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

ТРУДЫ ПО ПРИКЛАДНОЙ БОТАНИКЕ, ГЕНЕТИКЕ И СЕЛЕКЦИИ, том 185

выпуск 4

(основаны Р. Э. Регелем в 1908 г.)

САНКТ-ПЕТЕРБУРГ
2024

PROCEEDINGS ON APPLIED BOTANY, GENETICS AND BREEDING, vol. 185

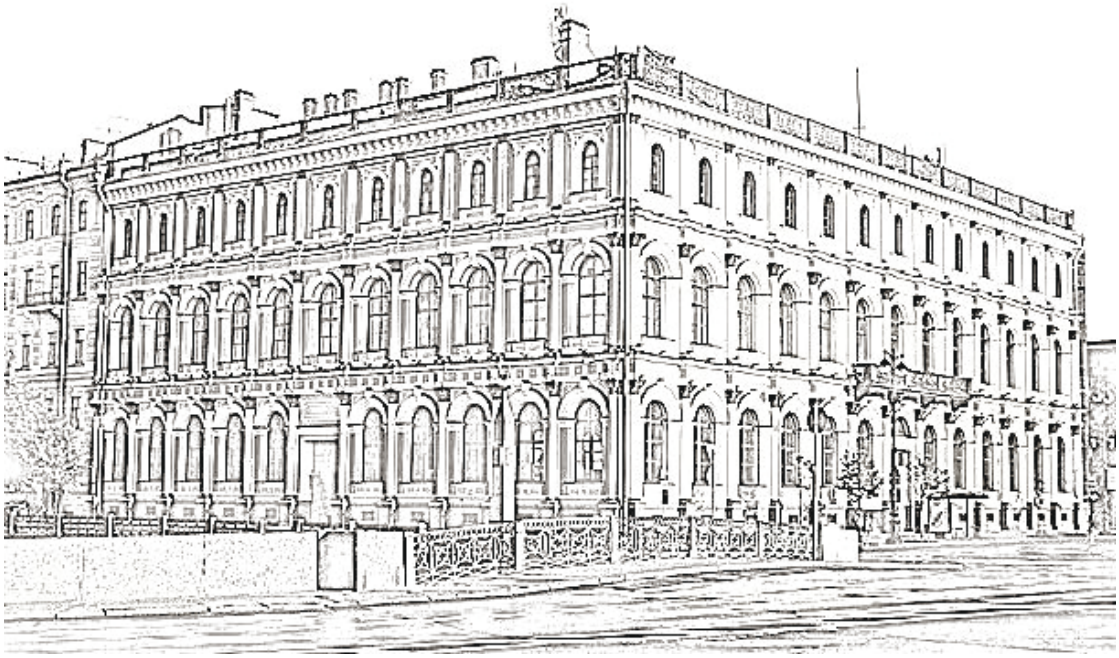
issue 4

(founded by Robert Regel in 1908)

ST. PETERSBURG
2024

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)



ISSN 2227-8834 (Print)
ISSN 2619-0982 (Online)

Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции

2024 Том 185 выпуск 4

DOI: 10.30901/2227-8834-2024-4
https://elpub.vir.nw.ru

Научный рецензируемый журнал
Издается 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)
Думачева Елена Владимировна, д-р биол. наук (Россия)
Зотеева Надежда Мубаровна, д-р биол. наук (Россия)
Зуев Евгений Валерьевич, канд. с.-х. 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)
Ткаченко Кирилл Гавриилович, д-р биол. наук (Россия)
Туруспеков 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)
Бервийе Андре Жан, 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)

© Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, 2024

ISSN 2227-8834 (Print)
ISSN 2619-0982 (Online)

Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding

2024 Volume 185 issue 4

DOI: 10.30901/2227-8834-2024-4
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
Elena V. Dumacheva, 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. Silantyeva, 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
Kirill G. Tkachenko, Dr. 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
Evgeny V. Zuev, Cand. Sci. (Agriculture), 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
André Jean Bervillé, Dr., France
Lyudmila A. Bespalova, 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

© Federal Research Center
the N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 2024

УДК 58:575:631.522/.524:633/635:632(066)

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, 2024. Т. 185, вып. 4. 290 с.

Рекомендованы приоритетные к сохранению дикие родичи культурных растений Адыгеи. Исследована фитоценотическая приуроченность хмеля обыкновенного на юге Западной Сибири. Проведена сравнительная оценка содержания фотосинтетических пигментов среди представителей внутривидовых таксонов *Pisum sativum* L. Охарактеризованы адаптационные показатели перспективных сортов сои в условиях юга Дальнего Востока. Определено влияние норм высева семян некоторых сельскохозяйственных культур на квантовый выход фотосинтеза. Рассмотрены особенности водного режима и работы фотосинтетического аппарата у садовых роз в условиях засухи. Изучен продукционный процесс растений яровой пшеницы в системе биологического земледелия. Приведены результаты комплексного изучения образцов яровой пшеницы коллекции ВИР по селекционно ценным признакам. Выделен исходный материал для селекции голозерного ячменя в Северо-Западном регионе России. Проанализировано генетическое разнообразие образцов кафрского сорго из коллекции ВИР по кафирин-кодирующим локусам. Проведено структурирование генетической коллекции подсолнечника. Исследованы *TFL1*-подобные гены у контрастных по типу роста образцов *Vigna unguiculata* (L.) Walp. Изучен полиморфизм локуса *FaRca1* с целью выявления устойчивых к *Colletotrichum acutatum* генотипов земляники. Описаны: районированные сорта абрикоса в Челябинской области; новый сорт персика ‘Мечта’ селекции Никитского ботанического сада. Рассмотрены генетические взаимосвязи селекционных форм *Prunus armeniaca* L. из коллекции генофонда Горного ботанического сада Дагестана. По окраске соцветий дан анализ разнообразия коллекции *Lupinus angustifolius* L. ВИР. Проведен молекулярный скрининг образцов редких тыквенных культур на наличие маркеров генов и QTL, контролирующих устойчивость к мучнистой росе. Освещены результаты сравнительного анализа биоморфологической и географической структур сегетальных флор ряда регионов России. Оформлены номенклатурные стандарты сортов овса (*Avena sativa* L.) уральской, сибирской селекции и селекции НИИ сельского хозяйства Северного Зауралья. Дано обоснование перспективам развития семеноводства белокочанной капусты в Республике Дагестан. Обсуждаются: вопросы NGS-секвенирования в селекционно-генетических исследованиях сои; семейство генов *OsGATA* как перспективный кандидат для применения CRISPR/Cas-технологии редактирования генома с целью улучшения пищевых и урожайных качеств риса (*Oryza sativa* L.). Опубликовано краткое сообщение о жизни и деятельности профессора, доктора биологических наук Александра Андреевича Рихтера – крупного ученого, специалиста в области создания новых сортов орехоплодных и субтропических плодовых растений.

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, 2024

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, 2024. Vol. 185, iss. 4. 290 p.

A number of crop wild relatives from Adygea are recommended as conservation priorities. Phytocenotic arrangement of the common hop in the south of Western Siberia has been explored. The content of photosynthetic pigments has been assessed in representatives of *Pisum sativum* L. intraspecific taxa. Adaptive characteristics of promising soybean cultivars have been tested under the conditions of the south of the Russian Far East. Seeding rates of some crops have been found to influence the quantum yield of photosynthesis. Special features of the water regime and the photosynthetic apparatus are considered for garden roses under drought conditions. The production process of spring wheat plants is discussed in the context of biological agriculture. The results of a comprehensive study of spring wheat accessions from VIR according to their breeding characteristics are presented. Source material has been selected for naked barley breeding in the Russian Northwest. Genetic diversity in kafirin-encoding loci has been analyzed for kaffir sorghum accessions from the VIR collection. The genetic collection of sunflower has been structured. *TFL1*-like genes have been studied in *Vigna unguiculata* (L.) Walp. accessions with different growth habit types. The polymorphism at the *FaRca1* locus has been investigated to identify strawberry genotypes resistant to *Colletotrichum acutatum*. Apricot cultivars approved for the environments of Chelyabinsk Province are described, and the new peach cultivar ‘Mechta’ developed at the Nikita Botanical Gardens is introduced. Genetic relationships in the breeding material of *Prunus armeniaca* L. from the collection of the Mountain Botanical Garden, Dagestan, are examined. The inflorescence color has been used to characterize the diversity of *Lupinus angustifolius* L. preserved at VIR. Molecular screening of rare cucurbit accessions has been performed to detect markers for genes and QTLs controlling resistance to powdery mildew. Biomorphological and geographic features of segetal floras in a number of regions in Russia have undergone comparative evaluation. Nomenclatural standards are formulated for the oat cultivars (*Avena sativa* L.) released in the Urals, Siberia, and by the Research Institute of Agriculture for the Northern Trans-Ural Region. Prospects for the development of white cabbage seed production in the Republic of Dagestan are debated. An insight is gained into the role of NGS in soybean breeding and genetic research, and why the *OsGATA* gene family is a promising candidate for applying the CRISPR/Cas genome editing technology to improve the nutritional and yield qualities of rice (*Oryza sativa* L.). A brief report is published to highlight the life and activities of Prof. Dr. Alexander A. Richter, a prominent scientist and plant breeding expert in the sphere of nut-bearing crops and subtropical fruit plants.

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, 2024

СОДЕРЖАНИЕ

МОБИЛИЗАЦИЯ И СОХРАНЕНИЕ ГЕНЕТИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ И ИХ ДИКИХ РОДИЧЕЙ

Багмет Л.В.
Дикие родичи культурных растений Адыгеи: инвентаризация и сохранение 9

Силантьева М.М., Мироненко О.Н., Овчарова Н.В., Чухина И.Г., Полтарацкая Ю.Р., Небылица А.В., Бычкова О.В., Мякишева Е.П.
Фитоценотическая приуроченность хмеля обыкновенного на юге Западной Сибири 20

ИЗУЧЕНИЕ И ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ГЕНЕТИЧЕСКИХ РЕСУРСОВ РАСТЕНИЙ

Бобков С.В., Башкирова К.А., Семенова Е.В., Вишнякова М.А.
Сравнительная оценка содержания фотосинтетических пигментов представителей внутривидовых таксонов *Pisum sativum* L. 32

Бутовец Е.С., Лукьянчук Л.М.
Адаптационные показатели перспективных сортов сои в условиях юга Дальнего Востока 47

Панченко К.С., Овчарова Н.В., Соколова Л.В., Силантьева М.М.
Влияние норм высева семян некоторых сельскохозяйственных культур на квантовый выход фотосинтеза 59

Пилькевич Р.А., Плугатарь С.В., Губанова Т.Б.
Особенности водного режима и работы фотосинтетического аппарата у садовых роз в условиях засухи 68

Шулико Н.Н., Юсова О.А., Киселёва А.А., Тукмачева Е.В., Юсов В.С., Кубасова Е.В., Корчагина И.А., Тимохин А.Ю.
Продукционный процесс растений яровой пшеницы в системе биологического земледелия 81

КОЛЛЕКЦИИ МИРОВЫХ ГЕНЕТИЧЕСКИХ РЕСУРСОВ КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ ДЛЯ РАЗВИТИЯ ПРИОРИТЕТНЫХ НАПРАВЛЕНИЙ СЕЛЕКЦИИ

Волкова Л.В., Амунова О.С., Харина А.В., Зуев Е.В.
Результаты комплексного изучения образцов яровой пшеницы коллекции ВИР по селекционно ценным признакам 94

Лукина К.А., Лоскутов И.Г., Хорева В.И., Ковалева О.Н.
Исходный материал для селекции голозерного ячменя в Северо-Западном регионе РФ 107

ГЕНЕТИКА КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ И ИХ ДИКИХ РОДИЧЕЙ

Алпатьева Н.В., Анисимова И.Н., Рязанова М.К., Васипов В.В., Абдуллаев Р.А., Романова О.И., Радченко Е.Е.
Генетическое разнообразие образцов кафрского сорго из коллекции ВИР по кафирин-кодирующим локусам 118

Гаврилова В.А., Анисимова И.Н., Алпатьева Н.В., Пороховинова Е.А.
Структурирование генетической коллекции подсолнечника 130

Крылова Е.А., Хлесткина Е.К.
TFL1-подобные гены у контрастных по типу роста образцов *Vigna unguiculata* (L.) Walp. 143

Лыжин А.С., Лукъянчук И.В.
Анализ полиморфизма локуса *FaRca1* для выявления устойчивых к *Colletotrichum acutatum* генотипов земляники 150

ОТЕЧЕСТВЕННАЯ СЕЛЕКЦИЯ НА СОВРЕМЕННОМ ЭТАПЕ

Гасымов Ф.М.
Районированные сорта абрикоса в Челябинской области 159

Месяц Н.В., Смыков А.В.
Новый сорт персика ‘Мечта’ селекции Никитского ботанического сада 167

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

Анатов Д.М., Супрун И.И., Степанов И.В., Османов Р.М., Токмаков С.В.
Анализ генетических взаимосвязей селекционных форм *Prunus armeniaca* L.
из коллекции генофонда Горного ботанического сада Дагестана 176

Власова Е.В., Егорова Г.П.
Разнообразие коллекции *Lupinus angustifolius* L. ВИР по окраске соцветий 186

Маркова Е.Н., Беренсен Ф.А., Гашкова И.В., Антонова О.Ю.
Молекулярный скрининг образцов редких тыквенных культур на наличие маркеров генов и QTL,
контролирующих устойчивость к мучнистой росе 196

СИСТЕМАТИКА, ФИЛОГЕНИЯ И ГЕОГРАФИЯ КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ И ИХ ДИКИХ РОДИЧЕЙ

Баранова О.Г., Третьякова А.С., Лунева Н.Н., Зверев А.А., Кондратков П.В., Терехина Т.А., Хасанова Г.Р., Ямалов С.М., Лебедева М.В., Багрикова Н.А.
Особенности биоморфологической и географической структур сегетальных флор ряда регионов России 209

Варганова И.В., Кардашина В.Е., Бессонова Л.В., Вяткина Р.И., Лебедева Н.В.
Номенклатурные стандарты сортов ярового овса (*Avena sativa* L.) уральской и сибирской селекции 221

Фомина М.Н., Иванова Ю.С, Лебедева Н.В., Варганова И.В.
Номенклатурные стандарты сортов овса (*Avena sativa* L.)
селекции НИИ сельского хозяйства Северного Зауралья 233

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

Куркиев К.У., Гаджимагомедова М.Х.
Перспективы развития семеноводства белокочанной капусты в Республике Дагестан 246

ОБЗОРЫ

Меньков М.Т., Розанова И.В., Евлаш А.Я., Хлесткина Е.К.
NGS-секвенирование в селекционно-генетических исследованиях сои 252

Нестерова Е.А., Швачко Н.А.
Семейство генов *OsGATA* как перспективный кандидат для применения CRISPR/Cas-технологии
редактирования генома с целью улучшения пищевых и урожайных качеств риса (*Oryza sativa* L.) 264

ИСТОРИЯ АГРОБИОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ И ВИР. СЛАВНЫЕ ИМЕНА

Рихтер А.А.
Создание сортов, расширяющих ареал возделывания миндаля:
к 120-летию со дня рождения Александра Андреевича Рихтера 281

CONTENTS

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

Bagmet L.V.
Crop wild relatives in Adygea: inventorying and conservation 9

Silantyeva M.M., Mironenko O.N., Ovcharova N.V., Chukhina I.G., Poltaratskaya Yu.R., Nebylitsa A.V., Bychkova O.V., Myakisheva E.P.
Phytocenotic arrangement of the common hop in the south of Western Siberia 20

STUDYING AND UTILIZATION OF PLANT GENETIC RESOURCES

Bobkov S.V., Bashkirova K.A., Semenova E.V., Vishnyakova M.A.
Comparative assessment of the photosynthetic pigment content among representatives of intraspecific taxa in *Pisum sativum* L. 32

Butovets E.S., Lukyanchuk L.M.
Adaptive characteristics of promising soybean cultivars under the conditions of the south of the Russian Far East 47

Panchenko K.S., Ovcharova N.V., Sokolova L.V., Silantyeva M.M.
Influence of seeding rates on the quantum yield of photosynthesis for some field crops 59

Pilkevich R.A., Plugatar S.A., Gubanova T.B.
Some special features of the water regime and the photosynthetic apparatus functioning in garden roses under drought conditions 68

Shuliko N.N., Yusova O.A., Kiselyova A.A., Tukmacheva E.V., Yusov V.S., Kubasova E.V., Korchagina I.A., Timokhin A.Yu.
The production process of spring wheat plants in the system of biological agriculture 81

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

Volkova L.V., Amunova O.S., Kharina A.V., Zuev E.V.
The results of a comprehensive study of spring wheat accessions from the VIR collection according to their breeding characteristics 94

Lukina K.A., Loskutov I.G., Khoreva V.I., Kovaleva O.N.
Source material for naked barley breeding in the Northwest of the Russian Federation 107

GENETICS OF CULTIVATED PLANTS AND THEIR WILD RELATIVES

Alpatieva N.V., Anisimova I.N., Ryazanova M.K., Vasipov V.V., Abdullaev R.A., Romanova O.I., Radchenko E.E.
Genetic diversity of kaffir sorghum accessions from the VIR collection in kafirin-encoding loci 118

Gavrilova V.A., Anisimova I.N., Alpatieva N.V., Porokhovinova E.A.
Structuring the genetic collection of sunflower 130

Krylova E.A., Khlestkina E.K.
TFL1-like genes in *Vigna unguiculata* (L.) Walp. with different growth habit types 143

Lyzhin A.S., Luk'yanchuk I.V.
Analysis of polymorphism at the *FaRca1* locus to identify strawberry genotypes resistant to *Colletotrichum acutatum* 150

DOMESTIC PLANT BREEDING AT THE PRESENT STAGE

Gasymov F.M.
Apricot cultivars approved for production in Chelyabinsk Province 159

Mesyats N.V., Smykov A.V.
New peach cultivar 'Mechta' developed at the Nikita Botanical Gardens 167

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

Anatov D.M., Suprun I.I., Stepanov I.V., Osmanov R.M., Tokmakov S.V.
Analysis of genetic relationships in the breeding material of *Prunus armeniaca* L. from the collection of the Mountain Botanical Garden, Dagestan 176

Vlasova E.V., Egorova G.P.
Diversity of VIR's collection of *Lupinus angustifolius* L. in the inflorescence color 186

Markova E.N., Berensen F.A., Gashkova I.V., Antonova O.Yu.
Molecular screening of rare cucurbit accessions for the presence of markers for genes and QTLs controlling resistance to powdery mildew 196

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

Baranova O.G., Tretyakova A.S., Luneva N.N., Zverev A.A., Kondratkov P.V., Terekhina T.A., Khasanova G.R., Yamalov S.M., Lebedeva M.V., Bagrikova N.A.
Features of the biomorphological and geographic structure of segetal floras in a number of regions in Russia 209

Varganova I.V., Kardashina V.E., Bessonova L.V., Vyatkina R.I., Lebedeva N.V.
Nomenclatural standards for the spring oat cultivars (*Avena sativa* L.) developed in the Urals and Siberia 221

Fomina M.N., Ivanova Yu.S., Lebedeva N.V., Varganova I.V.
Nomenclatural standards of oat (*Avena sativa* L.) cultivars released by the Research Institute of Agriculture for the Northern Trans-Ural Region 233

BRIEF REPORTS

Kurkiev K.U., Gadjimagomedova M.Kh.
Prospects for the development of white cabbage seed production in the Republic of Dagestan 246

SURVEYS

Menkov M.T., Rozanova I.V., Evlash A.Ya., Khlestkina E.K.
Next-generation sequencing in soybean breeding and genetic research 252

Nesterova E.A., Shvachko N.A.
The *OsGATA* gene family as a promising candidate for applying the CRISPR/Cas genome editing technology to improve the nutritional and yield qualities of rice (*Oryza sativa* L.) 264

HISTORY OF AGROBIOLOGICAL RESEARCH AND VIR. NAMES OF RENOWN

Richter A.A.
Development of cultivars that expand the area of almond cultivation: commemorating the 120th birthday of Prof. Alexander An. Richter 281

МОБИЛИЗАЦИЯ И СОХРАНЕНИЕ ГЕНЕТИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ И ИХ ДИКИХ РОДИЧЕЙ

Научная статья
УДК 581.9:502.75(470.621)
DOI: 10.30901/2227-8834-2024-4-9-19

CC BY

Дикие родичи культурных растений Адыгеи: инвентаризация и сохранение

Л. В. Багмет

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

Автор, ответственный за переписку: Лариса Владимировна Багмет, herbar@yandex.ru

Актуальность. Для создания современных сортов культурных растений с каждым годом все актуальнее становится поиск новых источников ценных хозяйственных признаков. Для решения этой задачи особую ценность представляют дикие родичи культурных растений (ДРКР), в первую очередь как носители устойчивости к неблагоприятным факторам. Оценка состояния ДРКР является важнейшей частью изучения генетических ресурсов растений (ГРР) с целью их дальнейшего сохранения.
Материалы и методы. Материалом для исследования послужили гербарные фонды (WIR, LE, MW, MAY), результаты собственных экспедиционных обследований (2006, 2009, 2014, 2016, 2019, 2020, 2022 г.) и литературные источники.
Результаты. Установлено, что в природных растительных сообществах Республики Адыгеи встречаются 388 видов ДРКР, относящихся к 116 родам 35 семейств. Виды были распределены по группам (рангам) селекционной ценности: к первой группе отнесено 125 видов, ко второй – 104 вида, к третьей – 42 вида, к четвертой – 109 видов, к пятой – 9 видов. По типу хозяйственного использования преобладают виды кормового (207), медоносного (158) и пищевого (141) назначения; в качестве лекарственных могут быть использованы 128, декоративных – 96, сидератов – 86, технических – 48, рекультивационных – 26 видов. В составе флоры ДРКР – 43 эндемика различного уровня и 12 реликтовых видов.
Заключение. По результатам исследования приоритетными к сохранению мы считаем 28 видов. На основе гербарных данных составлены карты местонахождений этих видов в Адыгее, для эффективного сохранения рекомендовано сочетание мер *in situ* и *ex situ*.

