл, Саха, Хакасия, Дагестан, Адыгея, Удмуртия, Чувашия; Алтайский, Краснодарский, Пермский, Приморский, Ставропольский края; города Москва и Санкт-Петербург.

В 2022 году работа волонтеров в проекте «Плоды науки» была продолжена, в результате портал Фенологической сети РГО пополнился 1572 наблюдениями от 319 участников проекта.

За три года в проекте приняли участие более 600 человек из всех регионов нашей страны (рис. 1).

Следует отметить, что распределение участников по федеральным округам в 2021–2022 гг. практически соответствует проекту «Яблоки в науке» 2020 года. Лидерами остаются Центральный, Приволжский и Южные федеральные округа. Данный факт не является случайным, ведь именно в этих наиболее пригодны для развития

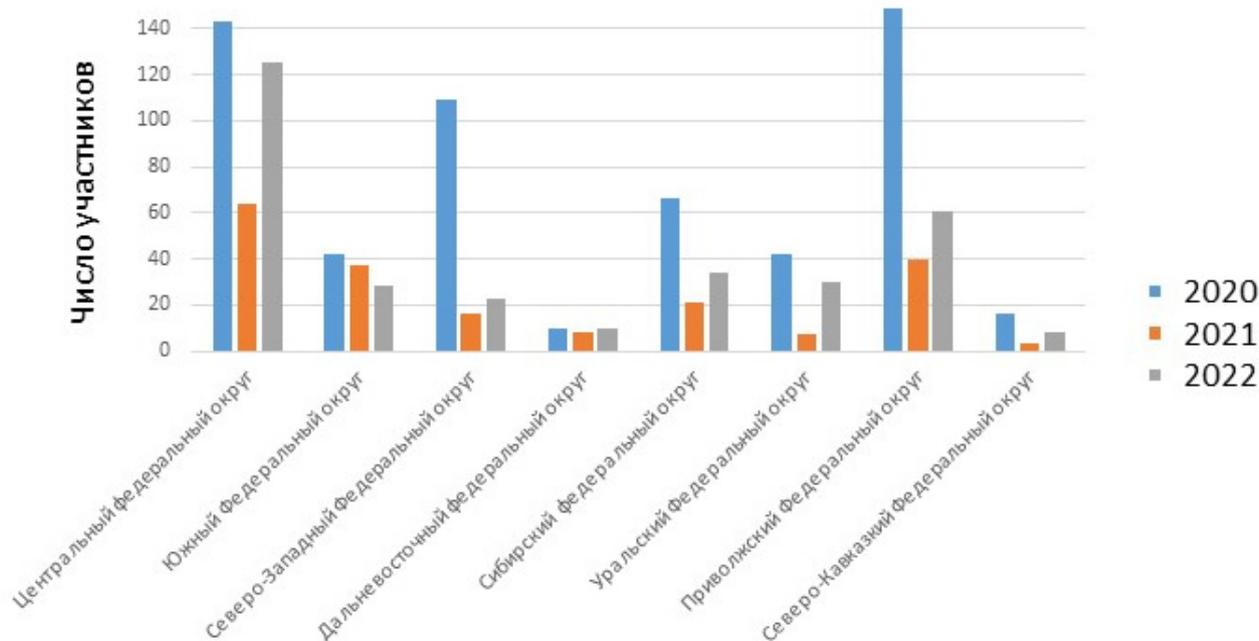


Рис. 1. Численность участников проекта в разные годы по регионам

Fig. 1. The number of project participants in different years by region

плодоводства регионах существуют зоны промышленного возделывания таких плодовых и ягодных культур, как яблоня, груша, черная смородина, земляника и малина.

Одной из задач, поставленной перед участниками проекта, был ежегодный мониторинг прохождения фенофаз у выбранных для наблюдения культур. К сожалению, только 17 человек участвовали в течении 2-х лет. Это Бобков Н. Ю. (Республика Бурятия), Гареев Д. М. (г. Севастополь), Головкова З. П. (Владимирская обл.), Исаява К. Г. (Рязанская обл.), Кислицин И. А. (Архангельская обл.), Коневский И. С. (Ульяновская обл.), Лихоконь А. С. (Московская обл.), Мамонтова В. А. (Тюменская обл.), Никанорова Т. С. (Саратовская обл.), Попов И. А. (Ростовская обл.), Срулев А. М. (Нижегородская обл.), Толоконникова Е. М. (Республика Коми), Фомин О. В. (Московская обл.), Хомосов В. Р. (Республика Бурятия), Чурбанова П. Д. (Ульяновская обл.), Шабунина В. Р. (Липецкая обл.), Юдина П. М. (Приморский край).

В 2021 году выделено 18 перспективных для отбора мест произрастания плодовых и ягодных культур. Среди них: дикорастущие груши, произрастающие на территории Карадагского природного заповедника (Алексеева А. А., республика Крым), дикорастущие груши, наблюдаемые в Ростовской области (Бабешкова А. А.), Курганской области (Васильева К. Е.), Самарская область (Овчинникова С. И.), Алтайский край (Чугунова И. В.); одичавшие генотипы груши, произрастающие на территории заброшенного участка в Челябинской области (Коростелинко В. М.) и в Приморском крае (Плотникова М. И.) как потенциальные источники хозяйственно ценных признаков (засухоустойчивость, зимостойкость, урожайность, устойчивость к болезням и вредителям) (рис. 2).