Ключевые слова: генетические ресурсы растений, Российский Кавказ, уязвимые виды, сохранение *in situ* и *ex situ*, особо охраняемые природные территории

Благодарности: работа выполнена в рамках государственного задания согласно тематическому плану ВИР по проекту № FGEM-2022-0006 «Раскрытие научного потенциала гербарной коллекции ВИР как особой специфической единицы хранения мирового агробиоразнообразия для научно обоснованной мобилизации, эффективного изучения и сохранения генофонда культурных растений и их диких родичей» с использованием фондов Гербария культурных растений мира, их диких родичей и сорных растений (WIR), Гербария высших растений Ботанического института им. В.Л. Комарова (LE), Гербария государственного университета имени М.В. Ломоносова (MW) и Гербария Адыгейского государственного университета (MAY).
Автор благодарит рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы.

Для цитирования: Багмет Л.В. Дикие родичи культурных растений Адыгеи: инвентаризация и сохранение. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2024;185(4):9-19. DOI: 10.30901/2227-8834-2024-4-9-19

© Багмет Л.В., 2024

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

Original article
DOI: 10.30901/2227-8834-2024-4-9-19

Crop wild relatives in Adygea: inventorying and conservation

Larisa V. Bagmet

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

Corresponding author: Larisa V. Bagmet, herbar@yandex.ru

Background. Searching for new sources of valuable agronomic traits is becoming ever more urgent in the context of the development of modern crop cultivars. With this in view, crop wild relatives (CWR) are of special importance as carriers of resistance to unfavorable stressors. Evaluation of their status is an essential part of plant genetic resources (PGR) management with the aim of their further conservation.
Materials and methods. Herbarium holdings (WIR, LE, MW, and MAY), our own plant explorations (2006, 2009, 2014, 2016, 2019, 2020, and 2022), and published sources served as the materials for this study.
Results. The study resulted in identifying 388 CWR species, belonging to 116 genera of 35 families, within the natural plant communities in Adygea. Those species were classified into groups (ranks) according to their breeding value: 125 species into the first group, 104 into the second, 42 into the third, 109 into the fourth, and 9 into the fifth. Ranking according to economic uses showed that forage (207 spp.), melliferous (158) and food species (141) prevailed, followed by medicinal (128), ornamental (86), green manure (86), industrial (48), and revegetation (26) species. The CWR flora included 43 endemic species of various levels, and 12 relict species.
Conclusions. As a result of the study, 28 CWR species were prioritized as subject to conservation. Maps were made on the basis of herbarium data to show the localities of those species in Adygea. A combination of *in situ* and *ex situ* approaches was recommended for their effective conservation.

Keywords: plant genetic resources, Russian Caucasus, vulnerable species, *in situ* and *ex situ* conservation, specially protected natural areas

Acknowledgements: the research was carried out within the framework of the state tasks assigned to the N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources (VIR), No. FGEM-2022-0006 "Disclosing the scientific potential of the herbarium collection at VIR as an independent specific unit of worldwide agricultural biodiversity conservation for scientifically justified mobilization, effective studying and preservation of genetic diversity", using the holdings of the Herbarium of Cultivated Plants of the World, Their Wild Relatives, and Weeds (WIR); Vascular Plants Herbarium of the Komarov Botanical Institute (LE); Herbarium of the Moscow State University (MW); and Herbarium of Adygea State University (MAY).
The author thanks the reviewers for their contribution to the peer review of this work.

For citation: Bagmet L.V. Crop wild relatives in Adygea: inventorying and conservation. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2024;185(4):9-19. DOI: 10.30901/2227-8834-2024-4-9-19

Введение

Сохранение генетических ресурсов растений (ГРР) является необходимым условием их эффективного использования для решения пищевых потребностей нынешнего и будущих поколений. Важнейший компонент ГРР – дикие родичи культурных растений (ДРКР), так как они обладают большим разнообразием ценных признаков, утраченных культурными растениями в процессе селекции. Целенаправленная мобилизация, использование и сохранение ДРКР невозможны без тщательного и всестороннего их изучения. Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова (ВИР) на протяжении многих лет проводит планомерное изучение ДРКР (Chukhina, 2001; Smekalova, Chukhina, 2005, 2011; Smekalova, 2008; Khlestkina, Chukhina, 2020; Chukhina et al., 2020). Составление аннотированных списков и выделение приоритетных к сохранению видов ДРКР обычно осуществляется для отдельных регионов согласно административно-территориальному делению России (Miftakhova et al., 2014; Talovina, Aistova, 2017, 2019; Bagmet, Taisumov, 2018; Shipilina, 2018, 2019; Bagmet, 2021).

Российский Кавказ – один из наиболее богатых видами ДРКР регионов России, здесь произрастает около 900 видов ДРКР. В рамках работы по изучению ДРКР Российского Кавказа проведена инвентаризация видов ДРКР Республики Адыгеи и выделены уязвимые виды для приоритетного сохранения.

Материал и методы

Материалами для исследования послужили гербарные фонды ботанических коллекций Всероссийского института генетических ресурсов имени Н.И. Вавилова (WIR), Ботанического института имени В.Л. Комарова (LE), Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова (MW), Адыгейского государственного университета (MAY), результаты экспедиций ВИР с участием автора, а также литературные источники и общедоступные базы данных (Galushko, 1978, 1980a, 1980b; Semagina, 1999; Zernov, 2006; Takhtajan, 2006, 2008, 2012; Ivanov, 2019; Litvinskaya, 2015; https://www.gbif.org; https://www.inaturalist.org; https://www.iucnredlist.org; https://www.plantarium.ru; https://powo.science.kew.org). Флористические исследования проводились маршрутным методом в 2006, 2009, 2014, 2016, 2019, 2020, 2022 г. в Гиагинском, Кошехабльском, Майкопском, Теченжском, Шовгеновском административных районах Республики Адыгеи. Для построения карт использовалась программа MapInfo, координаты точек произрастания видов установлены на основе информации с этикеток вышеуказанных гербарных фондов (Dzyubenko N.I., Dzyubenko E.A., 2008; LE; MAY; https://plant.depo.msu.ru; Smekalova, 2008; WIR). Мы использовали только гербарные материалы как достоверную информацию, литературные данные для построения карт не учитывались.

Латинские названия растений приведены в соответствии с таксономией GBIF (https://www.gbif.org).

Анализ ДРКР был проведен с использованием методики ВИР по сохранению и мобилизации генофонда видов ДРКР (Smekalova, 2011). При определении степени ценности видов для селекции за основу взяли разработанную Н. Макстедом с соавторами (Maxted et al., 2006) концепцию «таксономической группы», которая использует существующие таксономические классификации, основанные на эволюционном родстве. В 1-ю группу (ранг 1) включены виды, которые имеют сорта, во 2-ю (ранг 2) – виды одной секции с видами культурных растений, 3-ю (ранг 3) – виды одного подрода с видами культурных растений. К 4-ой (ранг 4) отнесены все остальные виды данного рода. Группу дальнего родства (ранг 5) составляют виды других родов, которые наиболее близки к роду культурного растения, несут в себе ценные признаки и используются в селекции.

Результаты и обсуждение

Площадь Адыгеи составляет 7792 км^2, это один из самых маленьких субъектов Российской Федерации. Республика расположена в центральной части Северо-Западного Кавказа в бассейнах рек Кубани, Лабы и Белой и включает орографические зоны: горную, предгорную и равнинную.

Нахождение территории Адыгеи в зоне контакта флор трех крупных иерархических единиц ботанико-географического районирования обусловливает значительное видовое богатство, высокий уровень эндемизма и реликтовости флоры. Флора Адыгеи насчитывает около 2000 видов, только на склонах Фишт-Оштеновского горного массива зарегистрировано 120 эндемичных видов сосудистых растений (Litvinskaja, Murtazaliev, 2009).

Провели всесторонний анализ видов ДРКР флоры и составили аннотированный список видов ДРКР Республики Адыгеи, содержащий информацию о 388 видах, относящихся к 116 родам 35 семейств, из которых 350 видов из 98 родов 30 семейств являются аборигенными. Адвентивные виды, натурализовавшиеся и проявляющие тенденцию к натурализации, также включены в список. Флора Республики Адыгеи включает 12 краснокнижных видов ДРКР, среди которых 4 вида, внесенных в Красную книгу Российской Федерации (КК РФ) (Red Book..., 2008), 4 вида, внесенных в Красный список МСОП (КС МСОП) (https://www.iucnredlist.org) и 10 видов, внесенных в Красную книгу Республики Адыгеи (КК РА) (The Red Book..., 2012) (таблица). Среди видов ДРКР довольно высок процент эндемизма и реликтовости, здесь насчитывается 44 вида эндемиков и субэндемиков кавказского региона и 12 реликтов (шесть третичных, пять ксеротермических, один гляциальный).

Таксономический анализ видов ДРКР показал, что по количеству видов ДРКР преобладают семейства Poaceae (105 видов, или 27% от общего числа видов ДРКР), Fabaceae (86 видов, или 22%) и Rosaceae (56 видов, или 14%). В родовом спектре самым многочисленным является род *Trifolium* (24 вида); за ним следуют роды *Vicia* (19 видов), *Rumex* (18 видов) и *Poa* (17 видов).

Виды были распределены по селекционной ценности и по типу хозяйственного использования (рис. 1).

В первую очередь сохранению подлежат виды первого и второго ранга селекционной ценности, а также виды ДРКР, включенные в Красную книгу России, региональные Красные книги, Международный красный список редких и исчезающих видов (http://www.iucnredlist.org). (см. таблицу), и редкие эндемичные и реликтовые виды. Среди ДРКР республики 229 видов отнесены к первым двум рангам, однако многие из этих видов довольно широко распространены на изучаемой территории и не нуждаются в охране. В результате анализа распространения и встречаемости видов ДРКР на изучаемой территории для включения в Красный список ДРКР Российского Кавказа по сумме критериев выбраны 28 видов. В приве-

Таблица. Виды ДРКР Республики Адыгеи, включенные в Красные книги различного ранга
Table. CWR species of Adygea listed in the Red Data Books of various ranks

Виды	Группа селекционной ценности	Регионы произрастания в пределах России	ККРФ (2008): категория и статус	ККРА (2012): статус	КСМСОП (2020): статус	Статус региональной популяции согласно критериям МСОП
Alopecurus tiflisiensis (Westb.) Grossh.	4	КР		2 (УВ)		VU
Berberis vulgaris L.	1	ЕР, КР		3 (РД)	LC	NT
Corylus colurna L.	4	КР	2 (V)	1Б (УИ)	LC	EN
Festuca sommieri Litard.	2	КР	3 (R)	3 (РД)		NT
Papaver oreophilum Rupr.	4	КР		1А		CR
Secale kuprijanovii Grossh.	2	КР	2 (V)	2 (УВ)		VU
Sorbus subfusca (Ledeb.) Boiss.	2	КР		3 (РД)		NT
Thymus majkopensis Klok. & Scost.	4	КР		3 (РД)		NT
Thymus marschallianus Willd.	4	ЕР, КР, ЗС		3 (РД)		NT
Thymus pulchellus C.A. Mey.	4	КР	2 (V)			
Vicia ciliatula Lipsky	2	ЕР, КР			LC	
Vitis sylvestris C.C. Gmel.	2	ЕР, КР		3 (РД)	LC	NT

Примечание: ККРФ – Красная книга Российской Федерации; КСМСОП – Красный список МСОП; ККРА – Красная книга Республики Адыгеи; КР – Кавказ Российский; ЕР – Европейская Россия; ЗС – Западная Сибирь; 1Б (УИ) – находящийся под угрозой исчезновения; 2 (V), 2 (УВ) – уязвимый, сокращающийся в численности; 3 (R), 3 (РД) – редкий; 1А, CR – находящийся в критическом состоянии; EN – находящийся в опасном состоянии; VU – уязвимый; NT – находящийся в состоянии, близком к угрожаемому; LC – вызывающий наименьшие опасения

Note: ККРФ – Red Data Book of the Russian Federation; КСМСОП – IUCN Red List of Threatened Species; ККРА – Red Data Book of the Republic of Adygea; КР – Russian Caucasus; ЕР – European Russia; ЗС – Western Siberia; 1Б (УИ) – threatened with extinction; 2 (V), 2 (УВ) – vulnerable, decreasing in number; 3 (R), 3 (РД) – rare; 1А, CR – critically endangered; EN – endangered; VU – vulnerable; NT – near threatened; LC – least concern

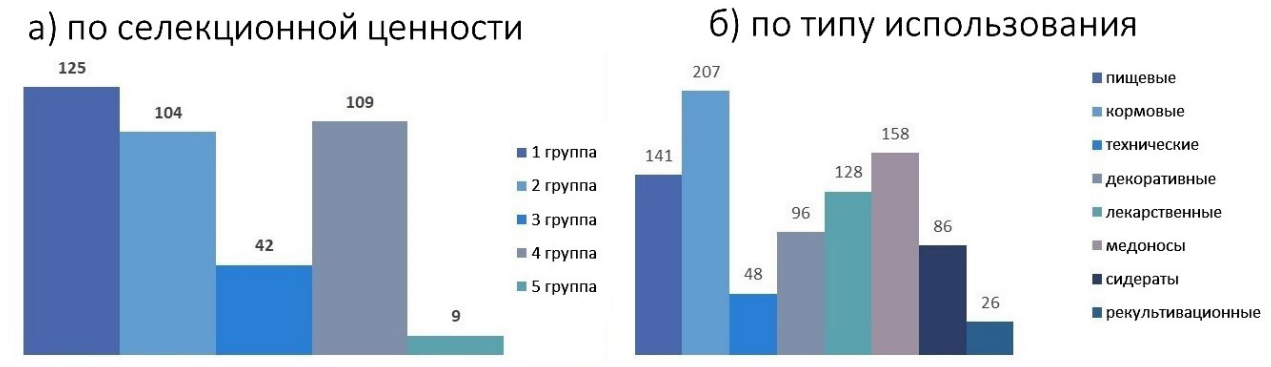


Рис. 1. Распределение видов ДРКР по селекционной ценности (а) и по типу хозяйственного использования (б)
Fig. 1. Distribution of CWR species according to their breeding value (a) and economic uses (б)

денных ниже описаниях для каждого вида указаны ранг селекционной ценности, наиболее характерные местообитания и все известные местонахождения на территории Адыгеи, тип хозяйственного использования.

1. ***Allium denudatum*** Redouté (*Allium albidum* Fisch. ex Bieb.) – Лук оголенный. Ранг 4. Редкий крымско-кавказский вид. Сухие известняковые обнажения, скалы, каменистые и щебнистые склоны. Декоративное, пищевое, лекарственное. Распространение: Гранитный каньон, хребет Гуама, гора Казачья. Обозначен на карте: ▲ (рис. 2).

2. ***Alopecurus albovii*** Tzvel. – Лисохвост Альбова. Ранг 4. Очень редкий вид. Эндемик Кавказа. Кормовое. На известняках альпийских и субальпийских лугов. Распространение: склоны горы Абаго.

Сохраняется в Кавказском государственном природном биосферном заповеднике им. Х. Г. Шапошникова (КГПБЗ), Обозначен на карте: ▼ (рис. 3).



Рис. 2. **Места произрастания лука оголенного (а) и барбариса обыкновенного (б) в Адыгее**
Fig. 2. **Localities for *Allium denudatum* Redouté (a) and *Berberis vulgaris* L. (б) in Adygea**

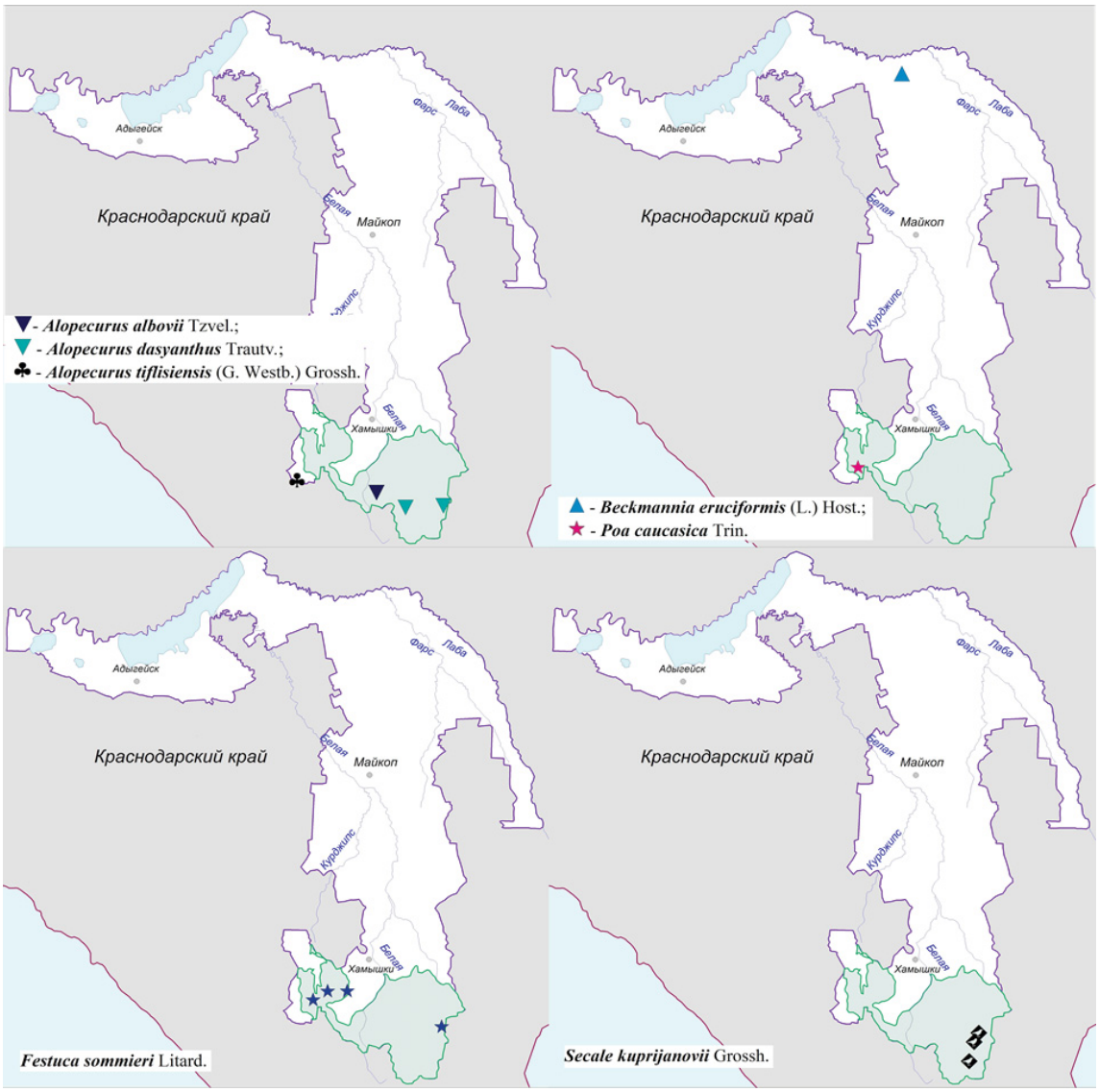


Рис. 3. **Места произрастания уязвимых видов сем. Poaceae в Адыгее**
Fig. 3. **Localities for vulnerable species of fam. Poaceae in Adygea**

3. ***Alopecurus dasyanthus*** Trautv. – Лисохвост пушистоцветковый. Ранг 4. Редкий вид. Эндемик Кавказа. Кормовое. На каменистых высокогорных склонах. Распространение: Фишт-Оштенский массив. Сохраняется в КГПБЗ. Обозначен на карте: ▼ (рис. 3).

4. ***Alopecurus tiflisiensis*** (G. Westb.) Grossh. – Лисохвост тифлисский. Ранг 4. Очень редкий кавказско-малоазиатский вид. Кормовое. На каменистых местах и травянистых склонах субальпийского и альпийского поясов. Распространение: Фишт-Оштенский массив, гора Джуга. Обозначен на карте: ♣ (рис. 3).

5. ***Beckmannia eruciformis*** (L.) Host. – Бекмания обыкновенная. Ранг 1. Редкий вид. Кормовое. На пойменных и влажных лугах, болотах, по берегам водоемов. Распространение: Закубанская равнина. Обозначен на карте: ▲ (рис. 3).

6. ***Berberis vulgaris*** L. – Барбарис обыкновенный. Ранг 1. Редкий вид. Реликт ксеротермического периода, находящийся в Адыгее на границе ареала. Пищевое, техническое, медонос. На каменистых склонах, осыпях, скалах. Распространение: горы Фишт, Оштен, Абадзеш, Большой Тхач, хребет Унакоз, плато Лагонаки, верховья реки Белой, Хаджохский каньон, ущелье реки Мишоко. Сохраняется в КГПБЗ. Обозначен на карте: ◆ (рис. 2).

7. ***Corylus colurna*** L. – Лещина древовидная. Ранг 4. Третичный реликт. Редкий вид, на северо-западной границе ареала. Пищевое, техническое. Встречается единично в широколиственных и смешанных лесах. Распространение: долины рек Белая, Дах, Цица, урочище Жита, Азишский хребет, гора Тхач, хребет Унакоз. Обозначен на карте: ◈ (рис. 4).

8. ***Festuca sommieri*** Litard. – Овсяница Сомье. Ранг 2. Редкий вид. Эндемик Западного Кавказа. Кормовое. На щебнистых и скалистых местах, выходах доломитов. Распространение: Фишт-Оштенский массив, урочище Каменное Море, гора Джуга. Сохраняется в КГПБЗ. Обозначен на карте: ★ (рис. 3).

9. ***Hypericum nummularioides*** Trautv. – Зверобой округлолистный. Ранг 2. Редкий вид на западной границе ареала. Эндемик Кавказа. Пищевое, техническое, медонос. На щебнистых местах и скалах в альпийском поясе. Распространение: Фишт-Оштенский массив. Сохраняется в КГПБЗ. Обозначен на карте: ★ (рис. 4).

10. ***Medicago glutinosa*** Bieb. – Люцерна клейкая. Ранг 2. Очень редкий вид. Эндемик Кавказа. На горных глинистых и каменистых склонах, на лугах, в кустарниках, по опушкам леса и берегам рек. Распространение: Лагонакское нагорье. Сохраняется в КГПБЗ. Обозначен на карте: ▮ (рис. 5).

11. ***Melilotus hirsutus*** Lipsky – Донник щетинистый. Ранг 1. Редкий вид. Эндемик Кавказа. Кормовое, медонос. На щебнистых склонах, галечниках, в зарослях кустарников. Распространение: в окрестностях города Майкопа и поселка Гузерипль. Сохраняется в КГПБЗ. Обозначен на карте: ▟ (рис. 5).

12. ***Melissa officinalis*** L. – Мелисса лекарственная. Ранг 1. Редкий вид. Пищевое, медонос. По опушкам, вырубкам, в зарослях кустарников. Распространение: окрестности поселков Тульский и Каменномостский, склоны горы Абаго. Обозначен на карте: ✚ (рис. 6).

13. ***Onobrychis cyri*** Grossh. – Эспарцет куринский. Ранг 2. Редкий вид. Эндемик Кавказа. Кормовое, медонос. На сухих травянистых и щебнистых склонах, осыпях. Распространение: долина реки Шунтук, окрестности станицы Абадзехской. Обозначен на карте: ◤ (рис. 5).

14. ***Onobrychis oxytropoides*** Bunge – Эспарцет остролодочниковый. Ранг 2. Редкий вид. Эндемик Кавказа. Кормовое, медонос. На щебнистых местах, скалах. Распространение: гора Джуга, плато Лагонаки, природный парк «Большой Тхач», Фишт-Оштенский массив. Сохраняется в КГПБЗ. Обозначен на карте: ◤ (рис. 5).

15. ***Poa caucasica*** Trin. – Мятлик кавказский. Ранг 2. Очень редкий вид. Эндемик Кавказа. Третичный реликт. Кормовое. На травянистых и щебнистых склонах, скалах и осыпях в субальпийском и альпийском поясах. Распространение: гора Фишт. Сохраняется в КГПБЗ. Обозначен на карте: ★ (рис. 3).

16. ***Rosa mollis*** Smith. – Шиповник мягкий. Ранг 4. Очень редкий вид. Пищевое, декоративное, лекарственное. По лесным опушкам, берегам рек, в кустарниках. Распространение: Фишт-Оштенский массив. Сохраняется в КГПБЗ. Обозначен на карте: ▮ (рис. 7).

17. ***Rosa oxyodon*** Boiss. – Шиповник острозубчатый. Ранг 2. Редкий вид. Эндемик Большого Кавказа. Пищевое, декоративное, лекарственное. По лесным опушкам, горным склонам, в кустарниках. Распространение: Фишт-Оштенский массив. Сохраняется в КГПБЗ. Обозначен на карте: ▮ (рис. 7).

18. ***Secale kuprijanovii*** Grossh. – Рожь Куприянова. Ранг 2. Редкий восточно-средиземноморский горный вид. Пищевое. На субальпийских лугах, лесных полянах, склонах и осыпях. Распространение: северная оконечность хребта Пшекиш; Медвежья балка; бассейны рек Пшеха и Белой; Майкопский район: долина реки Киша, окрестности урочища Сенная поляна. Сохраняется в КГПБЗ. Обозначен на карте: ◆ (рис. 3).

19. ***Sorbus kusnetzovii*** Zinserl. – Рябина Кузнецова. Ранг 2. Редкий вид. Эндемик Кавказа. Пищевое, декоративное, медонос. На скалах и осыпях, в кустарниках в субальпийском поясе. Распространение: гора Фишт, гора Тыбга. Сохраняется в КГПБЗ. Обозначен на карте: ▮ (рис. 7).

20. ***Sorbus subfusca*** (Ledeb.) Boiss. (вкл. ***Sorbus albovii*** Zinserl., ***Sorbus fedorovii*** Zaikonn.) – Рябина буроватая. Ранг 2. Редкий кавказско-малоазиатский вид. Пищевое, декоративное, медонос. По опушкам и в субальпийском криволесье. Распространение: Фишт-Оштенский массив, перевал Белореченский, хребет Армянский, гора Абаго. Обозначен на карте: ⊡ (рис. 7).

21. ***Thymus collinus*** Bieb. – Тимьян холмовой. Ранг 4. Редкий вид. Эндемик Кавказа. Пищевое, декоративное, медонос. На каменистых лугах в субальпийском поясе. Распространение: гора Абадзеш, плато Лагонаки. Сохраняется в КГПБЗ. Обозначен на карте: ✚ (рис. 6).

22. ***Thymus majkopiensis*** Klokov & Des.-Shost. – Тимьян майкопский. Ранг 4. Редкий вид. Эндемик Кавказа. Пищевое, декоративное, медонос. На каменистых склонах, скалах, осыпях, известняках в субальпийском и альпийском поясах. Распространение: Фишт-Оштенский массив, плато Лагонаки. Сохраняется в КГПБЗ. Обозначен на карте: ◆ (рис. 6).

23. ***Thymus marschallianus*** Willd. – Тимьян Маршалла. Ранг 4. Редкий европейско-понтийский вид. Пищевое, декоративное, медонос. На сухих травянистых и каменистых склонах южной экспозиции, лесных полянах, галечниках, остепненных участках, в светлых дубовых лесах. Распространение: Фишт-Оштенский массив, плато Лагонаки. Обозначен на карте: ✚ (рис. 6).

24. ***Trifolium apertum*** Bobrov – Клевер открытозевый. Ранг 1. Редкий кавказско-малоазиатский вид. Описан из Адыгеи. Кормовое, медонос. По лесным опушкам и лу-



Рис. 4. **Места произрастания лещины древовидной (а) и зверобоя округлолистного (б) в Адыгее**
Fig. 4. **Localities for *Corylus colurna* L. (a) and *Hypericum nummularioides* Trautv. (б) in Adygea**

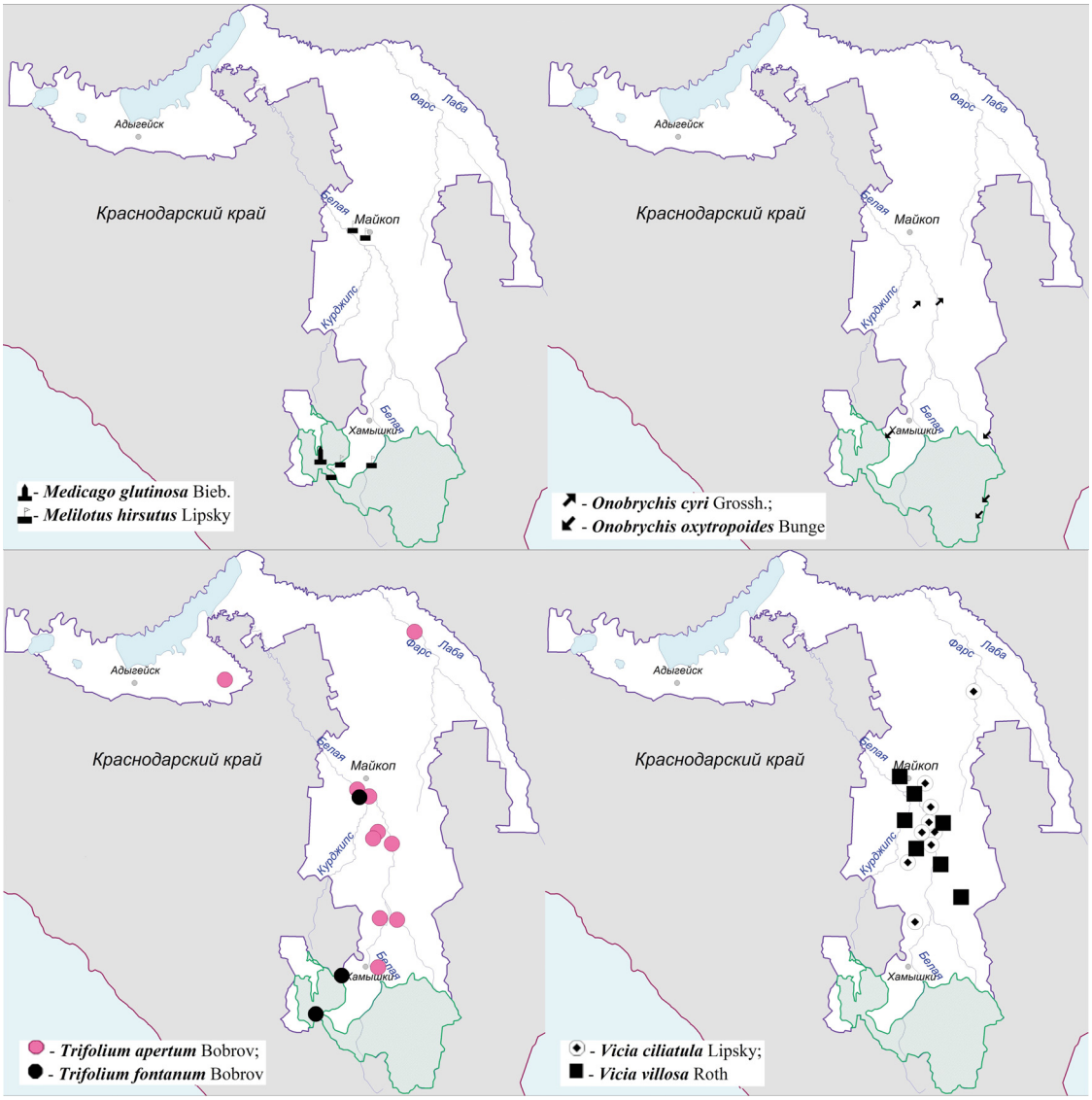


Рис. 5. **Места произрастания уязвимых видов сем. Fabaceae в Адыгее**
Fig. 5. **Localities for vulnerable species of fam. Fabaceae in Adygea**



Рис. 6. **Места произрастания уязвимых видов сем. Lamiaceae в Адыгее**
Fig. 6. **Localities for vulnerable species of fam. Lamiaceae in Adygea**



Рис. 7. **Места произрастания уязвимых видов сем. Rosaceae в Адыгее**
Fig. 7. **Localities for vulnerable species of fam. Rosaceae in Adygea**

жайкам, в кустарниках. Распространение: в предгорьях (Майкопский, Шовгеновский районы). Обозначен на карте: ● (рис. 5).

25. ***Trifolium fontanum*** Bobrov – Клевер ключевой. Ранг 2. Редкий вид. Эндемик Кавказа. Пищевое, декоративное, медонос. На сырых лугах, по берегам рек, у дорог. Распространение: окрестности станицы Даховской, долина реки Белой. Сохраняется в КГПБЗ. Обозначен на карте: ● (рис. 5).

26. ***Vicia ciliatula*** Lipsky – Горошек реснитчатый. Ранг 2. Редкий вид. Кормовое, медонос. Встречается на травяных склонах и опушках, в зарослях кустарников. Распространение: в долине реки Шунтук, в окрестностях города Майкопа и станицы Новосвободной. Обозначен на карте: ◈ (рис. 5).

27. ***Vicia villosa*** Roth – Горошек мохнатый. Ранг 1. Редкий вид. Кормовое, декоративное, медонос. На каменистых местах, нарушенных местообитаниях, в посевах. Распространение: окрестности поселка Победа, долина реки Белой. Обозначен на карте: ■ (рис. 5).

28. ***Vitis sylvestris*** C.C. Gmel. – Виноград лесной. Ранг 2. Очень редкий европейско-средиземноморский вид. Реликт. Пищевое, декоративное. В пойменных лесах и на лесных опушках. Распространение: хребет Азиш-Тау, Кошехабльский район, окрестности аула Ходзь. Обозначен на карте: ⮝ (рис. 8).



Рис. 8. Места произрастания винограда лесного в Адыгее
Fig. 8. Localities for *Vitis sylvestris* C.C. Gmel. in Adygea

Отдельным списком мы приводим виды ДРКР, произрастание которых на территории республики в настоящее время требует уточнения, так как в ходе наших флористических исследований они не обнаружены и нам не удалось найти гербарные материалы, подтверждающие их произрастание на исследуемой территории.

1. ***Allium candolleanum*** Albov – Лук Декандоля. Северо-Колхидский эндемик. Возможно нахождение на щебнистых участках субальпийских лугов.

2. ***Lonicera buschiorum*** Pojark. – Жимолость Буша. Эндемик Кавказа. Возможно нахождение на лесных опушках.

3. ***Papaver oreophilum*** Rupr. – Мак горолюбивый. Эндемик Кавказа. Возможно нахождение на каменистых склонах, осыпях, высокогорных лугах.

4. ***Rosa oplisthes*** Boiss. – Шиповник сванетский. Эндемик Кавказа. Возможно нахождение на остепненных склонах, в кустарниковых зарослях.

5. ***Sorbus colchica*** Zinserl. – Рябина колхидская. Эндемик Западного Кавказа. Возможно нахождение в субальпийском криволесье.

6. ***Thymus pulchellus*** C.A. Mey. – Тимьян красивенький. Эндемик Западного Предкавказья. Приурочен к выходам гипса. Возможно нахождение на каменистых и скалистых склонах.

7. ***Vicia biennis*** L. – Горошек разукрашенный. Возможно нахождение по кустарникам и сырым местам, берегам рек.

Заключение

Проведенные исследования показали, что на территории Республики Адыгеи произрастает 388 видов ДРКР, относящихся к 116 родам 35 семейств, из которых 350 видов из 98 родов 30 семейств являются аборигенными. Распределение видов по рангам селекционной ценности показало, что к самым ценным первому и второму рангам отнесено 229 видов, что составляет почти 60% от общего количества видов. По типу хозяйственного использования преобладают виды кормового (207), медоносного (158) и пищевого (141) назначения. В составе флоры ДРКР – 43 эндемика различного уровня и 12 реликтов. В КГПБЗ сохраняются более половины всех видов ДРКР (205), среди них – 115 видов первой и второй групп.

На основании индивидуального анализа составлен список уязвимых видов ДРКР Адыгеи. По нашему мнению, первоочередному сохранению на территории республики подлежат 28 видов. Среди уязвимых видов – 24 кавказских эндемика и субэндемика, 4 реликта. В КГПБЗ сохраняются 16 уязвимых видов, в основном это виды среднегорья и высокогорья (*Alopecurus albovii*, *A. dasyanthus*, *Berberis vulgaris*, *Festuca sommieri*, *Poa caucasica*, *Secale kuprijanovii* и др.). Особого внимания требуют виды равнин и предгорий, которые практически не охвачены ООПТ (*Melissa officinalis*, *Beckmannia eruciformis*, *Onobrychis cyri*, *Trifolium apertum*, *Trifolium fontanum*, *Vitis sylvestris*). Для эффективного сохранения уязвимых видов мы рекомендуем рациональное сочетание методов сохранения *in situ* и *ex situ*: контроль за состоянием известных и поиск новых популяций в Республике Адыгее, сохранение видов в коллекции ВИР.

References / Литература

Bagmet L.V. Crop wild relatives of Karachay-Cherkessia: inventorying and conservation prospects. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2021;182(2):9-17. [in Russian] (Багмет Л.В. Дикие родичи культурных растений Карачаево-Черкесии: инвентаризация и перспективы сохранения. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2021;182(2):9-17). DOI: 10.30901/2227-8834-2021-2-9-17

Bagmet L.V., Taisumov M.A. Crop wild relatives conservation in the Chechen Republic. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2018;179(3):12-22. [in Russian] (Багмет Л.В., Тайсумов М.А. Дикие родичи культурных растений Чеченской республики и перспективы их сохранения. *Труды по прикладной ботанике, гене-*

тике и селекции. 2018;179(3):12-22). DOI: 10.30901/2227-8834-2018-3-12-22

Chukhina I.G. Methodological aspects of the analysis of regional floras for plant genetic resources conservation (on the example of the flora of the Northeastern Altai). *Scientific and Technical Bulletin of the N.I. Vavilov All-Russian Research Institute of Plant Industry*. 2001;(240):72-76. [in Russian] (Чухина И.Г. Методические аспекты анализа региональных флор в целях сохранения *in situ* генетических растительных ресурсов (на примере флоры Северо-Восточного Алтая. *Научно-технический бюллетень Всероссийского научно-исследовательского института растениеводства им. Н.И. Вавилова*. 2001;(240):72-76).

Chukhina I., Shipilina L., Bagmet L., Talovina G., Smekalova T. Results of studying wild relatives of the cultivated plants of Russia. *Biological Communications*. 2020;65(1):41-52). DOI: 10.21638/spbu03.2020.104

Dzyubenko N.I., Dzyubenko E.A. Crop wild relatives. Area of distribution of fountain clover (*Trifolium fontanum* Bobr.) (Dikiye rodichi kulturnykh rasteniy. Areal klevera klyuchevogo [*Trifolium fontanum* Bobr.]). 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*. 2008. [in Russian] (Дзюбенко Н.И., Дзюбенко Е.А. Дикие родичи культурных растений. Ареал клевера ключевого (*Trifolium fontanum* Bobr.). 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. 2008). URL: http://www.agroatlas.ru/ru/content/related/Trifolium_fontanum/map [дата обращения: 12.02.2024].

Galushko A.I. Flora of the North Caucasus. Key. Vol. 1 (Flora Severnogo Kavkaza. Opredelitel. T. 1). Rostov: Rostov University; 1978. [in Russian] (Галушко А.И. Флора Северного Кавказа. Определитель. Т. 1. Ростов: Ростовский университет; 1978).

Galushko A.I. Flora of the North Caucasus. Key. Vol. 2 (Flora Severnogo Kavkaza. Opredelitel. T. 2). Rostov: Rostov University; 1980a. [in Russian] (Галушко А.И. Флора Северного Кавказа. Определитель. Т. 2. Ростов: Ростовский университет; 1980a).

Galushko A.I. Flora of the North Caucasus. Key. Vol. 3 (Flora Severnogo Kavkaza. Opredelitel. T. 3). Rostov: Rostov University; 1980b. [in Russian] (Галушко А.И. Флора Северного Кавказа. Определитель. Т. 3. Ростов: Ростовский университет; 1980b).

GBIF. Global Biodiversity Information Facility: [website]. Available from: https://www.gbif.org [accessed Mar. 22, 2024].

iNaturalist: [website]. Available from: https://www.inaturalist.org [accessed Apr. 01, 2024].

Ivanov A.L. Conspectus florae Caucasi Rossicae (plantae vasculares). Stavropol: North-Caucasus Federal University; 2019. [in Russian] (Иванов А.Л. Конспект флоры Российского Кавказа (сосудистые растения). Ставрополь: Северо-Кавказский федеральный университет; 2019).

Khlestkina E.K., Chukhina I.G. Plant genetic resources: conservation and utilization strategy (Geneticheskiye resursy rasteniy: strategiya sokhraneniya i ispolzovaniya). *Herald of the Russian Academy of Sciences*. 2020;90(6):522-527. [in Russian] (Хлесткина Е.К., Чухина И.Г. Генетические ресурсы растений: стратегия сохранения и использования. *Вестник Российской академии наук*. 2020;90(6):522-527). DOI: 10.31857/S0869587320060043

Litvinskaja S.A., Murtazaliev R.A. The Caucasus element within the flora of the Russian Caucasus: geography, sozology, ecology. Krasnodar: Prosveshcheniye-Yug; 2009. [in Russian] (Литвинская С.А., Муртазалиев Р.А. Кавказский элемент во флоре Российского Кавказа: география, созология, экология. Краснодар: Просвещение-Юг; 2009).

Litvinskaya S.A. Flora of the Western Ciscaucasia and the north-western part of the Greater Caucasus and its specificity. *Botanical Herald of the North Caucasus*. 2015;(1):56-67. [in Russian] (Литвинская С.А. Флора Западного Предкавказья и северо-западной части Большого Кавказа и ее специфика. *Ботанический вестник Северного Кавказа*. 2015(1):56-67).

Maxted N., Ford-Lloyd B.V., Jury S.L., Kell S.P., Scholten M.A. Towards a definition of a crop wild relative. *Biodiversity and Conservation*. 2006;15(8):2673-2685. DOI: 10.1007/s10531-005-5409-6

Miftakhova S.R., Abramova L.M., Yamalov S.M. Rare and vulnerable species of crop wild relatives in plant communities of the Republic of Bashkortostan. *Bulletin of Udmurt University. Series Biology. Earth Sciences*. 2014;(4):12-17. [in Russian] (Мифтахова С.Р., Абрамова Л.М., Ямалов С.М. Редкие и уязвимые виды диких родичей культурных растений в фитоценозах Республики Башкортостан. *Вестник Удмуртского университета. Серия Биология. Науки о Земле*. 2014;(4):12-17).

Moscow Digital Herbarium. National Depository Bank of Live Systems "Noah's Ark": [website]. [in Russian] (Цифровой гербарий МГУ. Национальный банк-депозитарий живых систем «Ноев Ковчег»: [сайт]). URL: https://plant.depo.msu.ru [дата обращения: 11.03.2024].

Plantarium. Plants and lichens of Russia and neighboring countries: open online galleries and plant identification guide: [website]. [in Russian] (Плантариум. Растения и лишайники России и сопредельных стран: открытый онлайн атлас и определитель растений: [сайт]). URL: https://www.plantarium.ru [дата обращения: 11.04.2024].

Plants of the World Online. Kew Royal Botanic Gardens: [website]. Available from: https://powo.science.kew.org [accessed Mar. 30, 2024].

Red Book of the Russian Federation (plants and mushrooms) (Krasnaya kniga Rossiyskoy Federatsii [rasteniya i griby]). Moscow: KMK; 2008. [in Russian] (Красная книга Российской Федерации (растения и грибы). Москва: КМК; 2008).