Представляют интерес для привлечения в коллекцию ВИР староместные сорта яблони, сохранившиеся в пределах заброшенных садов или садовых участков, найденные на территориях Брянской области (Балаханов А. Р.), Вологодской (Борисова Е. А.), Тамбовской области (Дробышева Е. Г., Дробышев П. П.), Московская

область (Сальникова Д. А.), г. Москва (Коньков Л. Д.) и г. Санкт-Петербург (бывший совхоз «Ударник», сад заложен в начале 50-х годов прошлого столетия) (Ткаченко А. Р.) и т. д.

Кислицын И. А. в течение двух лет проводил наблюдения за плодовыми и ягодными культурами на территории Архангельской области. Следует отметить, что до последнего времени данная территория считалась непригодной для выращивания данной группы культур. Выявленные генотипы (в том числе и яблоня культурная) представляют интерес как потенциальные источники зимостойкости и требует дальнейшего изучения.

В 2022 году выделены 23 перспективные точки отбора плодовых и ягодных культур. В первую очередь, это старые немецкие сады на территории Калининградской области (Горбань Д. С.): данные генотипы относятся к старым сортам яблони европейской селекции, что представляет огромный интерес в качестве адаптированного материала. На Сахалине выделены 2 места произрастания дикорастущей малины и место произрастания черной смородины – перспективные генотипы для изучения и использования в селекции для выведения местных сортов ягодных культур. На Камчатке отмечено место произрастания культурной яблони, процесс интродукции, проводимой местным населением позволит выявить генотипы, хорошо адаптирующиеся в данных условиях.

Перспективными для привлечения и изучения в коллекцию ВИР и других научных учреждениях можно считать генотипы груши культурной и черной смородины, произрастающие в условиях резко континентального климата Красноярского края (Анфицера С. С., Зарайская Н. М.) как источники ценных признаков зимостойкости и засухоустойчивости.

Перспективными для включения в маршрут экспедиции являются места произрастания яблони (культурной и дикой), груши и земляники в Челябинской, Свердловской, Омской, Кемеровской областях и Удмуртии (волонтеры – Богданов Ф. А., Гасников С. С., Кокшаров В. С.,



Рис. 2. Груша. Курганская область, 2021 г. (фото К. Е. Васильевой)
Fig. 2. Pear. Kurgan Province, 2021 (photo by K. E. Vasilyeva)

Брилева М. В., Прохоров В. Н., Андреасян Г. Л. и Матыцина Е. М., Золоторев Н. С.). Интересны для посещения специалистами заброшенные сады в Брянской (Бирюлина П. С), Московской (Бурханова А. А.), Калужской (Бакулина Е. Ю.) и Тульской областях (Комиссарова К. А.) с целью выявления сортового сортимента яблони, смородины красной, малины. Данные регионы являются традиционными для выращивания плодовых и ягодных культур, вместе с тем именно изучение сортового состава культур возможно даст основания для определения староместных или утерянных сортов этих культур.

Дополнительно выявлена точка произрастания земляники в условиях Архангельской области в Кенозерском национальном парке (данные волонтера Пономаревой-Руновой А. В.). Климат района расположения Кенозерского национального парка слабо континентальный с продолжительной многоснежной умеренно холодной зимой, короткой весной с неустойчивыми температурами, умеренно теплым летом, продолжительной ненастной осенью (рис. 3).

Прокопенко А. С. описывает равнинную территорию на берегу реки Коксы (Алтайский край), покрытую смешанным лесом из березы, осины, лиственницы, ели. Во втором ярусе встречаются кустарники: черемуха, боярышник, красная и черная смородина. Приведенные данные являются перспективными для включения в маршруты экспедиций научных учреждений, направленных на сбор дикорастущих плодовых и ягодных культур.

Природные условия в Республики Бурятия являются не очень комфортными для произрастания плодовых культур, так как температурный режим резко континентальный, самый теплый месяц в году – июль, температура доходит до +35°C, холодно становится уже в августе, рельеф холмистый, часто дует ветер. Ушаковым В. В. найдено место произрастания груши дикорастущей, которая в данных условиях не только произрастает, но и плодоносит, то есть достаточно адаптировалась к условиям среды. Это может служить поводом для привлечения данного образца в коллекцию ВИР.