Semagina R.N. Flora of the Caucasian State Natural Biosphere Reserve (monograph) (Flora Kavkazskogo gosudarstvennogo prirodnogo biosfernogo zapovednika [monografiya]). Sochi; 1999. [in Russian] (Семагина Р.Н. Флора Кавказского государственного природного биосферного заповедника (монография). Сочи; 1999).

Shipilina L.Yu. Crop wild relatives in Vologda Province. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2018;179(3):49-59. [in Russian]. (Шипилина Л.Ю. Дикие родичи культурных растений Вологодской области. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2018;179(3):49-59). DOI: 30901/2227-8834-2018-3-49-59

Shipilina L.Yu. Crop wild relatives of Kaliningrad Province recommended for *in situ* conservation. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2019;180(4):32-43. [in Russian] (Шипилина Л.Ю. Дикие родичи культурных растений Калининградской области. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2019;180(4):32-43). DOI: 10.30901/2227-8834-2019-4-32-43

Smekalova T.N. *Melilotus hirsutus* Lipsky – Hairy melilot. 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*. 2008. Available from: https://agroatlas.ru/ru/content/related/Melilotus_hirsutus/map [accessed Feb. 12, 2024].

Smekalova T.N. National crop wild relative *in situ* conservation strategy for Russia. In: N. Maxted, B.V. Ford-Lloyd, S.P. Kell, J. Iriondo, E. Dulloo, J. Turok (eds). *Crop Wild Relative Conservation and Use*. Wallingford: CABI; 2008. p.143-151. DOI: 10.1079/9781845930998.0143

Smekalova T.N. Plant genetic resources conservation strategy (case study of Russia and Kazakhstan) (Strategiya sokhraneniya geneticheskikh resursov rasteniy [na primere Rossii i Kazakhstana]). In: *Modern Methods and International Experience of Wild Plant Conservation (Case Study of Wild fruit Plants) (Sovremennye metody i mezhdunarodny opyt sokhraneniya genofonda dikorastushchikh rasteniy [na primere dikikh plodovykh])*. Almaty; 2011. p.62-72. [in Russian] (Смекалова Т.Н. Стратегия сохранения генетических ресурсов растений (на примере России и Казахстана). В кн.: *Современные методы и международный опыт сохранения генофонда дикорастущих растений (на примере диких плодовых)*. Алматы; 2011. С.62-72).

Smekalova T.N., Chukhina I.G. Catalogue of the VIR global collection. Issue 766. Wild relatives of cultivated plants of Russia. St. Petersburg: VIR; 2005. [in Russian] (Смекалова Т.Н., Чухина И.Г. Каталог мировой коллекции ВИР. Выпуск 766. Дикие родичи культурных растений России. Санкт-Петербург: ВИР; 2005).

Smekalova T.N., Chukhina I.G. Crop wild relatives of European Russia for the problem of their *in situ* conservation. *Belgorod State University Scientific Bulletin. Series: Natural Sciences*. 2011;15-1(104):38-43. [in Russian] (Смекалова Т.Н., Чухина И.Г. Дикие родичи культурных растений Европейской России в связи с проблемой их сохранения *in situ*. *Научные ведомости Белгородского государственного университета. Серия: Естественные науки*. 2011;15-1(104):38-43).

Takhtajan A.L. (ed.). Caucasian flora conspectus. In 3 volumes. Vol. 2. St. Petersburg: St. Petersburg State University; 2006. [in Russian] (Конспект флоры Кавказа. В 3-х томах. Т. 2 / под ред. А.Л. Тахтаджяна. Санкт-Петербург: Санкт-Петербургский государственный университет; 2006).

Takhtajan A.L. (ed.). Caucasian flora conspectus. In 3 volumes. Vol. 3. Part 1. St. Petersburg; Moscow: КМК; 2008. [in Russian] (Конспект флоры Кавказа. В 3-х томах. Т. 3. Часть 1 / под ред. А.Л. Тахтаджяна. Санкт-Петербург; Москва: КМК; 2008).

Takhtajan A.L. (ed.). Caucasian flora conspectus. In 3 volumes. Vol. 3. Part 2. St. Petersburg; Moscow: КМК; 2012. [in Russian] (Конспект флоры Кавказа. В 3-х томах. Т. 3. Часть 2 / под ред. А.Л. Тахтаджяна. Санкт-Петербург; Москва: КМК; 2012).

Talovina G.V., Aistova E.V. Crop wild relatives in Magadan Province of Russia: inventorying and conservation. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2019;180(2):18-24. [in Russian] (Таловина Г.В., Аистова Е.В. Дикие родичи культурных растений Магаданской области: инвентаризация и сохранение. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2019;180(2):18-24). DOI: 10.30901/2227-8834-2019-2-18-24

Talovina G.V., Aistova E.V. Inventarization and analyzis of the wild relatives of cultivated plants diversity of the Amur oblast. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2017;178(2):16-24. [in Russian] (Таловина Г.В., Аистова Е.В. Инвентаризация и анализ разнообразия диких родичей культурных растений Амурской области. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2017;178(2):16-24). DOI: 10.30901/2227-8834-2017-2-16-24

The IUCN Red List of Threatened Species: [website]. Available from: https://www.iucnredlist.org [accessed Feb. 08, 2024].

The Red Book of the Republic of Adygea. Rare and under threat of disappearance objects of the animal and plant world: in 2 parts. 2nd ed. Maikop; 2012. [in Russian] (Красная книга Республики Адыгея. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения объекты животного и растительного мира: в 2 частях. 2-е изд. Майкоп; 2012).

Zernov A.S. Flora of the Northwest Caucasus (Flora Severo-Zapadnogo Kavkaza). Moscow: КМК; 2006. [in Russian] (Зернов А.С. Флора Северо-Западного Кавказа. Москва: КМК; 2006).

Информация об авторе

Лариса Владимировна Багмет, 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, l.bagmet@vir.nw.ru, https://orcid.org/0000-0003-0768-0056

Information about the author

Larisa V. Bagmet, Cand. Sci. (Biology), Leading Researcher, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, l.bagmet@vir.nw.ru, https://orcid.org/0000-0003-0768-0056

Статья поступила в редакцию 06.05.2024; одобрена после рецензирования 13.09.2024; принята к публикации 03.12.2024.
The article was submitted on 06.05.2024; approved after reviewing on 13.09.2024; accepted for publication on 03.12.2024.

МОБИЛИЗАЦИЯ И СОХРАНЕНИЕ ГЕНЕТИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ И ИХ ДИКИХ РОДИЧЕЙ

Научная статья
УДК 581.55
DOI: 10.30901/2227-8834-2024-4-20-31

CC BY

Фитоценотическая приуроченность хмеля обыкновенного на юге Западной Сибири

М. М. Силантьева[1], О. Н. Мироненко[1], Н. В. Овчарова[1], И. Г. Чухина[2], Ю. Р. Полтарацкая[1], А. В. Небылица[1], О. В. Бычкова[1], Е. П. Мякишева[1]

[1] *Алтайский государственный университет, Барнаул, Россия*

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

Автор, ответственный за переписку: Марина Михайловна Силантьева, msilan@mail.ru

Актуальность. Хмель обыкновенный (*Humulus lupulis* L.) активно используется в пивоварении, обладает значительным потенциалом для фармацевтической и косметической промышленности из-за большого разнообразия биологически активных веществ. Для создания новых высокопродуктивных российских сортов необходимо изучить природные особенности вида, экотопологическую и фитоценотическую приуроченность хмеля в условиях юга Западной Сибири, где сосредоточены значительные ресурсные запасы.
Материалы и методы. Сборы 400 гербарных листов и 275 геоботанических описаний выполнены в ходе экспедиций в 2023–2024 гг. в Алтайском крае, Новосибирской, Кемеровской, Тюменской и Омской областях, Республике Алтай с охватом прилежащих территорий Красноярского края и Хакассии. Поиск зарослей хмеля обыкновенного в труднодоступных и удаленных местах происходил с помощью беспилотного летательного аппарата DJI Mavic 3 Multispectral. Проведена первичная классификация и ординация сообществ, учитывающая видовой состав, проективное покрытие и постоянство видов. На оцифрованную карту растительности юга Западной Сибири занесено свыше 900 точек произрастания хмеля как в антропокультурных, так и в естественных условиях.
Результаты. В настоящее время на юге Западной Сибири хмель обыкновенный произрастает в различных фитоценозах степной, лесостепной зон и южнотаежной подзоны лесной зоны, от низкогорий до среднегорий. Хмель имеет значительный спектр местообитаний: от ненарушенных лесных фитоценозов до урбанизированных территорий. Культигенная часть его ареала формировалась в период заселения Сибири. Выделено 16 природных и 13 антропогенных экотопов, где может встречаться вид. В сообществах с участием хмеля отмечено 62 вида деревьев и кустарников, которые служат в качестве опоры, активное ядро ценофлоры составляют 50 видов растений, а всего зафиксировано 782 вида.

Ключевые слова: *Humulus lupulus* L., экотопологический анализ, фитоценозы, факторы формирования ареалов, ценофлора, биологические ресурсы

Благодарности: исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда № 23-64-10040, https://rscf.ru/project/23-64-10040/.
Авторы выражают огромную благодарность Т. Г. Плуталовой, кандидату географических наук, научному сотруднику лаборатории ландшафтно-водноэкологических исследований и природопользования Института водных и экологических проблем СО РАН, за подготовку ГИС-проекта и карты по распространению хмеля обыкновенного на юге Западной Сибири.
Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы.

Для цитирования: Силантьева М.М., Мироненко О.Н., Овчарова Н.В., Чухина И.Г., Полтарацкая Ю.Р., Небылица А.В., Бычкова О.В., Мякишева Е.П. Фитоценотическая приуроченность хмеля обыкновенного на юге Западной Сибири. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2024;185(4):20-31. DOI: 10.30901/2227-8834-2024-4-20-31

© Силантьева М М., Мироненко О.Н., Овчарова Н.В., Чухина И.Г., Полтарацкая Ю.Р., Небылица А.В., Бычкова О.В., Мякишева Е.П., 2024

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

Original article
DOI: 10.30901/2227-8834-2024-4-20-31

Phytocenotic arrangement of the common hop in the south of Western Siberia

Marina M. Silantyeva[1], Olga N. Mironenko[1], Natalia V. Ovcharova[1], Irena G. Chukhina[2], Yulia R. Poltaratskaya[1], Anastasiya V. Nebylitsa[1], Olga V. Bychkova[1], Elena P. Myakisheva[1]

[1] *Altai State University, Barnaul, Russia*

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

Corresponding author: Marina M. Silantyeva, msilan@mail.ru

Background. Common hop (*Humulus lupulus* L.) is actively used in brewing and has great potential for pharmaceutical and cosmetic industries because of its wide diversity of bioactive substances. Development of new high-yielding Russian cultivars requires studying the existing natural characteristics of the species, as well as its ecotopologic and phytocenotic arrangement in the south of Western Siberia, where its significant genetic resources are concentrated.
Materials and methods. Plant explorations that resulted in 400 herbarium sheets and 275 geobotanical descriptions were conducted in 2023–2024 in Altai Territory, Novosibirsk, Kemerovo, Tyumen and Omsk Provinces, and Altai Republic, also covering the adjacent areas of Krasnoyarsk Territory, and Khakassia. The search for common hop thickets in remote and inaccessible locations was made with a DJI Mavic 3 Multispectral unmanned aircraft. Primary classification and ordination of plant communities took into account the composition, projective coverage, and permanence of plant species. Over 900 hop growth localities, both under cultivated and natural conditions, were marked on the digitized map of vegetation for the south of Western Siberia.
Results. Over the southwest of Siberia, common hop presently occurs within various phytocenoses situated in the steppe and forest-steppe zones, and the southern taiga subzone of the forest zone, from low to medium mountains. Hop has a significant range of habitats, from undisturbed forest phytocenoses to urbanized areas. The cultivated part of its area was formed during Siberia's colonization. There are 16 natural and 13 anthropogenic ecotopes where this species can be found. In the plant communities that incorporated common hop plants, 62 species of trees and shrubs were observed to serve as supports, the active core of the cenoflora consisted of 50 plant species, and 782 higher plant species were recorded in total.

Keywords: *Humulus lupulus* L., ecotopologic analysis, phytocenoses, area formation factors, cenoflora, biological resources

Acknowledgements: the study was funded by the Russian Science Foundation, Grant No. 23-64-10040, https://rscf.ru/en/project/23-64-10040/.
The authors express their deep gratitude to T. G. Plutalova, Cand. Sci. (Geography), Researcher at the Laboratory of Landscape-Water-Ecological Research and Nature Management, Institute for Water and Environmental Problems, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, for preparing the GIS project and map of common hop distribution in the south of Western Siberia.
The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work.

For citation: Silantyeva M.M., Mironenko O.N., Ovcharova N.V., Chukhina I.G., Poltaratskaya Yu.R., Nebylitsa A.V., Bychkova O.V., Myakisheva E.P. Phytocenotic arrangement of the common hop in the south of Western Siberia. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2024;185(4):20-31. DOI: 10.30901/2227-8834-2024-4-20-31

Введение

В последние годы в Российской Федерации в силу экономических и политических причин значительно возрос интерес к культуре хмеля обыкновенного (*Humulus lupulis* L.), который активно используется в пивоварении (Khlynovskiy et al., 2023), а также обладает значительным потенциалом для фармацевтической и косметической промышленности из-за большого разнообразия биологически активных веществ с антибактериальными, противогрибковыми, кардиопротекторными, антиоксидантными, противовоспалительными свойствами (Alonso-Esteban et al., 2019; Astray et al., 2020; Korpelainen, Pietiläinen, 2021; Pereira et al., 2022; Carbone, Gervasi, 2022). В публикациях последних лет также появляются указания на противоканцерогенную (Harish et al., 2021) и противовирусную активность, в том числе в отношении SARS-CoV-2 (Bouback et al., 2023). При огромном ареале дикорастущего хмеля площади его плантаций в стране незначительны, как и невелико количество собственно российских сортов (Leontieva, 2023). В этой связи привлечение генетических ресурсов из адаптированных к разным условиям дикорастущих популяций для создания новых высокопродуктивных и пластичных сортов представляется весьма перспективным.

Ареал *H. lupulus* определяется как естественными причинами (способ распространения, экологическая амплитуда вида, климатические показатели, географические барьеры и т. п.), так и антропогенными факторами. Хмель обыкновенный – двудомная многолетняя быстрорастущая травянистая лиана, возраст которой может превышать 20 лет. Перед зимним периодом надземные побеги длиной до 5–6 и более метров отмирают (Degtereva, Savinykh, 2011). В естественной среде обитания хмель размножается как семенным путем за счет плодов-орешков, созревающих в августе – сентябре, так и вегетативным путем. Хмель имеет подземное многолетнее ползучее корневище с множеством почек на латеральных побегах, которые могут прорастать за счет внутренних ресурсов (Nechiporchuk, 1947). Также наблюдается размножение воздушными отводками. В производстве хмель размножают стеблевыми черенками – отрезками подземной части стебля, корневищными черенками – отрезками корневища с одной или более парами глазков с почками, значительно реже – с использованием этиолированных или зеленых побегов и черенков, а также микроклональным размножением в лаборатории (Milosta, Lapa, 2010; Gashenko et al., 2019; Khlebova et al., 2022).

Информация о способах размножения важна для понимания процесса распространения и динамики этого вида в природе. Естественными коридорами расселения хмеля выступают реки. Все перечисленные выше вегетативные структуры хмеля при отделении могут быть перенесены течением реки в другие места, иногда очень отдаленные, где они могут в конечном итоге обосноваться. Произрастающий в прибрежных лесах хмель благодаря разнообразию диаспор получает возможность при наличии благоприятных для него ниш активно расселяться на значительные расстояния.

Другой, не менее значимый фактор распространения – это человек, благодаря тысячелетней деятельности которого большая часть мирового ареала хмеля является культигенной. Причем данный фактор являлся наиболее значимым при реализации потенциального ареала вида. В пределах территории Российской Федерации действие этого фактора начало сказываться более тысячелетия назад. На Руси хмель был незаменимым компонентом закваски для хлеба – основы традиционного русского стола. В XI–XII вв. повсеместно пекли черный кисловатый ржаной хлеб, а особую ценность имели изделия на закваске из пивной гущи или дрожжей (Pokhlebkin, 1983; Kovalev, Mogilny, 1990; Shipilov, 2007). Соцветия хмеля визуально напоминают стробилы хвойных растений, поэтому в народе их прозвали «шишки». Именно они использовались в качестве приправы для вкуса и аромата у восточных славян. Отваром «шишек» приправляли сыту – основу для приготовления лакомств – сытников и различных алкогольных напитков из категории медов (Tseselsky, 1910). Основываясь на археоботанических находках из Земляного городища Староладожского поселения, М. Аалто высказывает предположение, что местное население занималось пивоварением с использованием хмеля уже в первой половине X века (Aalto, Heinäjoki-Majander, 1997). К XVI веку пиво становится широко распространенным напитком (Orishev, 2023).

В Сибирь первые поселенцы из разных частей Европейской России (примерно с конца XVII века) привозили свои традиции и способы использования хмеля, а зачастую и его саженцы. Помимо применения «шишек» в хлебопечении и изготовлении напитков, для приготовления щей использовались квашеные листья, а молодые корневые отпрыски непосредственно употреблялись в пищу и салаты (Annenkov, 1878; Vereshchagin et al., 1959). Отмечалось его использование в лекарственных и гигиенических целях как противомикробного, мочегонного, успокаивающего, заживляющего средства (Annenkov, 1878; Vereshchagin et al., 1959; Minaeva, 1970; Telyatyev, 1985). Также хмель имел кормовое значение, использовался при производстве красителей, картона, веревок (Annenkov, 1878; Vereshchagin et al., 1959), нес обрядовую нагрузку (Dyakova, 2015) и пользовался популярностью в качестве декоративного растения (Vereshchagin et al., 1959; Telyatyev, 1985). В период советской России хмель культивировался на плантациях в предгорьях и низкогорьях Алтая, некоторые из которых сохранились в Майминском районе Республики Алтай.

Исторический экскурс по поводу использования культуры хмеля показывает, что крайне сложно разделить природные и возделываемые ранее человеком популяции. *Целью исследования* являлось выявление экотопологической и фитоценотической приуроченности хмеля обыкновенного в условиях юга Западной Сибири.

Материалы и методы исследования

На основании анализа морфологических признаков, преимущественно листьев (форма основания, количество и форма лопастей, характер опушения, количество железок), и географического положения Э. Смолл выделил в составе *H. lupulus* пять разновидностей. Три разновидности – *H. lupulus* var. *neomexicanus* Nelson et Cockerell, *H. lupulus* var. *pubescens* E. Small, *H. lupulus* var. *lupuloides* E. Small – распространены в Северной Америке. Ареал *H. lupulus* var. *cordifolius* (Miguel) Maximowicz ограничен Восточной Азией, в основном Японией. Типовая разновидность *H. lupulus* var. *lupulus* широко распространена в Евразии, а также для пивоварения и как декоративное растение завезена во многие страны (Small, 1978).

Произрастающие в Сибири популяции были определены как *H. lupulus* var. *lupulus* – разновидность, характе-

ризующаяся менее опушенными, сердцевидными листьями с небольшим количеством лопастей, малым числом железок.

Материалом исследования послужили гербарные сборы (400 листов) и геоботанические описания, осуществленные в ходе экспедиционных работ в 2023–2024 гг. на территории Алтайского края, Новосибирской, Кемеровской, Тюменской и Омской областей, Республики Алтай с охватом прилежащих территорий Красноярского края и Хакассии. 275 геоботанических описаний выполнены на площадках размером 20 × 20 м по стандартной методике с фиксацией координат с помощью GPS-навигатора. Поиск зарослей хмеля обыкновенного в труднодоступных и удаленных местах происходил с помощью беспилотного летательного аппарата DJI Mavic 3 Multispectral, оборудованного гибридной камерой, состоящей из двух модулей (CMOS-матрица 4/3 разрешением 20 Мп и мультиспектральная камера 4 × 5 Мп G/R/RE/NIR). Съемка проводилась на высотах от 10 до 100 м. Снимки обрабатывались с помощью лицензионного программного обеспечения Agisoft Metashape Professional edition.

На основе программы TURBOVEG (Hennekens, Schaminée, 2001) из геоботанических описаний создана и зарегистрирована база данных (Ovcharova et al., 2024). Кроме собственных описаний, обобщены материалы, предоставленные коллегами Ю. А. Королюком и И. С. Чупиной (ЦСБС СО РАН, Новосибирск), И. В. Кузьминым (Тюменский госуниверситет), В. А. Глазуновым (Институт проблем освоения Севера СО РАН). Последующая обработка проведена с использованием программного пакета JUICE 7.0 (Tichý, 2002). Для первичной классификации и ординации сообществ учитывали видовой состав, проективное покрытие и постоянство видов. Проективное покрытие определяли по 5-балльной шкале: (+) – меньше 1%; 1 – менее 5%; 2 – 6–15%; 3 – 16–25%; 4 – 26–50%; 5 – более 50%. Геоботанические описания сводились в фитоценологические таблицы, и для каждого вида устанавливался класс постоянства (активность видов): I – менее 20%; II – 21–40%; III – 41–60%; IV – 61–80%; V – 81–100%. Активность видов, отражающая степень их преуспевания в типе сообществ и способность к доминированию, подсчитывали как квадратный корень из произведения встречаемости на среднее проективное покрытие (Malyshev, 1975). Таксономические названия сосудистых растений приведены в соответствии со сводкой С. К. Черепанова (Czerepanov, 1995).

Для выяснения фитоценотической приуроченности хмеля на уровне синтаксонов высокого ранга свыше 900 точек произрастания хмеля как в антропокультурных, так и в естественных условиях внесли на оцифрованную карту растительности юга Западной Сибири. Для создания ГИС-проекта за основу использовался фрагмент карты растительности из «Атласа СССР» (Tochenov, 1983).

Основываясь на идеях Европейской классификации местообитаний природных сообществ (European Nature Information System, EUNIS) с учетом модификации этой системы для условий Западной Сибири, ранее выполненной группой исследователей (Smelyansky, Pronkina, 2009), нами разработан вариант классификации местообитаний (экотопов) хмеля обыкновенного, исходя из итогов полевых работ и анализа базы данных.

Для оценки встречаемости хмеля обыкновенного использованы следующие градации, основанные на шкалах редкости, разработанных А. В. Галаниным, Н. И. Золотухиным и Л. В. Мариной (Galanin et al., 1979): *очень редко* – вид встречен в 1–2 точках, с учетом сведений других авторов; *редко* – вид отмечен в нескольких местах, но не более чем в 4 пунктах; *довольно редко* – встречается в небольшом числе местообитаний, занимающих в ландшафте менее 10% территории; *довольно обычно* – встречается в подходящих местообитаниях, занимающих в ландшафте до 30% территории; *обычно* – встречается во многих местообитаниях, которые выражены более чем на 30% всей территории.

При изучении локалитетов хмеля отбирались не только гербарные образцы для пополнения Гербария Алтайского государственного университета (ALTB) и Гербария культурных растений мира, их диких родичей и сорных растений (WIR) Всероссийского института генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова по Программе развития Национального центра генетических ресурсов растений, но и материалы для молекулярно-генетических исследований, оценки вирусной нагрузки и пополнения полевой коллекции в Чувашском НИИ сельского хозяйства – филиале ФАНЦ Северо-Востока им. Н.В. Рудницкого, а также на собственной экспериментальной площадке и биотехнологической коллекции хмеля *in vitro* в Алтайском государственном университете.

Результаты

Во время экспедиционных исследований установлен широкий спектр местообитаний хмеля обыкновенного. Ниже приведена выявленная нами экотопологическая приуроченность вида в условиях юга Западной Сибири.

I. Леса, редколесья и другие облесенные территории, включая свежие вырубки и гари, где доминирует или доминировала до недавнего времени древесная растительность с проективным покрытием не менее 20%. Деревья обычно одноствольные, высотой более 5 м. Сюда отнесены искусственно созданные и регулярно поддерживаемые местообитания: лесополосы, лесопитомники и лесные плантации.

I.1. Леса и насаждения с доминированием летнезеленых лиственных деревьев. В состав типа не входят смешанные леса, где доля хвойных превышает 25%.

I.1.1. Приречные и галерейные леса с доминированием видов *Alnus* Hill, *Betula* L., *Populus* L., *Salix* L. – хмель произрастает обычно по краю леса, может образовывать заросли, обильно плодоносит.

I.1.2. Мелколиственные леса на влажном кислом торфе, с доминированием *Betula pubescens* Ehrh., иногда с примесью кустарниковых ив и/или хвойных – встречается довольно редко.

I.1.3. Мелколиственные леса с доминированием *Betula* spp., *Populus tremula* L. – хмель встречается довольно редко, на местах, где ранее были вырубки или образовались прогалины после ветровала.

I.2. Хвойные леса с доминированием видов *Abies* Hill, *Pinus* L., *Picea* A. Dietr.

I.2.1. Горные хвойные леса с доминированием видов *Abies*, *Pinus*, с участием *Picea obovata* Ledeb., до высоты 800 м – хмель встречается довольно обычно, но вдоль лесных ручьев и небольших рек, лесных дорог, может образовывать заросли.

I.2.2. Сосновые леса из *Pinus sylvestris* L. к югу от таежной зоны – хмель встречается редко, большей частью вдоль дорог или небольших рек и ручьев.

I.2.3. Равнинные темнохвойно-таежные леса с доминированием *Abies sibirica* Ledeb., *Picea obovata*, *Pinus sibirica* Du Tour. – хмель встречается довольно обычно, по опушкам, на местах ветровалов и вырубок, вдоль лесных дорог.

I.2.4. Хвойные заболоченные леса к югу от таежной зоны из *Pinus sylvestris*, *Picea obovata*, иногда с *Betula pubescens* по болотам степной и лесостепной зон – хмель редко встречается по окраинам хвойных заболоченных лесов.

I.3. Смешанные (лиственно-хвойные) леса. Ни хвойные, ни лиственные виды не составляют более 75% покрытия.

I.3.1. Лиственные заболоченные леса в комбинации с заболоченными хвойными лесами – хмель встречается довольно обычно, по окраинам лесов.

I.3.2. Сосновые леса к югу от тайги, в значительной степени смешанные с березовыми лесами, – хмель встречается обычно, по пониженным закустаренным участкам, опушкам лесов и лесным дорогам.

I.4. Лесополосы, небольшие антропогенные лески, свежие вырубки, начальные стадии восстановления леса и лесных культур.

I.4.1. Лесополосы, более или менее непрерывные рядовые посадки деревьев, формирующие полосы в пределах фона травяных угодий или обрабатываемых земель, а также вдоль дорог, – хмель встречается довольно редко, во всех типах лесополос, включая кленовые из *Acer negundo* L.

I.4.2. Начальные стадии естественных и близких к естественным лесов, на вырубках и гарях, не достигшие высоты 5 м, – хмель довольно обычен, образует заросли.

II. Кустарниковые сообщества

Материковые, сухие или сезонно переувлажненные местообитания, где грунтовые воды остаются на уровне почвы менее полугода, с покрытием растительностью более 30%, с доминированием кустарников.

II.1. Заросли кустарников по берегам рек, озер и болот, заболоченные поймы с доминированием кустарников (ивовые и ольховые, облепиховые сообщества) – хмель встречается довольно обычно, с большим проективным покрытием, обильно плодоносит.

II.2. Заросли ив и других кустарников по низинным болотам, болотистым поймам и берегам рек с доминированием крупных или средних по размеру ив (*Salix cinerea* L., *S. pentadra* L.), иногда с участием видов *Frangula alnus* Mill., *Rhamnus cathartica* L., *Betula pubescens*, любой из которых может доминировать в верхнем ярусе, или могут доминировать невысокие кустарники *Salix* spp., – хмель встречается обычно, с большим проективным покрытием, обильно плодоносит.

II.3. Живые изгороди из видов-интродуцентов – это древесная растительность, формирующая полосы среди травяных сообществ, сельскохозяйственных земель или вдоль дорог, – хмель встречается редко.

II.4. Плантации кустарников низких деревьев и кустарников, выращенных для производства плодов или как декоративные, или ягодники, – хмель встречается редко.

II.5. Мезофильные кустарниковые сообщества Алтайской горной страны с доминированием *Caragana arborescens* Lam., *Spiraea* spp., *Lonicera tatarica* L., *Rosa* spp., *Padus avium* Mill., *Viburnum opulus* L. – хмель встречается обычно, с высоким проективным покрытием, образует заросли.

III. Болота

Переувлажненные местообитания, где грунтовые воды остаются на уровне поверхности почвы или выше по крайней мере в течение полугода.

III.1. Переходные болота – это местообитания, занятые торфообразующей растительностью, – *H. lupulus* встречается обычно по окраинам болот, где есть небольшие деревья или кустарники.

III.2. Наземные заросли высоких гелофитов (Poaceae, Cyperaceae, *Typha* spp., *Equisetum* spp.), обычно маловидовые, чаще монодоминатные, – *H. lupulus* довольно редко отмечается по окраинам этих зарослей в том случае, если в их составе появляются кустарники.

VI. Травяные сообщества

Материковые сухие или сезонно переувлажненные местообитания, с проективным покрытием более 30%. Доминируют злаки, папоротники, осоки, разнотравье, могут присутствовать отдельные деревья и кустарники с проективным покрытием менее 10%.

VI.1. Лесные опушки, вырубки и высокотравье – сообщества высоких и низких трав или папоротников вдоль водотоков, оврагов или на влажных лугах по краю леса, с присутствием кустарников – *H. lupulus* встречается довольно обычно, с большим проективным покрытием.

VI.2. Травяные сообщества с редкими деревьями, обычно с покрытием менее 10% – хмель встречается редко.

V. Местообитания, возникшие на месте садовых или приусадебных участков, парков, а также заброшенных участков и парков

V.1. Интенсивные культуры плодовых, овощных и декоративных видов дачных и садовых участков – хмель довольно обычен, по-видимому, является беглецом из культуры.

V.2. Территории рекреационных парков – хмель встречается редко, часто уничтожается как нежелательный вид.

V.3. Приусадебные участки, небольшие посадки и скверы около зданий, а также огороды в непосредственной близости от жилья – хмель встречается довольно обычно, по-видимому, является беглецом из культуры.

V.4. Территории недавно заброшенных садов. Брошенные сады, цветники, огороды – хмель встречается довольно редко.

VI. Поселения, здания, промышленные объекты, свалки

VI.1. Жилая застройка в городах и в центре поселков, где здания, пути сообщения и другие непроницаемые поверхности занимают по крайней мере 80% земель – хмель встречается редко, используют для озеленения.

VI.2. Жилая застройка в деревнях и пригородах, где здания, пути сообщения и другие непроницаемые поверхности покрывают от 30 до 80% земли, – хмель довольно редок, используют для озеленения.

VI.3. Заброшенные строения в городах, поселках и деревнях или территории, где ведется разрушение или строительство зданий, – хмель довольно обычен.

VI.4. Заборы и стены с выступающими элементами – хмель встречается довольно обычно, используется как элемент озеленения.

VI.5. Свалки крупногабаритного строительного мусора вне объектов строительства – хмель довольно редок.

Таким образом, хмель обыкновенный наиболее обычен для лесных сообществ различной приуроченности и генезиса. Диапазон экотопов охватывает как приречные, мелколиственные, хвойные, так и смешанные леса. Причем в хвойных лесах он приурочен к лесным ручьям и небольшим рекам, лесным дорогам, местам ветровалов и вырубок, может образовывать заросли. В условиях недостатка света, в том числе в осиновых и смешанных лесах, он не плодоносит. Довольно обычно произрастает на зарастающих вырубках и гарях. Вид обычен в кустарниковых сообществах, особенно по берегам рек, озер и болот, а также в урёмах, где он имеет большое проективное покрытие и обильно плодоносит. С категорией редкости «довольно обычно» хмель встречается также в травяных сообществах, где присутствуют отдельные кустарники или деревья.

Разнообразны местообитания хмеля, которые он освоил будучи культурным растением и одновременно «беглецом из культуры», адвентивным видом. Это местообитания, возникшие на месте садовых или приусадебных участков, парков, а также заброшенных участков. Кроме того, он произрастает в поселениях, у жилых и разрушающихся зданий, на промышленных объектах, на строительных свалках.

Диапазон фитоценотической приуроченности хмеля обыкновенного отражает распространение вида, представленное на фрагменте ГИС-карты растительности юга Западной Сибири (рисунок).

В равнинной части юга Западной Сибири хмель приурочен к подтаежным мелколиственным осиново-березовым лесам. В условиях лесостепи он отмечается в березовых и осиновых колках в окружении остатков луговых степей или агроценозов, а также по понижениям и опушкам сосновых лесов. Стоит отметить, что это устойчивый элемент речных долин и берегов озер в условиях лесостепи. Здесь хмель встречается в фитоценозах лугов с участием ив, по окраинам болот и азональным сообществам кустарников пойм рек, а также пойменным лесам. В степной зоне (без колковых сообществ) хмель обнаружен только в населенных пунктах в подзоне разнотравно-дерновинно-злаковых и сухих дерновинно-злаковых степей, иногда в условиях значительного развития солянковой и галофитно-злаковой растительности. В этом случае человек создал те минимальные условия, которые позволили выращивать хмель для бытовых нужд.

Кроме пойм Оби, Чумыша, Иртыша, наиболее богато представлены популяции хмеля обыкновенного в южно-таежных лесах равнин, где проходит естественная северная граница распространения вида. Хмель более обычен в предгорных и низкогорных лесных сообществах Алтая и Салаира. Это фитоценозы темнохвойных горно-таежных лесов с *Abies sibirica* (черневые леса), *Picea obovata*, *Larix sibirica* Ledeb., где хмель обыкновенный распространен на лесных опушках и вдоль рек и ручьев до высоты 800 м н. у. м.

Ординационный анализ геоботанических описаний по проценту проективного покрытия *H. lupulus* показал, что более всего он встречается в составе лесных сообществ и редколесий, а также других территорий, носящих облесенный характер. Доминирующее число описаний (более 80%) располагается в диапазоне от 5% до 25% проективного покрытия, создаваемого хмелем.

В составе сообществ с участием *H. lupulus* отмечены 782 вида высших растений. Анализ 275 геоботанических описаний позволил выделить активное ядро ценофлоры сообществ с участием *H. lupulus*: его составляют 50 видов растений. В таблице представлены виды с III по V класс постоянства. Ядро ценофлоры приурочено к местообитаниям с умеренным и повышенным увлажнением, лесным опушкам и полянам, берегам рек, разреженным лесам, топологически и сукцессионно связанным с ними лесным лугам, возникающим на месте лесов, лишь незначительно подверженным хозяйственному воздействию и сохраняющим флористическое ядро предшествовавшего лесного фитоценоза. Эти сообщества заметно отличаются от антропогенно трансформированных лугов интенсивного сенокосного и пастбищного использования, что подтверждается отсутствием адвентивных видов в выделенном ядре ценофлоры.

Эколого-ценотические особенности и значимость видов в ценофлорах сообществ (активность видов, или их фитоценотическая роль) являются важным звеном в познании закономерностей распределения сообществ с участием *H. lupulus* и их дифференциации.

Сообщества с проективным покрытием хмеля обыкновенного от 50% до 100% представлены преимущественно в составе мезофильных кустарниковых компонентов, образованных *Caragana arborescens*, *Spiraea* spp., *Lonicera tatarica*, *Rosa* spp., *Viburnum opulus*.

В сообществах с хмелем часто встречаются луговолесные виды высокотравья, преимущественно мезофиты и гигромезофиты: *Crepis sibirica* L., *Aconitum septentrionale* Koelle, *Cacalia hastata* L., *Aegopodium podagraria* L., *Bupleurum longifolium* L., *Angelica sylvestris* L., *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn, *Calamagrostis langsdorffii* (Link.) Trin., *Senecio nemorensis* L.

Злаковая и осоковая основа ядра ценофлоры незначительна и представлена 5 видами со II и III классами постоянства: *Dactylis glomerata* L., *Milium effusum* L., *Carex macroura* Meinsh., *Brachypodium pinnatum* (L.) Beauv., *Calamagrostis langsdorffii*.

Поскольку жизненная форма *H. lupulus* – это лиана с однолетними монокарпическими побегами, интересен состав тех деревьев и кустарников, которые встречаются в сообществах с участием хмеля и служат в качестве опоры. Всего отмечено 62 вида деревьев и кустарников, но доля древесно-кустарниковых видов с III классом постоянства невелика и представлена всего тремя видами: *Betula pendula* Roth, *Padus avium*, *Populus tremula*. Со II классом постоянства зафиксировано пять видов: *Abies sibirica*, *Salix cinerea*, *Ribes nigrum* L., *Caragana arborescens*, *Rosa majalis* Herrm. и полукустарник *Rubus idaeus* L., которые встречаются в 15–25% описаний сообществ хмеля обыкновенного.

В качестве опоры в различных типах сообществ хмель обыкновенный использует: *Viburnum opulus*, *Caragana frutex* (L.) K. Koch, *C. arborescens*, *Lonicera tatarica*, *L. xylosteum* L., *Betula pubescens*, *Populus tremula*, *Padus avium*, *Acer negundo*, *Rhamnus cathartica*, *Sambucus sibirica* Nakai., *Salix caprea* L., *S. alba* L., *S. viminalis* L., *Malus baccata* (L.) Borkh., *Ribes hispidulum* (Jancz.) Pojark., *Spiraea chamaedrifolia* L., *S. media* Franz Schmidt, *S. hypericifolia* L., *S. crenata* L., *Frangula alnus*, *Rosa acicularis* Lindl., *R. pimpinellifolia* L., *Ribes atropurpureum* C.A. Mey., *Crataegus sanguinea* Pall. и др. У одноствольных деревьев хмель зачатую обвивает молодые тонкоствольные экземпляры и поросль.

Обсуждение

H. lupulus распространен в пределах умеренного и субтропического поясов северного полушария – на большей части Европы, в Северной Африке, Северной Америке, Се-

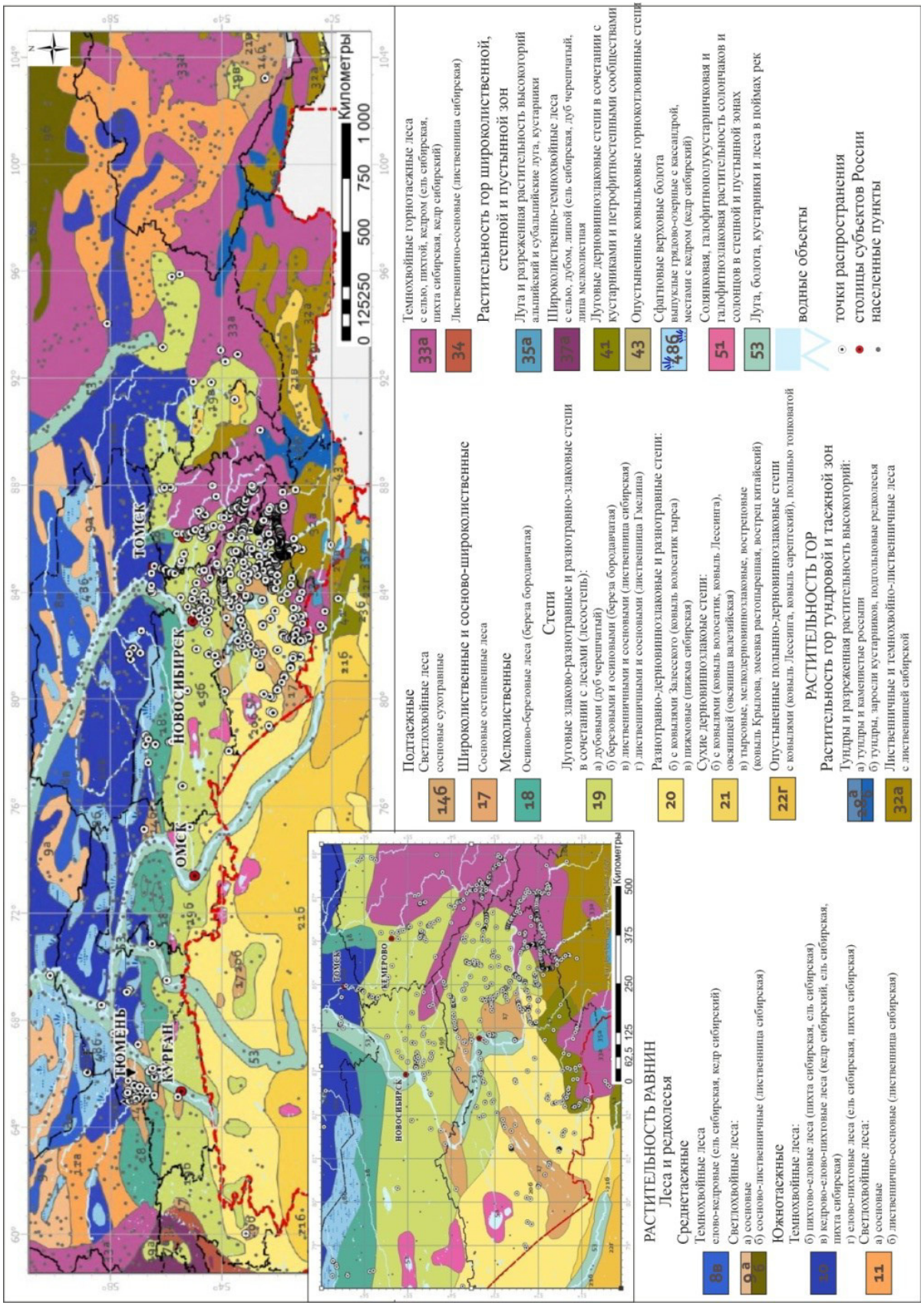


Рисунок. Распространение хмеля обыкновенного на юге Западной Сибири [использован фрагмент карты растительности из «Атласа СССР» (Tochenov, 1983)]

Figure. Common hop distribution in the south of Western Siberia [a fragment of the vegetation map from the *Atlas of the USSR* was used (Tochenov, 1983)]

Таблица. Виды активного ядра ценофлоры сообществ с участием *Humulus lupulus* L. со встречаемостью более 40%

Table. Species with occurrence of more than 40% within the active core of the cenoflora in plant communities with *Humulus lupulus* L.

Вид / Species	Встречаемость* / Occurrence, %	Класс постоянства / Class of permanence
Humulus lupulus L.	100	V
Urtica dioica L.	73	IV
Pulmonaria mollis Wulf. ex Hormen.	66	IV
Filipendula ulmaria (L.) Maxim.	58	III
Crepis sibirica L.	51	III
Padus avium Mill.	50	III
Aconitum septentrionale Koelle	49	III
Thalictrum minus L.	48	III
Galium boreale L.	47	III
Cacalia hastata L.	44	III
Dactylis glomerata L.	44	III
Aegopodium podagraria L.	44	III
Betula pendula Roth	41	III
Populus tremula L.	41	III

Примечание: * – доля участия в общем числе геоботанических описаний (%)

Note: * – the share in the total number of geobotanical descriptions (%)

верной и Центральной Азии. Точно очертить естественный ареал вида достаточно сложно вследствие давней истории его возделывания. Археоботанические находки указывают на то, что в Европе хмель использовался в пивоварении уже в раннем Средневековье, а его выращивание началось около 859 г. н. э. (Behre, 1999). В настоящее время он культивируется во многих странах мира, в том числе в южном полушарии – в Южной Африке, Южной Америке, Австралии и Новой Зеландии.