Рис. 3. Земляника лесная (*Fragaria vesca* L.). Архангельская область, 2022 г. (фото А. В. Пономаревой-Руновой)
Fig. 3. Strawberry (*Fragaria vesca* L.). Arkhangelsk Province, 2022 (photo by A. V. Ponomareva-Runova)

Подводя итог двухлетней работы проекта «Плоды по науке», можно выделить несколько важных моментов. Первое – определено несколько перспективных локаций для включения в маршруты экспедиционных обследований территорий как в Европейской части России, так и на о. Сахалин, в Алтайском крае, на территориях Красноярского края, Челябинской, Свердловской, Омской, Кемеровской областей и Удмуртии. Для изучения сортового состава заброшенных садов определены интересные точки, в том числе заброшенный немецкий сад на территории Калининградской области и бывший совхоз «Ударник», сад в котором был заложен в начале 50-х годов прошлого столетия на территории, входящей в состав современного Санкт-Петербурга. Сортимент старых колхозных садов еще предстоит определить. Такие сорта ис-

пользовались в традиционных агросистемах, но вышли из сельскохозяйственного производства, однако по настоящее время представляют определенную научную, социально-экономическую, культурно-историческую ценность; не отличаясь высокой урожайностью, они обладают особой приспособленностью к местным условиям. Данный материал может быть привлечен в селекционные программы по получению сортов ягодных культур, пригодных к возделыванию в условиях Крайнего Севера. В перспективе планируется создание карт с нанесением всех выявленных точек произрастания плодовых и ягодных культур для уточнения их ареала.

Мы благодарим партнеров за организационную помощь в осуществлении настоящего проекта и рассчитываем на его продолжение и расширение.

Информация об авторах

Надежда Геннадьевна Тихонова, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44, n.g.tikhonova@vir.nw.ru, <https://orcid.org/0000-0001-7098-7662>

Юлия Васильевна Ухатова, кандидат биологических наук, заместитель директора, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44, y.ukhatova@vir.nw.ru, <https://orcid.org/0000-0001-9366-0216>

Алексей Алексеевич Заварзин, кандидат биологических наук, заместитель директора, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44, a.zavarzin@vir.nw.ru, <https://orcid.org/0000-0003-1793-7556>

Дмитрий Романович Владимиров, кандидат географических наук, доцент, Воронежский государственный университет, 394018 Россия, Воронеж, Университетская пл., 1, фенолог Департамента по работе с молодежью Исполнительной дирекции РГО, 109012 Россия, Москва, Новая площадь, 10, стр. 2, Dmitriy.Vladimirov@rgo.ru, <https://orcid.org/0009-0006-6028-3112>

Антон Алексеевич Юрманов, младший научный сотрудник, Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина Российской академии наук, 127276 Россия, Москва, ул. Ботаническая, 4, директор Департамента по работе с молодежью Исполнительной дирекции РГО, 109012 Россия, Москва, Новая площадь, 10, стр. 2, Anton.Iurmanov@rgo.ru, <https://orcid.org/0000-0002-0270-8737>

Information about the authors

Nadezhda G. Tikhonova, Cand. Sci. (Biology), Senior Researcher, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, n.g.tikhonova@vir.nw.ru, <https://orcid.org/0000-0001-7098-7662>

Yulia V. Ukhatova, Cand. Sci. (Biology), Deputy Director, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44, Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, y.ukhatova@vir.nw.ru, <https://orcid.org/0000-0001-9366-0216>

Alexey A. Zavarzin, Cand. Sci. (Biology), Deputy Director, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources (VIR), 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, a.zavarzin@vir.nw.ru, <https://orcid.org/0000-0003-1793-7556>

Dmitry R. Vladimirov, Cand. Sci. (Geography), Associate Professor, Voronezh State University, 1 Universitetskaya Sq., Voronezh 394018, Russia, phenologist, Youth Department of the Executive Directorate of the Russian Geographical Society, build. 2, 10 Novaya Square, Moscow 109012, Russia, Dmitriy.Vladimirov@rgo.ru, <https://orcid.org/0009-0006-6028-3112>

Anton A. Iurmanov, Associate Researcher, N.V. Tsitsin Main Botanical Garden of the Russian Academy of Sciences, 4 Botanicheskaya St., Moscow 127276, Russia, Director, Youth Department of the Executive Directorate of the Russian Geographical Society, build. 2, 10 Novaya Square, Moscow 109012, Russia, Anton.Iurmanov@rgo.ru, <https://orcid.org/0000-0002-0270-8737>

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

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

Конфликт интересов: авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

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

Статья поступила в редакцию 04.05.2023; одобрена после рецензирования 29.05.2023; принята к публикации 01.06.2023. The article was submitted on 04.05.2023; approved after reviewing on 29.05.2023; accepted for publication on 01.06.2023.

ИСТОРИЯ АГРОБИОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ И ВИР. СЛАВНЫЕ ИМЕНА

Краткое сообщение

УДК 575.22

DOI: 10.30901/2227-8834-2023-2-251-256



Митрофанова Ольга Павловна (к 75-летию со дня рождения)

Е. В. Зуев, О. А. Ляпунова, Е. К. Хлесткина

Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, Санкт-Петербург, Россия

Автор, ответственный за переписку: Евгений Валерьевич Зуев, e.zuev@vir.nw.ru

3 июня 2023 года исполнилось 75 лет со дня рождения Ольги Павловны Митрофановой – доктора биологических наук, главного научного сотрудника отдела генетических ресурсов пшеницы ВИР.