Наши исследования показали, что ареал хмеля обыкновенного на территории юга Западной Сибири находится между 50° и 59° с. ш. Его южная граница проходит по районам низкогорий Алтая и Салаира, редко поднимается до среднегорий. В условиях Кулундинской равнины и особенно Барабинской низменности хмель отмечается исключительно в населенных пунктах и по местам бывших поселений, так как его расселение, несомненно, ограничивают распространенные здесь засоленные почвы.

В европейской части России хмель обыкновенный приурочен к болотистым и влажным пойменным лесам, прибрежным кустарникам, встречается в широколиственных лесах, ивняках, березняках, осинниках, ольшаниках (Brezhnev, Korovina, 1981; Zozulina, Fedyaeva, 1984; Baranova et al., 1990; Ovesnov, 1997; Tzvelev, 2000; Tzvelev, 2004; Ivanov et al., 2014). На Кавказе растет в прибрежных кустарниках и лесах, ольшаниках, по опушкам, россыпям крупных камней, от низменностей до среднегорного пояса, до 1800 м н. у. м. (Galushko, 1978; Kolakovsky, 1980; Zernov, 2006; Portenier, 2012; Ivanov et al., 2014). П. Н. Крылов указывал хмель для лесной, реже степной области южных частей Западной Сибири и наблюдал его произрастание «по берегам рек и их островам в зарослях ив и других кустарников, по тенистым оврагам, сыроватым лесам в лесной, реже степной области» южных районов восточной части Западной Сибири (Krylov, 1930, p. 805). По сравнению с представлениями П. Н. Крылова, современный ареал хмеля значительно расширился благодаря антропогенному фактору. Это связано с длительной историей культивирования вида как местным населением, так и прибывшими переселенцами. Хмель оказался широко распространен в большинстве населенных пунктов, а также отмечается на местах бывших поселений. Значительно были увеличены плантации хмеля на юге Западной Сибири (в Алтайском крае и Республике Алтай) с 1950-х годов прошлого века, причем часто эти посадки находились в контакте с дикорастущими популяциями.

Сравнивая наши результаты с данными других исследователей, отметим, что экотопологические и фитоценотические предпочтения *H. lupulus* на юге Западной Сибири в целом не отличаются от других территорий. В то же время установлена местная ценотическая особенность хмеля – высокая встречаемость в разнообразных кустарниковых сообществах, чаще всего в зарослях мезофильных кустарников из видов *Spiraea* и *Rosa*, *Caragana arborescens*, *Lonicera tatarica*, *Viburnum opulus*, где проективное покрытие популяций хмеля составляет 50–100%. Наиболее обычен, обилен и разнообразен по морфологическим признакам *H. lupulus* в естественных условиях в восточной части юга Западной Сибири – в лесных сообществах

Салаира, Северо-Восточного Алтая, поймах рек Оби, Чумыша, Иртыша и их притоков. Учитывая результаты молекулярно-генетического анализа (Murakami, 2006), возможно предположить, что этот регион является одним из очагов разнообразия хмеля.

Заключение

В пределах юга Западной Сибири хмель обыкновенный имеет значительный спектр мест обитания: от ненарушенных лесных фитоценозов до урбанизированных территорий. Культигенная часть его ареала формировалась в период заселения Сибири переселенцами из европейской части России. Выделено 16 природных и 13 антропогенных экотопов, где может встретиться вид.

В настоящее время на юге Западной Сибири хмель обыкновенный произрастает в различных фитоценозах степной, лесостепной зон и южнотаежной подзоны лесной зоны. В Республике Алтай и Алтайском крае хмель обыкновенный отмечается от низкогорий до среднегорий в пределах горнолесного пояса растительности.

Ценотически хмель обыкновенный, будучи лианой, наиболее связан с лесными и кустарниковыми сообществами различного генезиса. Основные природные высокопродуктивные заросли хмеля характерны для лесных и кустарниковых сообществ Салаира, Северо-Восточного Алтая, поймы рек Оби, Иртыша и Чумыша и их притоков. В сообществах с участием хмеля отмечено 62 вида деревьев и кустарников, которые служат в качестве опоры; активное ядро ценофлоры составляют 50 видов растений, а всего зафиксировано 782 вида высших растений.

Собранная и проанализированная информация о местах обитания и популяционном разнообразии *H. lupulus* на юге Западной Сибири может быть использована для планирования экспедиций по сбору генофонда хмеля с целью его дальнейшего привлечения в селекцию для получения новых высокопродуктивных, устойчивых к патогенам сортов.

References / Литература

Aalto M., Heinäjoki-Majander H. Archaeobotany and palaeoenvironment of the Viking Age town of Staraya Ladoga, Russia. In: A.N. Kirpichnikov, E.N. Nosov (eds). *Antiquities of the Volkhov region* (*Drevnosti Povolkhovya*). St. Petersburg: Institute for the History of Material Culture of the RAS; 1997. p.31-41. [in Russian] (Аалто М., Хейнайоки Х. Растительность и окружающая среда Старой Ладоги в эпоху викингов. В кн.: *Древности Поволховья* / под ред. А.Н. Кирпичникова, Е.Н. Носова. Санкт-Петербург: Институт истории материальной культуры РАН; 1997. С.31-41).

Alonso-Esteban J.I., Pinela J., Barros L., Ćirić A., Soković M., Calhelha R.C. et al. Phenolic composition and antioxidant, antimicrobial and cytotoxic properties of hop (*Humulus lupulus* L.) seeds. *Industrial Crops and Products*. 2019;134:154-159. DOI: 10.1016/j.indcrop.2019.04.001

Annenkov N.I. Common names of Russian plants. Materials for the publication of a Russian botanical dictionary (Prostonarodnye nazvaniya russkikh rasteniy. Materialy dlya izdaniya russkogo botanicheskogo slovarya). Moscow: V Universitetskoy Tipografii; 1858. [in Russian] (Анненков Н.И. Простонародные названия русских растений. Материалы для издания русского ботанического словаря. Москва: В Университетской типографии; 1858).

Astray G., Gullón P., Gullón B., Munekata P.E.S., Lorenzo J.M. *Humulus lupulus* L. as a natural source of functional biomolecules. *Applied Sciences*. 2020;10(15):5074. DOI: 10.3390/app10155074

Baranova E.V., Kopaneva G.A., Prisyazhnyuk N.P. Cannabaceae Endl. – Hemp family. Genus *Humulus* L. – Hop. In: *Areas of Distribution of Medicinal and Related Plants in the USSR. Atlas (Arealy lekarstvennykh i rodstvennykh im rasteniy SSSR. Atlas)*. Leningrad: Leningrad State University; 1990. p.35-36. [in Russian] (Баранова Е.В., Копанева Г.А., Присяжнюк Н.П. Сем. Cannabaceae Endl. – Коноплевые. Род *Humulus* L. – Хмель. В кн.: *Ареалы лекарственных и родственных им растений СССР. Атлас*. Ленинград: Ленинградский государственный университет; 1990. С.35-36). URL: https://www.booksite.ru/fulltext/rusles/arealy/text.pdf [дата обращения: 24.07.2024].

Behre K.E. The history of beer additives in Europe – A review. *Vegetation History and Archaeobotany*. 1999;8(1):35-48. DOI: 10.1007/BF02042841

Bouback T.A., Aljohani A.M., Albeshri A., Al-Talhi H., Moatasim Y., GabAllah M. et al. Antiviral activity of *Humulus lupulus* (HOP) aqueous extract against MERS-CoV and SARS-CoV-2: in-vitro and in-silico study. *Biotechnology and Biotechnological Equipment*. 2023;37(1):167-179. DOI: 10.1080/13102818.2022.2158133

Brezhnev D.D., Korovina O.N. Crop wild relatives in the USSR flora (Dikiye sorodichi kulturnykh rasteniy flory SSSR). Leningrad: Kolos; 1981. [in Russian] (Брежнев Д.Д., Коровина О.Н. Дикие сородичи культурных растений флоры СССР. Ленинград: Колос; 1981).

Carbone K., Gervasi F. An updated review of the genus *Humulus*: a valuable source of bioactive compounds for health and disease prevention. *Plants*. 2022;11(24):3434. DOI: 10.3390/ plants11243434

Czerepanov S.K. Plantae vasculares Rossicae et civitatum collimitanearum (in limicis USSR olim). 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).

Degtereva O.P., Savinykh N.P. Biomorphological aspects of introduction and cultivation *Humulus lupulus* L. *Belgorod State University Scientific Bulletin. Natural Sciences*. 2011;15-1(104):5-9. [in Russian] (Дегтерева О.П., Савиных Н.П. Биоморфологические аспекты интродукции и выращивания *Humulus lupulus* L. *Научные ведомости Белгородского государственного университета. Серия: Естественные науки*. 2011;15-1(104):5-9).

Dyakova T.A. Phraseological representation of some wedding rites (based on the Ukrainian dialects of Vostochnaya Slobozhanscshina). *Review of Omsk State Pedagogical University. Humanitarian Research*. 2015;3(7):41-44. [in Russian] (Дьякова Т.А. Фразеологическая репрезентация некоторых свадебных обрядов (на материале украинских восточнослобожанских говоров). *Вестник Омского государственного педагогического университета. Гуманитарные исследования*. 2015;3(7):41-44).

Galanin A.V., Zolotukhin N.I., Marina L.V. Conspectus of the flora of the Kurkure mountain range (eastern Altay). *Botanicheskii zhurnal = Botanical Journal*. 1979;64(5):623-634. [in Russian] (Галанин А.В., Золотухин Н.И., Марина Л.В. Конспект флоры хребта Куркуре (Восточный Алтай). *Ботанический журнал*. 1979;64(5):623-634).

Galushko A.I. Flora of the North Caucasus. Key. Vol. 1 (Flora Severnogo Kavkaza. Opredelitel. T. 1). Rostov: Rostov University; 1978. [in Russian] (Галушко А.И. Флора Север-

ного Кавказа. Определитель. Т. 1. Ростов: Ростовский университет; 1978).

Gashenko O.A., Kastritskaya M.S., Kukharchik N.V. *In vitro* micropropagation of hop cultivars. *Subtropical and Ornamental Horticulture*. 2019;(68):111-118. [in Russian] (Гашенко О.А., Кастрицкая М.С., Кухарчик Н.В. Микроразмножение сортов хмеля в культуре *in vitro*. *Субтропическое и декоративное садоводство*. 2019;(68):111-118).

Harish V., Haque E., Śmiech M., Taniguchi H., Jamieson S., Tewari D. et al. Xanthohumol for human malignancies: chemistry, pharmacokinetics and molecular targets. *International Journal of Molecular Sciences*. 2021;22(9):4478. DOI: 10.3390/ijms22094478

Hennekens S.M., Schaminée J.H.J. TURBOVEG, a comprehensive data base management system for vegetation data. *Journal of Vegetation Science*. 2001;12(4):589-591. DOI: 10.2307/3237010

Ivanov A., Savin I., Egorov A. Methodology of land resources assessment for agricultural production in Russia (at the example of hop cultivation). *Dokuchaev Soil Bulletin*. 2014;(73):29-94. [in Russian] (Иванов А.Л., Савин И.Ю., Егоров А.В. Методология оценки ресурсного потенциала земель России для сельскохозяйственного производства (на примере хмеля). *Бюллетень Почвенного института имени В.В. Докучаева*. 2014;(73):29-94). DOI: 10.19047/0136-1694-2014-73-29-94

Khlebova L.P., Brovko E.S., Mironenko O.N., Bychkova O.V., Khlynovskiy M.D. Method for *in vitro* clonal micropropagation of hop cultivars (Sposob klonalnogo mikrorazmnozheniya *in vitro* sortovogo khmelya). Russian Federation; patent number: 2777200; 2022. [in Russian] (Хлебова Л.П., Бровко Е.С., Мироненко О.Н., Бычкова О.В., Хлыновский М.Д. Способ клонального микроразмножения *in vitro* сортового хмеля. Российская Федерация; патент № 2777200; 2022).

Khlynovskiy M.D., Mironenko O.N., Khlebova L.P., Bychkova O.V., Brovko E.S., Nebylitsa A.V. Actual issues of hop growing in Russia. In: *International Hop Growers' Convention, I.H.G.S.: Proceedings of the Scientific-Technical Commission; Ljubljana, Slovenia, 25–29 June 2023*. Wolnzach: Druckhaus Kastner AG; 2023. p.85-89. Available from: https://www.hopfenforschung.de/wp-content/uploads/2023/07/Proceedings_STC_2023.pdf [accessed Aug. 14, 2024].

Kolakovsky A.A. Flora of Abkhazia (Flora Abkhazii). Tbilisi: Metsniereba; 1980. [in Russian] (Колаковский А.А. Флора Абхазии. Тбилиси: Мецниереба; 1980).

Korpelainen H., Pietiläinen M. Hop (*Humulus lupulus* L.): traditional and present use, and future potential. *Economic Botany*. 2021;75(4):302-322. DOI: 10.1007/s12231-021-09528-1

Kovalev V.M., Mogilny N.P. Russian cuisine: traditions and customs (Russkaya kukhnya: traditsii i obychai). Moscow: Sovetskaya Rossiya; 1990. [in Russian] (Ковалев В.М., Могильный Н.П. Русская кухня: традиции и обычаи. Москва: Советская Россия; 1990).

Krylov P.N. Flora Sibiriae Occidentalis. Tomsk: Tomsk Branch of the Russian Botanical Society; 1930. [in Russian] (Крылов П.Н. Флора Западной Сибири. Томск: Томское Отделение Русского Ботанического Общества; 1930).

Leontieva V.V. Production testing and preservation of the potential of the hop varieties used. In: *Methods and Technologies in Plant Breeding and Crop Production: Proceedings of the IX International Scientific and Practical Conference (Metody i tekhnologii v selektsii rasteniy i rasteniyevodstve: materialy IX Mezhdunarodnoy nauchno-prakticheskoy konferentsii)*. Kirov: FARC of the North-East; 2023. p.71-76. [in Russian] (Леонтьева В.В. Производственное испытание и изучение питомника оригинальных насаждений сортов хмеля. В кн.: *Методы и технологии в селекции растений и растениеводстве: материалы IX Международной научно-практической конференции*. Киров: ФАНЦ Северо-Востока; 2023. С.71-76). URL: https://elibrary.ru/download/elibrary_53773280_24071786.pdf [дата обращения: 12.08.2024].

Malyshev L.I. The quantitative analysis of flora: spatial diversity, the level of specific richness and representativity of sampling areas. *Botanicheskii zhurnal = Botanical Journal*. 1975;60(11):1537-1550. [in Russian] (Малышев Л.И. Количественный анализ флоры: пространственное разнообразие, уровень видового богатства и репрезентативность участков обследования. *Ботанический журнал*. 1975;60(11):1537-1550).

Milosta G.M., Lapa V.V. Agrobiological principles of hop cultivation in the Republic of Belarus: a monograph (Agrobiologicheskiye osnovy vyrashchivaniya khmelya v Respublike Belarus: monografiya). Grodno: Grodno State Agrarian University; 2010. [in Russian] (Милоста Г.М., Лапа В.В. Агробиологические основы выращивания хмеля в Республике Беларусь: монография. Гродно: Гродненский государственный аграрный университет; 2010).

Minaeva V.G. Medicinal plants of Siberia (Lekarstvennye rasteniya Sibiri). Novosibirsk: Nauka; 1970. [in Russian] (Минаева В.Г. Лекарственные растения Сибири. Новосибирск: Наука; 1970).

Murakami A., Darby P., Javornik B., Pais M.S.S., Seigner E., Lutz A. et al. Molecular phylogeny of wild hops. *Heredity*. 2006;97(1):66-74. DOI: 10.1038/sj.hdy.6800839

Nechiporchuk I.D. Fundamentals of hop breeding and reproduction (Osnovy selektsii i razmnozheniya khmelya). Kyiv: Radyanska Zhitomirshchyna; 1947. [in Russian] (Нечипорчук И.Д. Основы селекции и размножения хмеля. Киев: Радянська Житомирщина; 1947).

Orishev A.B. Brewing in the Russian economy: from the Middle Ages to the First World War. *Business and Design Review*. 2023;2(30):51-64. [in Russian] (Оришев А.Б. Пивоварение в экономике России: от Средневековья до Первой мировой войны. *Бизнес и дизайн ревю*. 2023;2(30):51-64).

Ovcharova N.V., Silantyeva M.M., Mironenko O.N., Zhelonkina Yu.R., Panchenko K.S., Maseeva M.E. Kasyanova T.A. Phytocenotic characteristics of common hop under the conditions of the south of Western Siberia (Fitotsenoticheskaya kharakteristika khmelya obyknovennogo v usloviyakh yuga Zapadnoy Sibiri). Russian Federation; State Registration Certificate for a Database No. 2024621882; 2024. [in Russian] (Овчарова Н.В., Силантьева М.М., Мироненко О.Н., Желонкина Ю.Р., Панченко К.С., Масеева М.Е. Касьянова Т.А. Фитоценотическая характеристика хмеля обыкновенного в условиях юга Западной Сибири. Российская Федерация; свидетельство о государственной регистрации базы данных № 2024621882; 2024).

Ovesnov S.A. Conspectus of the flora of Perm Province (Konspekt flory Permskoy oblasti). Perm: Perm University; 1997. [in Russian] (Овеснов С.А. Конспект флоры Пермской области. Пермь: Пермский университет; 1997).

Pereira O.R., Santos G., Sousa M.J. Hop by-products: pharmacological activities and potential application as cosmetics. *Cosmetics*. 2022;9(6):139. DOI: 10.3390/cosmetics9060139

Pokhlebkin V.V. Entertaining cooking (Zanimatelnaya kulinariya). Moscow: Light and Food Industry; 1983. [in Russian] (Похлебкин В.В. Занимательная кулинария. Москва: Легкая и пищевая промышленность; 1983).

Portenier N.N. Flora and phytogeography of the North Caucasus: selected papers (Flora i botanicheskaya geografiya Severnogo Kavkaza: izbrannye trudy). Moscow: KMK; 2012. [in Russian] (Портениер Н.Н. Флора и ботаническая география Северного Кавказа: избранные труды. Москва: КМК; 2012).

Shipilov A.V. Russian everyday culture: food, clothing, housing (from ancient times to the 18th century): a monograph (Russkaya bytovaya kultura: pishcha, odezhda, zhilishche [s drevneyshikh vremen do XVIII veka]: monografiya). Voronezh: Voronezh State Pedagogical University; 2007. [in Russian] (Шипилов А.В. Русская бытовая культура: пища, одежда, жилище (с древнейших времен до XVIII века): монография. Воронеж: Воронежский государственный педагогический университет; 2007).

Small E. A numerical and nomenclatural analysis of morpho-geographical taxa of Humulus. *Systematic Botany*. 1978;3(1):37-76. DOI: 10.2307/2418532

Smelyansky I.E., Pronkina G.A. (eds). Important plant areas of Altai-Sayan ecoregion: attempt of identification (Klyuchevye botanicheskiye territorii Altaye-Sayanskogo ekoregiona: opyt vydeleniya). Novosibirsk: Geo; 2009. [in Russian] (Ключевые ботанические территории Алтае-Саянского экорегиона: опыт выделения / под ред. И.Э. Смелянского, Г.А. Пронькиной. Новосибирск: Гео; 2009).

Telyatyev V.V. Useful plants of Central Siberia (Poleznye rasteniya Tsentralnoy Sibiri). Irkutsk: East Siberian Book Publishers; 1985. [in Russian] (Телятьев В.В. Полезные растения Центральной Сибири. Иркутск: Восточно-Сибирское книжное издательство; 1985).

Tichý L. JUICE, software for vegetation classification. *Journal of Vegetation Science*. 2002;13(3):451-453. DOI: 10.1111/j.1654-1103.2002.tb02069.x

Tochenov V.V. (ed.). Atlas of the USSR (Atlas SSSR). Moscow: Principal Agency of Geodesy and Cartography; 1983. [in Russian] (Атлас СССР / под ред. В.В. Точенова Москва: Главное управление геодезии и картографии; 1983).

Tseselsky T. Mead-making, or the art of producing drinks from honey and fruits (Medovareniye, ili iskusstvo proizvodstva napitkov iz meda i fruktov). Yekaterinoslav: Y.A. Krasnopoler's Printing House; 1910. [in Russian] (Цесельский Т. Медоварение, или искусство производства напитков из меда и фруктов. Екатеринослав: Типография Я. А. Краснополера; 1910).

Tzvelev N.N. (ed.). Flora Europae Orientalis. Vol. XI. Moscow; St. Petersburg: KMK; 2004. [in Russian] (Флора Восточной Европы. Т. XI / под ред. Н.Н. Цвелева. Москва; Санкт-Петербург: КМК; 2004).

Tzvelev N.N. Identification key to vascular plants of Northwestern Russia (Leningrad, Pskov, and Novgorod Provinces) (Opredelitel sosudistykh 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: Санкт-Петербургская химико-фармацевтическая академия; 2000).

Vereshchagin V.I., Sobolevskaya K.A., Yakubova A.I. Useful plants of Western Siberia (Poleznye rasteniya Zapadnoy Sibiri). Moscow; Leningrad: USSR Academy of Sciences; 1959. [in Russian] (Верещагин В.И., Соболевская К.А., Якубова А.И. Полезные растения Западной Сибири. Москва; Ленинград: АН СССР; 1959).

Zernov A.S. Flora of the Northwest Caucasus (Flora Severo-Zapadnogo Kavkaza). Moscow: KMK; 2006. [in Russian] (Зернов А.С. Флора Северо-Западного Кавказа. Москва: КМК; 2006).

Zozulina G.M., Fedyaeva V.V. (eds). Flora of the Lower Don (key). Part I (Flora Nizhnego Dona [opredelitel]. Chast I). Rostov: Rostov University; 1984. [in Russian] (Флора Нижнего Дона (определитель). Часть I / под ред. Г.М. Зозулиной, В.В. Федяевой. Ростов: Ростовский университет; 1984).

Информация об авторах

Марина Михайловна Силантьева, доктор биологических наук, главный научный сотрудник, Алтайский государственный университет, 656049 Россия, Барнаул, пр. Ленина, 61, msilan@mail.ru, https://orcid.org/0000-0002-7102-2675

Ольга Николаевна Мироненко, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, Алтайский государственный университет, 656049 Россия, Барнаул, пр. Ленина, 61, olgmironenko@mail.ru, https://orcid.org/0000-0003-0091-5043

Наталья Владимировна Овчарова, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, Алтайский государственный университет, 656049 Россия, Барнаул, пр. Ленина, 61, ovcharova_n_w@mail.ru, https://orcid.org/0000-0002-8657-3226

Ирена Георгиевна Чухина, 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, i.chukhina@vir.nw.ru, https://orcid.org/0000-0003-3587-6064

Юлия Романовна Полтарацкая, лаборант-исследователь, Алтайский государственный университет, 656049 Россия, Барнаул, пр. Ленина, 61, lynxclaw@yandex.ru, https://orcid.org/0009-0005-6944-3875

Анастасия Викторовна Небылица, младший научный сотрудник, Алтайский государственный университет, 656049 Россия, Барнаул, пр. Ленина, 61, nastaynebylitsa@mail.ru, https://orcid.org/0000-0002-3129-414X

Ольга Владимировна Бычкова, кандидат сельскохозяйственных наук, ведущий научный сотрудник, Алтайский государственный университет, 656049 Россия, Барнаул, пр. Ленина, 61, olga4ka_asu@mail.ru, https://orcid.org/0000-0002-7639-1787

Елена Павловна Мякишева, младший научный сотрудник, Алтайский государственный университет, 656049 Россия, Барнаул, пр. Ленина, 61, emjak@yandex.ru, https://orcid.org/0009-0005-8492-7405

Information about the authors

Marina M. Silantyeva, Dr. Sci. (Biology), Chief Researcher, Altai State University, 61 Lenina Ave., Barnaul 656049, Russia, msilan@mail.ru, https://orcid.org/0000-0002-7102-2675

Olga N. Mironenko, Cand. Sci. (Biology), Leading Researcher, Altai State University, 61 Lenina Ave., Barnaul 656049, Russia, olgmironenko@mail.ru, https://orcid.org/0000-0003-0091-5043

Natalia V. Ovcharova, Cand. Sci. (Biology), Leading Researcher, Altai State University, 61 Lenina Ave., Barnaul 656049, Russia, ovcharova_n_w@mail.ru, https://orcid.org/0000-0002-8657-3226

Irena G. Chukhina, Cand. Sci. (Biology), Leading Researcher, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, i.chukhina@vir.nw.ru, https://orcid.org/0000-0003-3587-6064

Yulia R. Poltaratskaya, Laboratory Research Assistant, Altai State University, 61 Lenina Ave., Barnaul 656049, Russia, lynxclaw@yandex.ru, https://orcid.org/0009-0005-6944-3875

Anastasiya V. Nebylitsa, Associate Researcher, Altai State University, 61 Lenina Ave., Barnaul 656049, Russia, nastaynebylitsa@mail.ru, https://orcid.org/0000-0002-3129-414X

Olga V. Bychkova, Cand. Sci. (Agriculture), Leading Researcher, Altai State University, 61 Lenina Ave., Barnaul 656049, Russia, olga4ka_asu@mail.ru, https://orcid.org/0000-0002-7639-1787

Elena P. Myakisheva, Associate Researcher, Altai State University, 61 Lenina Ave., Barnaul 656049, Russia, emjak@yandex.ru, https://orcid.org/0009-0005-8492-7405

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 22.11.2024; одобрена после рецензирования 28.11.2024; принята к публикации 03.12.2024.
The article was submitted on 22.11.2024; approved after reviewing on 28.11.2024; accepted for publication on 03.12.2024.

ИЗУЧЕНИЕ И ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ГЕНЕТИЧЕСКИХ РЕСУРСОВ РАСТЕНИЙ

Научная статья
УДК 633.358:581.16
DOI: 10.30901/2227-8834-2024-4-32-46

CC BY

Сравнительная оценка содержания фотосинтетических пигментов у представителей внутривидовых таксонов *Pisum sativum* L.

С. В. Бобков[1], К. А. Башкирова[1], Е. В. Семенова[2], М. А. Вишнякова[2]

[1] *Федеральный научный центр зернобобовых и крупяных культур, Орел, Россия*

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

Автор, ответственный за переписку: Елена Викторовна Семенова, e.semenova@vir.nw.ru

Актуальность. Повышение содержания фотосинтетических пигментов (ФП) и продление времени их функционирования обеспечивают растениям увеличение урожайности и устойчивости к абиотическим стрессорам. Для гороха это особенно актуально вследствие широкого внедрения в производство безлисточковых сортов. На ряде культур, в том числе и на горохе, описаны гомологи гена *STAY-GREEN*, мутации в котором позволяют листьям фотосинтезировать более продолжительное время. Поиск вариантов генов, определяющих высокое содержание ФП на протяжении всего периода вегетации гороха, можно рассматривать в качестве потенциального ресурса роста урожайности культуры.
Материалы и методы. Определяли содержание ФП в прилистниках на первом продуктивном узле в начале и в конце периода налива семян у 21 образца гороха из коллекции ВИР. Образцы разного селекционного статуса относились к пяти подвидам *Pisum sativum* L. Исследования проводили в 2016, 2017, 2022 г. в лаборатории физиологии растений Федерального научного центра зернобобовых и крупяных культур (г. Орел, Россия).
Результаты и заключение. Выявлен значительный полиморфизм образцов по содержанию ФП. Образец к-3370 дикого подвида *P. sativum* subsp. *elatius* (Bieb.) Schmalh. отличался стабильно высоким в сравнении с современными сортами содержанием хлорофиллов *a* и *b* и каротиноидов и более длительным их функционированием. Сопоставимые результаты показали примитивные формы из культивируемых подвидов *transcaucasicum* Makash. и *asiaticum* Govorov. Поскольку проанализированные образцы представляют собой первичный генпул вида *P. sativum*, изучаемый признак может быть передан создаваемым сортам.

Ключевые слова: горох (*Pisum sativum* L.), подвиды, *STAY-GREEN*, хлорофилл, каротиноиды, хлорофиллид, дикий горох, образец, хозяйственно ценный признак

Благодарности: работа выполнена при финансовой поддержке Министерства науки и высшего образования в рамках государственных заданий Федерального научного центра зернобобовых и крупяных культур по разделу FGZZ-2022-0003 «Физиолого-биохимическое изучение генетических ресурсов зернобобовых и крупяных культур для использования в селекционном процессе» и Федерального исследовательского центра Всероссийского института генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова по теме № FGEM-2022-0002 «Выявление возможностей генофонда бобовых культур для оптимизации их селекции и диверсификации использования в различных отраслях народного хозяйства».
Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы.

Для цитирования: Бобков С.В., Башкирова К.А., Семенова Е.В., Вишнякова М.А. Сравнительная оценка содержания фотосинтетических пигментов представителей внутривидовых таксонов *Pisum sativum* L. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2024;185(4):32-46. DOI: 10.30901/2227-8834-2024-4-32-46

© Бобков С.В., Башкирова К.А., Семенова Е.В., Вишнякова М.А., 2024

STUDYING AND UTILIZATION OF PLANT GENETIC RESOURCES

Original article
DOI: 10.30901/2227-8834-2024-4-32-46

Comparative assessment of the photosynthetic pigment content among representatives of intraspecific taxa in *Pisum sativum* L.

Sergey V. Bobkov[1], Ksenia A. Bashkirova, Elena V. Semenova[2], Margarita A. Vishnyakova[2]

[1] *Federal Scientific Center of Legumes and Groat Crops, Orel, Russia*

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

Corresponding author: Elena V. Semenova, e.semenova@vir.nw.ru

Background. Higher content of photosynthetic pigments (PP) and longer time of their functioning increase the yield and resistance to abiotic stressors in plants. It is especially relevant for pea (*Pisum sativum* L.), since more and more leafless cultivars are introduced into production. Homologs of the *STAY-GREEN* gene (*SGR*), with mutations enabling leaves to photosynthesize longer, have been described for a number of crops, including pea. Therefore, searching for sources of higher PP levels throughout the entire pea growing season is promising for the crop's yield increase.
Materials and methods. The analysis included 21 accessions of five *P. sativum* subspecies from the VIR collection. The content of chlorophyll (Chl *a* and Chl *b*), carotenoids, and chlorophyllide (Chlide *a*) in stipules was assessed on the first productive node at the start and the end of the seed-filling period.
Results. The analyzed accessions showed significant polymorphism in their PP content. Principal component analysis divided the material into two categories: with high and low PP content. Both included representatives of different intraspecific taxa. Wild pea accession k-3370 (subsp. *elatius*) had the highest PP content both at the start and the end of its seed-filling period, along with a significantly higher ratio of chlorophyll to chlorophyllide, a chlorophyll degradation product. The latter indicator attested to the resistance of chlorophyll to degradation during the completion of seed filling.
Conclusion. Accessions with high PP content, comparable with the highest values in wild accession k-3370 and exceeding the values in contemporary pea cultivars, can serve as sources of this trait for the development of new high-yielding genotypes. Primitive cultivated forms of subspp. *transcaucasicum* and *asiaticum* are especially valuable in this context. Since all the studied accessions represented the primary genepool of *P. sativum*, the trait can be transferred to the cultivars under development.

Keywords: pea (*Pisum sativum* L.), subspecies, *STAY-GREEN*, chlorophyll, carotenoids, chlorophyllide, wild pea, accession, valuable agronomic trait

Acknowledgments*:* the work was supported by the Ministry of Science and Higher Education within the framework of the state tasks assigned to the Federal Scientific Center of Legumes and Groat Crops, Section FGZZ-2022-0003 "Physiological and biochemical studies of legume and groat crop genetic resources for utilization in breeding practice", and the N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, Project No. FGEM-2022-0002 "Identifying possibilities in the genetic diversity of leguminous crops to optimize their breeding and diversify uses in various sectors of the national economy".
The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work.

For citation: Bobkov S.V., Bashkirova K.A., Semenova E.V., Vishnyakova M.A. Comparative assessment of the photosynthetic pigment content among representatives of intraspecific taxa in *Pisum sativum* L. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2024;185(4):32-46. DOI: 10.30901/2227-8834-2024-4-32-46

Введение

Горох (*Pisum sativum* L.) – основная зернобобовая культура в России, источник ценного белка, резистентного крахмала, биологически активных и минеральных веществ (Vishnyakova et al., 2001).

Современная селекция гороха направлена на создание высокоурожайных, энергосберегающих и энергетически эффективных сортов, пригодных к созданию высокопроизводительных агрофитоценозов с оптимальным расположением листового аппарата и с длительной активностью фотосинтетической поверхности, определяющей высокую фотосинтетическую производительность, обеспечивающих максимальное поглощение солнечной энергии, обладающих устойчивостью к действию биотических и абиотических стрессоров и высокой аттрагирующей способностью плодов. Повышение последнего показателя, отражающего донорно-акцепторные отношения (индекс урожайности), у гороха привело к созданию целого ряда новых морфотипов (Sinjushin et al., 2022). Наряду с увеличением индекса урожайности у ряда этих морфотипов произошло заметное снижение фотосинтетического потенциала, поэтому следующего существенного роста урожайности можно ожидать за счет увеличения эффективности фотосинтетического аппарата.

Один из путей достижения этой цели – увеличение содержания хлорофилла в фотосинтезирующих органах. Многолетняя селекция на высокое содержание хлорофилла позволила создать высокоурожайные сорта риса (Wang et al., 2015). Геномный анализ 365 сортов и 446 образцов риса *Oryza sativa* L. subsp. *japonica* выявил 25 генов-кандидатов, влияющих на содержание хлорофилла (Zhao et al., 2019). Увеличение времени функционирования фотосинтетических пигментов (ФП), или замедление старения растений, – еще один путь более эффективного использования фотосинтетического потенциала растений. У большинства растений максимум содержания хлорофилла приходится на завершение вегетативного роста и начало перехода к генеративному развитию (Dymova, Golovko, 2018). У гороха уже к началу периода налива зерна происходит заметное уменьшение содержания хлорофилла в фотосинтезирующих органах (Bobkov, Bychkov, 2018, 2021; Bobkov, Bashkirova, 2021). Замедление процесса старения, связанного с сохранением фотосинтетической активности в период налива семян, может привести к росту урожайности и повышению стрессоустойчивости (Wong et al., 2023).

Большие надежды на увеличение времени функционирования фотосинтетического аппарата связаны с фенотипом stay-green («остаться зеленым»), у которого нарушен или отсрочен катаболизм хлорофилла, что определяется мутацией гена *STAY-GREEN* (*SGR*). *SGR* кодирует хлорофилл-деградирующую Mg^{2+}-дехелатазу – фермент, несущий ответственность за первый этап деградации Chl *a* (Shimoda et al., 2016).

С начала XX века *SGR* гомологи были идентифицированы у ряда сельскохозяйственных культур, в том числе у гороха (*P. sativum)* (Armstead et al., 2007). К настоящему времени установлено, что фенотип «остаться зеленым» – следствие мутации в гене *SGR* – встречается, кроме гороха, и у других бобовых: люцерны (*Medicago truncatula* Gaertn.) (Zhou et al., 2011), сои (*Glycine max* (L.) Merr.) (Shi et al., 2016), нута (*Cicer arietinum* L.) (Sivasakthi et al., 2019), фасоли (*Phaseolus vulgaris* L.) (Davis et al., 2010), бобов (*Vicia faba* L.) (Chen et al., 2023).

Биохимические свойства и картирование в двух расщепляющихся популяциях гороха показали, что *PsSGR* представляет тот же описанный ранее Г. Менделем локус, который определяет желтую (*I*) или зеленую окраску семядолей (*i*) (Armstead et al., 2007; Sato et al., 2007).

Актуальность селекции гороха на повышение содержания ФП и увеличение времени их функционирования обусловлена еще и широким внедрением в производство преимущественно безлисточковых сортов, ассимиляционная поверхность которых значительно снижена по сравнению с диким типом. Известно, что в период вегетативного роста, до образования 11-го метамера (настоящего листа), растения безлисточкового морфотипа, определяемого рецессивной мутацией *af*, уступают дикому типу, имеющему традиционные листья и несущему доминантный аллель *Af*, по площади листовой поверхности, суммарной сухой массе листьев, побега и корней (Kof, Kondykov, 2007). Для компенсации негативных эффектов от снижения фотосинтетического потенциала у растений безлисточкового морфотипа в селекционном процессе гороха целесообразно использовать сорта и линии с рецессивным аллелем *sgr*, а также проводить поиск новых генов высокого содержания фотосинтетических пигментов у образцов, мало затронутых селекцией, и, вероятно, среди диких родичей (Bobkov, Bychkov, 2021).

Вид *P. sativum* (горох посевной) очень полиморфен и включает в себя как культурные и давно культивируемые формы, так и представителей дикой флоры. Существует несколько внутривидовых классификаций вида *P. sativum*. На основе коллекции гороха ВИР в течение более чем векового ее существования создано две крупных классификации: Л. И. Говоровым (Govorov, 1937) и Р. Х. Макашевой (Makasheva, 1979). Наряду с классическими морфобиологическими признаками и происхождением, использованными в первой классификации, к созданию второй были привлечены данные кариологии, генетики, биохимии, иммунохимии и др. Система Р. Х. Макашевой, принятая в настоящее время отечественными исследователями, делит вид на 6 подвидов, представителей пяти из которых изучали в данной работе. К трем из них, *transcaucasicum* Makash., *asiaticum* Govorov и *abyssinicum* (A. Br.) Berger, относятся только культивируемые формы. Первый подвид имеет очень ограниченный ареал в Грузии и включает староместные узколокальные примитивные сорта. Второй подвид широко распространен в Передней и Центральной Азии и в Северной Африке. Он включает широчайший набор примитивных форм, так же как и у subsp. *transcaucasicum*, очень мало подвергшихся селекционной обработке. В обоих случаях диагностические признаки, отличающие подвиды от культурного, имеющего преимущественно сорта научной селекции *P. sativum* subsp. *sativum* не четки и не определенны. О. Э. Костерин – крупнейший специалист по эволюции и геногеографии дикорастущих форм рода *Pisum* – предлагает считать оба подвида синонимами *P. sativum* subsp. *sativum*, который также включает только окультуренные формы (Kosterin, 2017). Подвид *abyssinicum*, представителей которого культивируют в Эфиопии и Йемене, по гипотезе Л. И. Говорова (Govorov, 1937), является спонтанным гибридом между диким видом *P. fulvum* Sibth. et Smith и диким подвидом *P. sativum* subsp. *elatius* (Bieb.) Schmalh. Особое место в нашем исследовании отведено разновидности *jomardii* (Schrank) Alef., которая, предположительно, была независимо доместицирована в Египте и имеет длительную историю таксономического ранжирования: от вида (Schrank, 1818), подвида (Ко-

sterin, Bogdanova, 2008) до разновидности. Но в настоящее время ей приписывают статус *P. sativum* subsp. *sativum* var. *jomardii* (Schrank) Govorov (Kosterin, 2017).

По современным представлениям, только один подвид этой классификации – subsp. *elatius* – имеет статус дикого с характерными признаками дикости, отличающими его от культурного гороха (Kosterin, Bogdanova, 2008).

Целью данного исследования стало сравнительное изучение представителей внутривидовых таксонов гороха, включающих как сорта современной селекции, так и малоокультуренные и дикие формы, по содержанию ФП для выявления источников высокой эффективности фотосинтеза для последующего использования в создании сортов, отвечающих требованиям современных потребителей.

Материал и методы

Содержание ФП определяли у 21 образца гороха коллекции ВИР. Большая часть образцов собрана в экспедициях и представлена местными сортами (LR) и дикими формами (WL). Сорта научной селекции (AC) созданы в российских селекционных учреждениях (табл. 1). Анализ содержания хлорофиллида *a* – продукта распада хлорофилла *a* – осуществляли с привлечением современных сортов 'Гамбит' и 'Тип' безлисточкового морфотипа (*af*).

В изучаемую выборку вошли представители пяти подвидов *P. sativum*: *elatius* (Bieb) Schmalh.; *abyssinicum* (A. Br.) Berger; *trancaucasicum* Makash.; *asiaticum* Govorov; *sativum*. Особое место отведено разновидности var. *jomardii* (Schrank) Alef., возделываемой в Египте и обладающей довольно характерным комплексом внешних признаков,

Таблица 1. Образцы разных подвидов *Pisum sativum* L. из коллекции ВИР, анализируемые по содержанию фотосинтетических пигментов

Table 1. Accessions of different *Pisum sativum* L. subspecies from the VIR collection, analyzed for the content of photosynthetic pigments

Подвид / Subspecies	№ по каталогу ВИР / VIR catalogue No.	Название / Name	Происхождение (регион сбора или селекции) / Origin (region of collecting or breeding)	Статус образца / Accession's status	Морфотип / Morphotype
sativum	9249 [1, 2, 3]	'Темп'	Орловская обл.	AC	листочковый
sativum	9806 [1]	'Шеврон'	Самарская обл.	AC	безлисточковый
sativum	10088 [1]	'Ягуар'	Орловская обл.	AC	усато-листочковый (хамелеон)
sativum	и-643593[1]	'Гамбит'	Липецкая обл.	AC	безлисточковый
sativum	9825 [1]	'Тип'	Чехия	AC	безлисточковый
elatius	1703[1]	б/н	Тамбовская обл.	WL	листочковый
elatius	1851[1]	б/н	Грузия	WL	листочковый
elatius	2524[1]	б/н	Ливан	WL	листочковый
elatius	3115[1]	б/н	Италия	WL	листочковый
elatius	3370[1, 2, 3]	б/н	Дания	WL	листочковый
elatius	4014[1]	б/н	Азербайджан	WL	листочковый
transcaucasicum	296[1]	местный	Саратовская обл.	LR	листочковый
transcaucasicum	2365[1]	К 96	Грузия	LR	листочковый
transcaucasicum	3249[1]	б/н	Грузия	LR	листочковый
abyssinicum	8460[1]	б/н	неизвестно	LR	листочковый
asiaticum	231[1]	зимующий	неизвестно	LR	листочковый
asiaticum	1915[1]	местный	Афганистан	LR	листочковый
asiaticum	1974[1]	местный	Афганистан	LR	листочковый
asiaticum	2645[1]	Kardinal Echo	Китай	LR	листочковый
asiaticum	5322[1, 2, 3]	местный	Непал	LR	листочковый
sativum var. *jomardii*	3792[1]	б/н	Великобритания	LR	листочковый

Примечание: AC – сорт научной селекции; LR – местный сорт; WL – дикая форма; [1] – экспериментальный материал 2022 г. (21 образец); [2] – экспериментальный материал 2017 г. (3 образца); [3] – экспериментальный материал 2016 г. (3 образца)

Note: AC – advanced cultivar developed through scientific breeding; LR – landrace; WL – wild form; [1] – experimental material from 2022 (21 accessions); [2] – experimental material from 2017 (3 accessions); [3] – experimental material from 2016 (3 accessions)

которая, по классификации Р. Х. Макашевой (Makasheva, 1979), относится к подвиду *asiaticum*.

Образцы выращивали в 2016, 2017 и 2022 г. на опытном поле Федерального научного центра зернобобовых и крупяных культур на делянках 1 м^2, густота посева составила 1,2 млн растений/га. Почва темно-серая лесная, pH_{KCl} – 5,3, содержание гумуса (по Тюрину) – 4,89%, подвижных форм фосфора и калия (по Кирсанову) – 170 и 135 мг/кг соответственно (Novikova et al., 2017). Посев проводили ручным способом. Пробы для анализа брали с рандомно выбранных растений. Период взятия проб в 2016 г. характеризовался сильными перепадами температур и хорошей обеспеченностью осадками (ГТК = 1,7). В 2017 г. во время взятия проб растения получали достаточное количество влаги (ГТК = 1,98). Взятие проб в 2022 г. происходило в засушливых условиях (ГТК = 0,78).