Ключевые слова: ВИР, генетика, генетические ресурсы растений, Митрофанова Ольга Павловна, пшеница

Благодарности: авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы.

Для цитирования: Зуев Е.В., Ляпунова О.А., Хлесткина Е.К. Митрофанова Ольга Павловна (к 75-летию со дня рождения). *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2023;184(2):251-256. DOI: 10.30901/2227-8834-2023-2-251-256

HISTORY OF AGROBIOLOGICAL RESEARCH AND VIR. NAMES OF RENOWN

Brief report

DOI: 10.30901/2227-8834-2023-2-251-256

Olga P. Mitrofanova (celebrating the 75th birthday)

Evgeny V. Zuev, Olga A. Lyapunova, Elena K. Khlestkina

N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, St. Petersburg, Russia

Corresponding author: Evgeny V. Zuev, e.zuev@vir.nw.ru

On June 3, 2023, we celebrated the 75th birthday of Olga Pavlovna Mitrofanova, Doctor of Biological Sciences, Chief Researcher of the VIR Department of Wheat Genetic Resources.

Keywords: VIR, genetics, Olga Mitrofanova, plant genetic resources, wheat

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

For citation: Zuev E.V., Lyapunova O.A., Khlestkina E.K. Olga P. Mitrofanova (celebrating the 75th birthday). *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2023;184(2):251-256. DOI: 10.30901/2227-8834-2023-2-251-256

3 июня 2023 года исполнилось 75 лет со дня рождения Ольги Павловны Митрофановой (рис. 1) – доктора биологических наук, главного научного сотрудника отдела генетических ресурсов пшеницы ВИР, куратора коллекции озимой мягкой пшеницы и редких видов, старейшего сотрудника института, трудовая деятельность которого успешно длится более 50 лет.

После окончания в 1971 году Ленинградского государственного университета им. А.А. Жданова по специальности «Генетика и селекция растений» Ольга Павловна поступила на работу в ВИР в лабораторию белка и нуклеиновых кислот на должность старшего лаборанта.

Научную деятельность О.П. Митрофанова начала в 1973 году, поступив в аспирантуру ВИР, где обучалась с 1973 по 1976 г. В 1977 году защитила кандидатскую диссертацию «Генетический контроль глиадина мягкой пшеницы *Triticum aestivum* L.», а в 1997 – докторскую диссертацию на тему «Генетическая коллекция и ее роль в сохранении потенциала вида *Triticum aestivum* L.».

Более 10 лет (1983–1994) Ольга Павловна проработала в отделе генетики ВИР (рис. 2). Затем в должности ведущего научного сотрудника была переведена в отдел пшениц. Вся дальнейшая интенсивно протекающая научная деятельность доктора биологических наук О. П. Митрофановой тесно связана с отделом генетических ресурсов пшеницы ВИР, который она возглавляла с 1997 по 2017 г. (рис. 3, 4). В настоящее время Ольга Павловна – главный научный сотрудник этого отдела, руководитель работ по озимой мягкой и редким видам пшеницы; курируемая коллекция включает 20 634 образца.

В период с 2004 по 2007 г. она была руководителем от ВИР международного проекта FIGS (Focused Identification of Germplasm Strategy – Стратегия фокусированной идентификации гермоплазмы). В проекте принимали участие три крупных генетических банка семян – ВНИИР имени Н.И. Вавилова (Россия), ICARDA (Сирия) и AWCC (Австралия). Целью проекта было выделение засухоустойчивых и солеустойчивых форм среди местных пшениц, сохраняемых в коллекциях этих институтов (рис. 5).



Рис. 1. Ольга Павловна Митрофанова, 2007 г. (фото из личного архива)

Fig. 1. Olga Pavlovna Mitrofanova, 2007 (photo from the personal archive)



Рис. 2. Сотрудники отдела генетики ВИР на обходе поля, 1987 г.

Слева направо: Анатолий Федорович Мережко, Ольга Павловна Митрофанова, Татьяна Вениаминовна Лебедева, Борис Викторович Ригин (фото из архива отдела генетики ВИР)

Fig. 2. Scientists of the VIR Genetics Department at the field workshop, 1987. Left to right: Anatoly F. Merezhko, Olga P. Mitrofanova, Tatyana V. Lebedeva, Boris V. Rigin (photo from the archive of the VIR Genetics Department)



Рис. 3. Сотрудники отдела генетических ресурсов пшеницы ВИР, 2010 г. В центре стоит Ольга Павловна Митрофанова (фото из архива отдела ГР пшеницы ВИР)

Fig. 3. Scientists of the VIR Department of Wheat Genetic Resources, 2010.

Olga P. Mitrofanova is standing in the center (photo from the archive of the VIR Department of Wheat Genetic Resources)



Рис. 4. Сотрудники отдела генетических ресурсов пшеницы на обходе полей, Пушкин, июль 2001 г. (фото из архива отдела ГР пшеницы ВИР)

Fig. 4. Scientists of the VIR Department of Wheat Genetic Resources surveying their fields in Pushkin, July 2001 (photo from the archive of the VIR Department of Wheat Genetic Resources)



Рис. 5. Участники совещания по международному проекту FIGS, 2005 г.

Вторая слева в первом ряду – Ольга Павловна Митрофанова (фото из архива отдела ГР пшеницы ВИР)

Fig. 5. Participants of a meeting on the FIGS international project, 2005. Second from the left in the first row: Olga P. Mitrofanova (photo from the archive of the VIR Department of Wheat Genetic Resources)

Митрофанова Ольга Павловна – член ученого совета ВИР и диссертационного совета ВИР. Заместитель главного редактора журнала «Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции», член редакционной коллегии журнала «Vavilovia».

Научные интересы Ольги Павловны сосредоточены на исследовании генетических ресурсов пшеницы (Mitrofanova, 2012; Mitrofanova et al., 2016), направленном на выявление особенностей эволюции рода *Triticum* L. (Dragovich et al., 2009; Riaz et al., 2016; Novoselskaya-Dragovich et al., 2018; Badaeva et al., 2018; Temirbekova et al., 2019), на оценку генетического разнообразия пшеницы (Fadeeva et al., 2020; Fadeeva et al., 2022), на выявление особенностей наследования селекционно значимых признаков (Plotnikova et al., 2018; Riaz et al., 2018; Lysenko et al., 2019; Zverev et al., 2020; Shcherban et al., 2021; Gulyaeva et al., 2022), на маркирование ценных генов и разработку технологий маркер-контролируемого отбора (совместно с лабораторией молекулярной селекции и ДНК-паспортизации) (Porotnikov et al., 2020; Porotnikov et al., 2022a; Porotnikov et al., 2022b), на изучение линий, созданных от скрещивания мягкой озимой пшеницы с рожью (Puukkenen et al., 2019), и линий синтетической гексаплоидной пшеницы (Khakimova et al., 2019; Khakimova et al., 2021).

Ольга Павловна – автор (соавтор) свыше 210 научных работ. Среди них важное место занимают научные статьи в российских и зарубежных высокорейтинговых научных изданиях. В списке литературы приводим основные статьи юбиляра. Митрофанова О. П. является автором, соавтором, составителем и научным редактором изданий серии «Каталог мировой коллекции ВИР» (Mitrofanova et al., 2004; Volkova et al., 2008; Khakimova et al., 2020), методических указаний (Merezhko et al., 1999). Совместно с коллегами Митрофановой опубликован «Атлас разнообразия мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) по признакам колоса и зерновки»; впервые издание вышло в свет в 2013 г., 2-е издание – в 2019 г. (Zuev et al., 2019).

Ольга Павловна пользуется заслуженным авторитетом и уважением среди коллег, селекционеров, занимающихся созданием сортов озимой мягкой пшеницы, научной общественности Российской Федерации.

Коллектив ВИР с огромной теплотой и глубочайшим уважением поздравляет Ольгу Павловну с юбилеем! Желаем юбиляру здоровья, творческого вдохновения и дол-

гих лет активной научной жизни в раскрытии богатейшего потенциала мировой коллекции генетических ресурсов пшеницы!

References / Литература

- Badaeva E.D., Shishkina A.A., Goncharov N.P., Zuev E.V., Lysenko N.S., Mitrofanova O.P. et al. Evolution of *Triticum aestivum* Jakubz. from the position of chromosome analysis. *Russian Journal of Genetics*. 2018;54(6):629-642. DOI: 10.1134/S1022795418060029
- Dragovich A.Yu., Fisenko A.V., Mitrofanova O.P. Genetic diversity at bread wheat landraces on storage protein *Triticum aestivum* L. genes (gliadin coding genes). *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2009;166:75-81. [in Russian] (Драгович А.Ю., Фисенко А.В., Митрофанова О.П. Генетическое разнообразие местных сортов мягкой пшеницы *Triticum aestivum* L. по генам запасных белков (глиадинов). *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2009;166:75-81).
- Fadeeva I.D., Gazizov I.N., Khakimova A.G., Mitrofanova O.P. Source material for breeding winter bread wheat in the north of the Middle Volga region. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2020;181(4):71-82. [in Russian] (Фадеева И.Д., Газизов И.Н., Хакимова А.Г., Митрофанова О.П. Исходный материал для селекции озимой мягкой пшеницы на севере Среднего Поволжья. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2020;181(4):71-82). DOI: 10.30901/2227-8834-2020-4-71-82
- Fadeeva I.D., Ignatieva I.Yu., Khakimova A.G., Mitrofanova O.P. Source material for breeding winter bread wheat for grain quality in the north of the Middle Volga Region. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2022;183(1):118-126. [in Russian] (Фадеева И.Д., Игнатьева И.Ю., Хакимова А.Г., Митрофанова О.П. Исходный материал для селекции озимой мягкой пшеницы на качество зерна в условиях севера Среднего Поволжья. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2022;183(1):118-126). DOI: 10.30901/2227-8834-2022-1-118-126
- Gulyaeva E.I., Shaydayuk E.L., Veselova V.V., Smirnova R.E., Zuev E.V., Khakimova A.G., Mitrofanova O.P. Diversity of new Russian bread wheat cultivars according to leaf rust resistance genes. *Proceedings on Applied Botany,*

- Genetics and Breeding*. 2022;183(4):208-218. [in Russian] (Гультяева Е.И., Шайдаюк Е.Л., Веселова В.В., Смирнова Р.Е., Зувев Е.В., Хакимова А.Г., Митрофанова О.П. Разнообразие новых российских сортов мягкой пшеницы по генам устойчивости к бурой ржавчине. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2022;183(4):208-218). DOI: 10.30901/2227-8834-2022-4-208-218
- Khakimova A.G., Fadeeva I.D., Gazizov I.N., Mitrofanova O.P. Catalogue of the VIR global collection. Issue 925. Winter bread wheat (*Triticum aestivum* L.): Agrobiological description, adaptability and stability of accessions in the north of the Middle Volga region. St. Petersburg: VIR; 2020. [in Russian] (Хакимова А.Г., Фадеева И.Д., Газизов И.Н., Митрофанова О.П. Каталог мировой коллекции ВИР. Выпуск 925. Озимая мягкая пшеница (*Triticum aestivum* L.): Агробиологическая характеристика, адаптивная способность и стабильность образцов в условиях севера Среднего Поволжья. Санкт-Петербург: ВИР; 2020). DOI: 10.30901/978-5-907145-53-5
- 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., Gulyaeva 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. [in Russian] (Хакимова А.Г., Гультяева 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
- Lysenko N.S., Loseva V.F., Mitrofanova O.P. Winter hardiness of bread wheat from the VIR collection in environments of the Northwestern and Central Black Soil regions of Russia. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2019;180(3):41-49. [in Russian] (Лысенко Н.С., Лосева В.А., Митрофанова О.П. Зимостойкость мягкой пшеницы коллекции ВИР в условиях Северо-Западного и Центрально-Черноземного регионов России. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2019;180(3):41-49). DOI: 10.30901/2227-8834-2019-3-41-49
- Merezhko A.F., Udachin R.A., Zuev E.V., Filatenko A.A., Serbin A.A., Lyapunova O.A., Kosov V.Yu., Kurkiev U.K., Okhotnikova T.V., Navruzbekov N.A., Boguslavsky R.L., Abdulaeva A.K., Chikida N.N., Mitrofanova O.P., Potokina S.A. Replenishment, preservation in living form and study of the world collection of wheat, aegilops and triticales (Guidelines). St. Petersburg: VIR; 1999. [in Russian] (Мережко А.Ф., Удачин Р.А., Зувев Е.В., Филатенко А.А., Сербин А.А., Ляпунова О.А., Косов В.Ю., Куркиев У.К., Охотникова Т.В., Наврузбеков Н.А., Богуславский Р.Л., Абдулаева А.К., Чикида Н.Н., Митрофанова О.П., Потоккина С.А. Пополнение, сохранение в живом виде и изучение мировой коллекции пшеницы, эгилопса и тритикале (Методические указания). Санкт-Петербург: ВИР; 1999).
- Mitrofanova O., Badaeva E., Salina E. *Triticum timopheevii*, *T. araraticum* and *T. zhukovskii*, bread and durum wheat relatives carrying the G genome. In: *The World Wheat Book. A History of Wheat Breeding. Vol. 3*. Paris: Lavoisier-Tec & Doc; 2016. p.1167-1228.
- Mitrofanova O.P. Wheat genetic resources in Russia: current status and pre-breeding. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2012;16(1):10-20. [in Russian] (Митрофанова О.П. Генетические ресурсы пшеницы в России: состояние и предселекционное изучение. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2012;16(1):10-20).
- Mitrofanova O.P., Romanova Yu.A., Lyapunova O.A., Gashimov M.E., Gubareva N.K., Konarev A.V., Anfilova N.A. Catalogue of the VIR global collection. Issue 752. Rare types of wheat. Genetic diversity of spelt wheat (*Triticum spelta* L.) collection. St. Petersburg: VIR; 2004. [in Russian] (Митрофанова О.П., Романова Ю.А., Ляпунова О.А., Гашимов М.Э., Губарева Н.К., Конарев А.В., Анфилова Н.А. Каталог мировой коллекции ВИР. Выпуск 752. Редкие виды пшеницы. Генетическое разнообразие коллекции пшеницы спельты (*Triticum spelta* L.) ВИР. Санкт-Петербург: ВИР; 2004).
- Novoselskaya-Dravovich A.Y., Fisenko A.V., Konovalov F.A., Mitrofanova O.P., Shishkina A.A., Kudryavtsev A.M. Analysis of genetic diversity and evolutionary relationships among hexaploid wheats *Triticum* L. using LTR-retrotransposon-based molecular markers. *Genetic Resources and Crop Evolution*. 2018;65(7):187-198. DOI: 10.1007/s10722-017-0520-6
- Plotnikova L.Ya., Meshkova L.V., Gulyaeva E.I., Mitrofanova O.P., Lapochkina I.F. A tendency towards leaf rust resistance decrease in common wheat introgression lines with genetic material from *Aegilops speltoides* Tausch. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2018;22(5):560-567. [in Russian] (Плотникова Л.Я., Мешкова Л.В., Гультяева Е.И., Митрофанова О.П., Лапочкина И.Ф. Тенденция преодоления устойчивости к бурой ржавчине интрогрессивных линий мягкой пшеницы с генетическим материалом *Aegilops speltoides* Tausch. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2018;22(5):560-567). DOI: 10.18699/VJ18.395
- Porotnikov I.V., Antonova O.Yu., Mitrofanova O.P. Molecular markers in the genetic analysis of crossability of bread wheat with rye. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2020;24(6):557-567. DOI: 10.18699/VJ20.649
- Porotnikov I.V., Mitrofanova O.P., Antonova O.Yu. 16A system of molecular markers to identify alleles of the *Rht-D1* and *Rht-D1* genes controlling reduced height in bread wheat. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2022a;26(2):128-138. DOI: 10.18699/VJGB-22-16
- Porotnikov I.V., Puukkenen V.P., Antonova O.Yu., Mitrofanova O.P. The efficiency of molecular markers of the *SKr* suppressor gene that determines the crossability of common wheat with rye. *Ecological Genetics*. 2022b;20(3):203-214. [in Russian] (Поротников И.В., Пюккенен В.П., Антонова О.Ю., Митрофанова О.П. Эффективность молекулярных маркеров гена-супрессора *SKr*, определяющего скрещиваемость мягкой пшеницы с рожью посевной. *Экологическая генетика*. 2022b;20(3):203-214). DOI: 10.17816/ecogen110867
- Puukkenen V.P., Pendinen G.I., Mitrofanova O.P. The characteristics of primary hybrids obtained in crosses between common wheat from China and cultivated rye. *Russian Journal of Genetics*. 2019;55(11):1306-1314. DOI: 10.1134/S1022795419110115
- Riaz R., Athiyannan N., Periyannan S.K., Afanasenko O., Mitrofanova O.P., Platz G.J. et al. Unlocking new alleles for leaf rust resistance in the Vavilov wheat collection. *Theoretic-*

- cal and Applied Genetics*. 2018;131(1):127-144. DOI: 10.1007/s00122-017-2990-5
- Riaz A., Hathorn A., Dinglasan E., Ziemls L., Richard C., Singh D., Mitrofanova O. et al. Into the vault of the Vavilov wheats: old diversity for new alleles. *Genetic Resources and Crop Evolution*. 2016;64(3):531-544. DOI: 10.1007/s10722-016-0380-5
- Shcherban A.B., Kuvaeva D.D., Mitrofanova O.P., Khvernenets S.E., Pryanishnikov A.I., Salina E.A. Targeting the *B1* gene and analysis of its polymorphism associated with awned/awnless trait in Russian germplasm collections of common wheat. *Plants*. 2021;10(11):2285. DOI: 10.3390/plants10112285
- Temirbekova S.K., Ovsyankina A.V., Ionova N.E., Cheremisova T.D., Afanasyeva Y.V., Mitrofanova O.P., Al-Azawi Nagham M.H. Enzymatic activity in the resistance stress of winter wheat from different sources in the non-black land of the Center of Russian Federation. *Plant Archives*. 2019;19(1):1653-1658. Available from: [http://plantarchives.org/PDF%2019-1/1653-1658%20\(4797%20F\).pdf](http://plantarchives.org/PDF%2019-1/1653-1658%20(4797%20F).pdf) [accessed Apr. 21, 2023].
- Volkova G.V., Anpilogova L.K., Andronova A.E., Kremneva O.Yu., Kovalenko L.S., Vaganova O.F. Mitrofanova O.P., Lyapunova O.A., Zuev E.V., Khakimova A.G., Chikida N.N. Catalogue of the VIR global collection. Issue 786. Sources of resistance of wheat and aegilops to pathogens. St. Petersburg: VIR; 2008. [in Russian] (Волкова Г.В., Анпилогова Л.К., Андропова А.Е., Кремнева О.Ю., Коваленко Л.С., Ваганова О.Ф. Митрофанова О.П., Ляпунова О.А., Зуев Е.В., Хакимова А.Г., Чикида Н.Н. Каталог мировой коллекции ВИР. Выпуск 786. Источники устойчивости пшеницы и эгилопса к возбудителям болезней. Санкт-Петербург: ВИР; 2008).
- Zuev E.V., Amri A., Brykova A.N., Pyukkenen V.P., Mitrofanova O.P. Atlas of bread wheat (*Triticum aestivum* L.) genetic diversity based on spike and kernel characters. 2nd ed. St. Petersburg: VIR; 2019. [in Russian] (Зуев Е.В., Амри А., Брыкова А.Н., Пюккенен В.П., Митрофанова О.П. Атлас разнообразия мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) по признакам колоса и зерновки. 2-е изд. Санкт-Петербург: ВИР; 2019).
- Zverev A.O., Pershina E.V., Shapkin V.M., Kichko A.K., Mitrofanova O.P., Kobylanskii V.D. et al. Molecular analysis of the rhizosphere microbial communities from graminaceous plants grown on contrasting soils. *Microbiology*. 2020;89(2):231-241. DOI: 10.1134/S002626172001018X

Информация об авторах

Евгений Валерьевич Зуев, кандидат сельскохозяйственных наук, ведущий научный сотрудник, и. о. зав. отделом, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44, e.zuev@vir.nw.ru, <https://orcid.org/0000-0001-9259-4384>

Ольга Александровна Ляпунова, кандидат сельскохозяйственных наук, ведущий научный сотрудник, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44, o.liapounova@vir.nw.ru, <https://orcid.org/0000-0003-2164-4510>

Елена Константиновна Хлесткина, доктор биологических наук, профессор РАН, директор, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова (ВИР), 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44, director@vir.nw.ru, <https://orcid.org/0000-0002-8470-8254>

Information about the authors

Evgeny V. Zuev, Cand. Sci. (Agriculture), Leading Researcher, Acting Head of a Department, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, e.zuev@vir.nw.ru, <https://orcid.org/0000-0001-9259-4384>

Olga A. Lyapunova, Cand. Sci. (Agriculture), Leading Researcher, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000 Russia, o.liapounova@vir.nw.ru, <https://orcid.org/0000-0003-2164-4510>

Elena K. Khlestkina, Dr. Sci. (Biology), Professor of the RAS, Director, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, director@vir.nw.ru, <https://orcid.org/0000-0002-8470-8254>

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

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

Конфликт интересов: авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

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

Статья поступила в редакцию 03.05.2023; одобрена после рецензирования 26.05.2023; принята к публикации 01.06.2023. The article was submitted on 02.06.2023; approved after reviewing on 26.05.2023; accepted for publication on 01.06.2023.

**Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции /
Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding**

**Научный рецензируемый журнал /
Scientific Peer Reviewed Journal**

ISSN 2227-8834 (Print); ISSN 2619-0982 (Online)
4 выпуска в год (ежеквартально) / Publication frequency: quarterly
<https://elpub.vir.nw.ru>; e-mail: trudyVIR@vir.nw.ru

Языки: русский, английский / Languages: Russian, English
Индексируется в РИНЦ (НЭБ), Scopus, RSCI, DOAJ, AGRIS, входит в перечень изданий, публикации которых учитываются Высшей аттестационной комиссией России (ВАК РФ) при защите диссертаций на соискание ученых степеней кандидата и доктора наук / Indexed/abstracted by the Russian Science Citation Index on eLIBRARY.RU platform, Scopus, Russian Science Citation Index (RSCI) on the Web of Science platform, DOAJ, AGRIS, included in the list of publications recognized by the Russian Higher Attestation Commission (VAK RF) when candidate and doctoral dissertations are defended.

Открытый доступ к полным текстам / Open access to full texts

<https://elpub.vir.nw.ru>
<http://www.vir.nw.ru/trudy>
<https://www.elibrary.ru/contents.asp?titleid=27909>

Требования к статьям и правила рецензирования, электронный архив в открытом доступе и иная дополнительная информация размещены на сайте журнала <https://elpub.vir.nw.ru> / Full information for authors, reviewers, and readers (open access to electronic versions and subscription to print editions) can be found at <https://elpub.vir.nw.ru>

Прием статей через электронную редакцию на сайте журнала <https://elpub.vir.nw.ru>. Предварительно необходимо зарегистрироваться как автору, затем в правом верхнем углу страницы выбрать «Отправить рукопись». После завершения загрузки материалов обязательно выбрать опцию «Отправить письмо», в этом случае редакция автоматически будет уведомлена о получении новой рукописи / Manuscripts are accepted via the online editing resource at the Journal's website <https://elpub.vir.nw.ru>. The sender needs to register as the author and select in the upper righthand corner "Send a manuscript". After the loading of the materials, the option "Send a letter" is to be chosen, so that the editors would be automatically informed that a new manuscript has been received.

Научный редактор: *Е.А. Соколова*
Корректурa: *А.Г. Крылов*
Компьютерная верстка: *А.В. Иванов*

Адрес редакции:

Россия, 190000, Санкт-Петербург, ул. Большая Морская, д. 42
Тел.: (812) 314-49-14; e-mail: trudyVIR@vir.nw.ru; i.kotielkina@vir.nw.ru

Почтовый адрес редакции

Россия, 190000, Санкт-Петербург, ул. Большая Морская, д. 42, 44

Подписано в печать 28.06.2023. Формат 70×100¹/₈.
Бумага офсетная. Печать офсетная.
Печ. л. 32,125. Тираж 100 экз. Заказ № 379/2.

Федеральное государственное бюджетное научное учреждение
«Федеральный исследовательский центр
Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова» (ВИР),
редакционно-издательский сектор ВИР

Россия, 190000, Санкт-Петербург, ул. Большая Морская, д. 42

000 «Р-КОПИ»
190000, Санкт-Петербург, пер. Гривцова, д. 6, литер Б