Содержание хлорофиллов и каротиноидов определяли в прилистниках и выражали в мг/г сухого вещества (с. в.). Прилистники для анализа брали с первого и второго продуктивного узла в период начала и завершения налива семян.

В 2016, 2017 г. содержание хлорофиллов *a* (Chl *a*) и *b* (Chl *b*) рассчитывали по формулам R. J. Porra (2002), каротиноидов – по H. K. Lichtenthaler (1987). В 2022 г. экстракцию и определение содержания Chl *a* и Chl *b*, а также каротиноидов проводили в 95-процентном этиловом спирте в соответствии с рекомендациями H. K. Lichtenthaler (1987). Оптическую плотность экстрактов ФП измеряли на спектрофотометре ПЭ5300В («ПромЭкоЛаб», Россия). Определение отношения содержания Chl *a* к уровню хлорофиллида *a* (Chlide *a*) проводили в соответствии с методом S. Harpaz-Saad et al. (2007) в модификации K. Szafrańska et al. (2017). Однако для расчета содержания пигментов вместо формулы D. I. Arnon (1949) (цит. по Szafrańska et al., 2017) руководствовались формулой H. K. Lichtenthaler (1987).

Анализ содержания ФП проводили в начале и в конце периода налива семян. Стадию налива семян на первом продуктивном узле определяли по содержанию воды в семяпочках. Согласно литературным данным, начало налива семян ассоциируется с содержанием воды на уровне 80%, а завершение налива и начало дегидратации в формирующихся семенах определяли по содержанию воды ниже 55% (Ney et al., 1993). В 2022 г. для анализа содержания ФП в стадии начала налива отобрали 79 растений (19 образцов с повторениями) со средним содержанием воды в семяпочках 81,5% (95-процентный доверительный интервал (ДИ) – 80,2-82,9%), а для стадии завершения налива – 93 растения (19 образцов с повторениями) со средним содержанием воды 59,0% (95-процентный ДИ – 58,3–59,8%) (рис. 1).

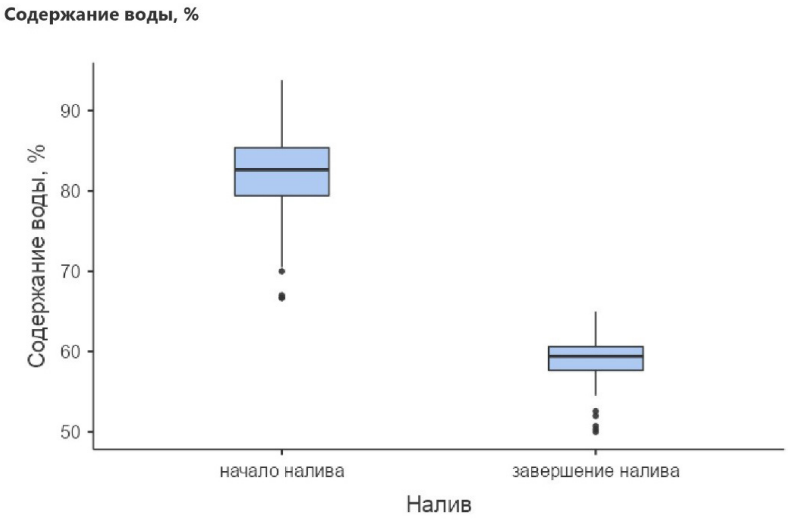


Рис. 1. Содержание воды в семяпочках образцов гороха в начале и при завершении налива семян, %
Fig. 1. Water content in ovules of pea accessions at the start and the end of seed filling, %

Пробы для анализа отношения Chl *a* к уровню хлорофиллида *a* (Chlide *a*) брали на стадии завершения налива семян с содержанием воды у образца к-3370 (subsp. *elatius*) и у изучаемых сортов ‘Гамбит’ и ‘Тип’ 52,8% (стандартная ошибка (SE) = 3,8%), 50,3% (SE = 1,5%) и 48,0% (SE = 2,8%) соответственно.

Статистическую обработку данных проводили с помощью описательных статистик, однофакторного дисперсионного анализа, анализа главных компонент и стандартной методики мета-анализа с использованием программ MS Excel (Microsoft, США), STATISTICA (StatSoft, США). Парные сравнения образца дикого гороха (subsp. *elatius*) к-3370 с сортами ‘Шеврон’, ‘Ягуар’, ‘Темп’ по содержанию ФП при проведении дисперсионного анализа проводили с использованием критерия наименьшей существенной разницы (НСР) Фишера. В анализ главных компонент включали следующие признаки: содержание хлорофиллов *a* и *b*, каротиноидов и отношение суммы хлорофиллов к каротиноидам. Мета-анализ проводили с учетом данных по содержанию ФП у образцов коллекции ВИР в 2016, 2017 и 2022 г. и частично опубликованных ранее (Bobkov, Bychkov, 2021). Для корректного сравнения результатов многолетних исследований по содержанию ФП у образца дикого гороха к-3370 и сорта ‘Темп’ вместо фактических единиц использовали стандартизированную среднюю разность (Cohen, 1988).

Результаты

В период начала налива семян содержание хлорофилла *a* у образцов разных таксонов и сортов варьировало от 2,5 до 4,8 мг/г от сухого веса (с. в.), хлорофилла *b* – от 1,0 до 2,1 мг/г с. в., каротиноидов – от 0,68 до 1,21 мг/г с. в. (табл. 2).

Таблица 2. **Содержание фотосинтетических пигментов в начале и конце периода налива семян в бобах на первом продуктивном узле гороха, мг/г с. в. (в порядке убывания содержания хлорофилла *a* в начале налива семян)** (Орел, 2022 г.)

Table 2. **The content of photosynthetic pigments at the start and the end of seed filling in the first productive node of pea plants, mg/g DW (in descending order of chlorophyll *a* content at the start of seed filling)** (Orel, 2022)

№ по каталогу ВИР / VIR catalogue No.	Название подвида *Pisum sativum* L. / *Pisum sativum* L. subspecies name	Начало налива семян в первом продуктивном узле / The start of seed filling in the first productive node				Завершение налива семян в первом продуктивном узле / The completion of seed filling in the first productive node			
		Число исследованных растений / Number of plants analyzed	Chl *a*	Chl *b*	Каротиноиды / Carotenoids	Число исследованных растений / Number of plants analyzed	Chl *a*	Chl *b*	Каротиноиды / Carotenoids
3370	subsp. *elatius*	3	4,8	2,1	1,21	5	4,3	1,6	1,18
296	subsp. *transcaucasicum*	4	4,8	1,7	1,31	6	4,1	1,8	1,10
1974	subsp. *asiaticum*	5	4,7	1,8	1,37	5	3,5	1,4	0,88
5322	subsp. *asiaticum*	3	4,7	1,8	1,23	5	1,9	0,7	0,57
9806	subsp. *sativum*	3	4,5	1,8	1,09	5	2,3	0,9	0,65
2645	subsp. *asiaticum*	4	4,5	1,7	1,28	5	2,5	1,0	0,71
3115	subsp. *elatius*	5	4,3	1,5	1,17	5	1,7	0,8	0,50
231	subsp. *asiaticum*	5	4,1	1,6	1,13	5	3,1	1,5	0,78
10088	subsp. *sativum*	3	4,1	1,4	1,08	5	2,7	1,0	0,70
1703	subsp. *elatius*	4	4,1	1,7	1,03	5	3,9	1,8	1,06
4014	subsp. *elatius*	3	4,0	1,3	1,06	5	2,5	0,9	0,79
3249	subsp. *transcaucasicum*	5	3,9	1,6	0,98	5	3,4	1,5	0,83
1915	subsp. *asiaticum*	5	3,8	1,5	1,09	5	4,3	1,7	1,11

Таблица 2. Окончание
Table 2. The end

№ по каталогу ВИР / VIR catalogue No.	Название подвида *Pisum sativum* L. / *Pisum sativum* L. subspecies name	Начало налива семян в первом продуктивном узле / The start of seed filling in the first productive node				Завершение налива семян в первом продуктивном узле / The completion of seed filling in the first productive node			
		Число исследованных растений / Number of plants analyzed	Chl *a*	Chl *b*	Каротиноиды / Carotenoids	Число исследованных растений / Number of plants analyzed	Chl *a*	Chl *b*	Каротиноиды / Carotenoids
3792	subsp. *sativum* var. *jomardii*	5	3,8	1,5	0,99	4	2,4	0,9	0,69
1851	subsp. *elatius*	5	3,5	1,2	0,95	5	2,7	1,0	0,71
2365	subsp. *transcaucasicum*	4	3,3	1,1	0,87	5	1,9	0,7	0,55
8460	subsp. *abyssinicum*	5	3,0	1,1	0,78	3	1,6	0,8	0,47
2524	subsp. *elatius*	5	2,8	0,9	0,79	5	2,4	1,0	0,67
9249	subsp. *sativum*	3	2,5	1,0	0,68	5	2,2	0,9	0,65
Статистическая оценка									
	min		2,5	0,9	0,68		1,6	0,7	0,50
	max		4,8	2,1	1,37		4,3	1,8	1,20
	mean		3,9	1,5	1,05		2,8	1,2	0,80
	V.%		19	23	19		32	33	27
	$НСР_{05}$		1,7	0,7	0,42		1,2	0,5	0,28

Наибольшее содержание ФП наблюдалось у образца к-3370(subsp.*elatius*):хлорофиллы *a* и *b* –4,8и 2,1 мг/г с. в., каротиноиды – 1,21 мг/г с. в. Следует обратить внимание на то, что сорта 'Шеврон' и 'Ягуар' также отличались высоким содержанием хлорофиллов и каротиноидов (см. табл. 2). Однако листочковый сорт 'Темп' содержал минимальное количество ФП (хлорофиллы *a* и *b* – 2,5 и 1,0 мг/г с. в., каротиноиды – 0,68 мг/г с. в.).

В период завершения налива в семенах на первом продуктивном узле содержание хлорофилла *a* у представителей всех подвидов гороха варьировало от 1,6 до 4,3 мг/г с. в., хлорофилла *b* – от 0,7 до 1,8 мг/г с. в., каротиноидов – от 0,5 до 1,2 мг/г с. в. В этот период образец к-3370 (subsp. *elatius*) сохранял лидирующее положение по содержанию ФП (хлорофиллы *a* и *b* – 4,3 и 1,6 мг/г с. в., каротиноиды – 1,18 мг/г с. в.), уступая образцу к-1915 (subsp. *asiaticum*) по содержанию хлорофилла *b* (1,7 мг/г с. в.) и превышая его по каротиноидам (1,11 мг/г с. в.). Образец к-296 (subsp. *transcaucasicum*) наряду с образцом к-3370 отличался высоким содержанием ФП как в начале, так и в конце периода налива семян в первом продуктивном узле.

Анализ главных компонент в начале и завершении налива семян позволил выявить структуру связей между изученными признаками у представителей разных таксонов гороха (табл. 3).

В начале налива семян распределение образцов относительно осей главных компонент было довольно диффузным (рис. 2, а). На этой стадии все три сорта располагались в разных локациях факторного пространства, что свидетельствует о различиях между ними по содержанию ФП.

На стадии завершения налива семян в бобах на первом продуктивном узле расположение образцов относительно осей главных компонент изменилось: наметилось более четкое разделение исследуемого материала на группы. По PC1 (на рис. 2, б обозначена как Factor 1) сорта гороха с умеренным содержанием ФП ('Шеврон', 'Ягуар' и 'Темп') сформировали одну группу с представителями подвидов *asiaticum* (к-2645) и *sativum* var. *jomardii* (к-3792). По PC1 разделились группы образцов с низким – к-5322 (subsp. *asiaticum*), к-2365 (subsp. *transcaucasicum*) – и высоким содержанием хлорофилла – к-1703 (subsp. *elatius*), к-296 (subsp. *transcaucasicum*), к-1915 (subsp. *asiaticum*), к-1915 (subsp. *asiaticum*). По PC2 (на рис. 2, б обозначена как Factor 2) выделился образец к-4014 (subsp. *elatius*) с невысоким содержанием ФП (см. табл. 2). При разделении образцов по главным компонентам 1 и 2 также выделились обособленные группы. Среди них можно отметить группу, состоящую из 2 образцов: к-3115 (subsp. *elatius*) и к-8460 (subsp. *abyssinicum*), и группу образцов к-1974 (subsp. *asiaticum*), к-3249

Таблица 3. Факторные нагрузки 5 признаков для 19 образцов разных подвидов *Pisum sativum* L. из коллекции ВИР

Table 3. Factor loadings for 5 indicators in 19 accessions of various *Pisum sativum* L. subspecies from the VIR collection

Признак / Indicator	Начало налива семян / The start of seed filling		Завершение налива семян / The completion of seed filling	
	PC1	PC2	PC1	PC2
Хлорофилл *a*, мг/г с. в.	0,973	0,2122	0,991	0,1220
Хлорофилл *b*, мг/г с. в.	0,985	–0,1480	0,982	–0,1690
Сумма хлорофиллов *a* и *b*, мг/г с. в.	0,992	0,0991	0,998	0,0331
Каротиноиды, мг/г с. в.	0,929	0,3106	0,969	0,1999
Отношение Chl *a* / Chl *b*	–0,529	0,8464	–0,185	0,9820

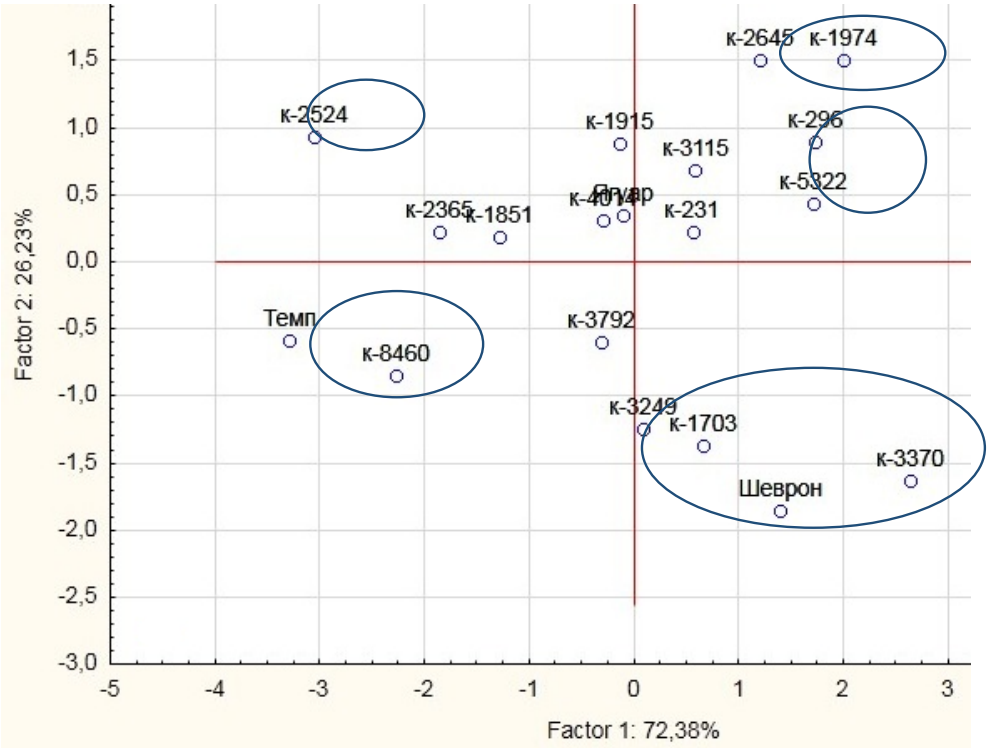
Примечание: PC1 – первая главная компонента; PC2 – вторая главная компонента

Note: PC1 is the first principal component; PC2 is the second principal component

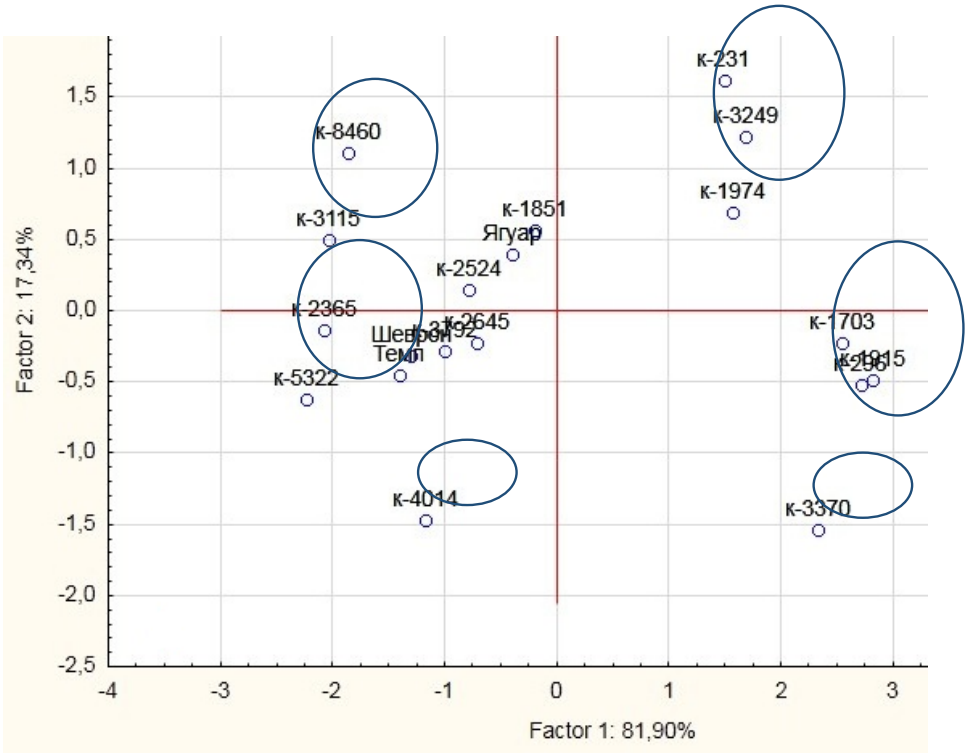
Две главные компоненты (PC1 и PC2) при анализе содержания ФП в начале налива семян объясняли 98,6% (PC1 = 72,4%, PC2 = 26,2%) общей изменчивости признаков, а в конце налива – 99,2% (PC1 = 81,9%, PC2 =17,3%). Первая главная компонента как в начале, так и в завершении налива семян на первом продуктивном узле положительно и сильно (> +0,96) коррелировала с содержанием хлорофиллов *a* и *b*, каротиноидов и общим содержанием хлорофиллов и в период начала налива семян – отрицательно (–0,53) с отношением Chl *a* / Chl *b*. Эта компонента определяет уровень накопления фотосинтетических пигментов в прилистниках гороха. Вторая главная компонента в начале и конце налива семян положительно сильно (0,85 и 0,98 соответственно) коррелировала с отношением Chl *a* / Chl *b* и преимущественно описывала различия между образцами по соотношению хлорофиллов.

(subsp. *transcaucasicum*), к-231 (subsp. *asiaticum*), располагающуюся рядом с компактной группой из образцов с высоким содержанием ФП: к-1915, к-296 и к-1703. Следует отметить, что образец к-3370 (subsp. *elatius*), занимающий обособленное положение как в начале, так и в конце периода налива семян, отличился не только высоким содержанием хлорофилла, но и наибольшим среди изученных образцов содержанием каротиноидов (1,18 мг/г с. в.).

Таким образом, в период завершения налива семян изученный материал разделился на две категории – с низким и высоким содержанием ФП. В обе категории вошли образцы разных внутривидовых таксонов – с высоким содержанием пигментов: к-3370, к-1915, к-296, к-1703, в категорию с низким – к-3115, к-8460, к-2365, к-5322, к-9249, к-9806, к-3732. Образец дикого гороха



а



б

Рис 2. Проекция образцов гороха на оси главных компонент на основе данных по содержанию фотосинтетических пигментов: начало (а) и завершение (б) периода налива семян на первом продуктивном узле

Fig. 2. Projection of pea accessions on the axes of the principal components based on the photosynthetic pigment content data: the start (a) and the end (б) of the seed-filling period at the first productive node

к-3370 (subsp. *elatius*) в период налива семян отличался наибольшим содержанием ФП.

По результатам 2022 г. с использованием набора из 19 образцов проведен однофакторный дисперсионный анализ различий по содержанию ФП в прилистниках на первом продуктивном узле между образцом к-3370 и сортами 'Темп', 'Шеврон' и 'Ягуар'. В начале периода налива семян анализ не выявил значимых различий: Chl *a* – $F(18, 60) = 1.254$, $p = 0,251$, $\eta^2 = 0,273$; Chl *b* – $F(18, 60) = 1,682$, $p = 0,069$, $\eta^2 = 0,335$; каротиноиды – $F(18, 60) = 1,621$, $p = 0,083$, $\eta^2 = 0,327$. Существенные различия с высокими значениями размера эффекта ($\eta^2 = 0,514–0,540$) наблюдались главным образом в период завершения налива семян: Chl *a* – $F(18, 74) = 4,351$, $p < 0,001$, $\eta^2 = 0,514$; Chl *b* – $F(18, 74) = 4,824$, $p < 0,001$, $\eta^2 = 0,540$; каротиноиды – $F(18, 74) = 4,489$, $p < 0,001$, $\eta^2 = 0,522$.

Парные сравнения средних с использованием критерия HCP_{05} Фишера выявили существенные различия в начале налива семян между образцом к-3370 и сортом 'Темп' по содержанию Chl *b* и каротиноидов ($p = 0,006$ и 0,035 соответственно) и при завершении налива между образцом к-3370 и тремя современными сортами по содержанию Chl *a* ($p = 0,001–0,009$), Chl *b* ($p = 0,009–0,021$) и каротиноидов ($p < 0,000–0,001$) (табл. 4).

В начале налива семян образец к-3370 превышал сорт 'Темп' по содержанию Chl *b* на 1,149 мг/г с. в., а по содержанию каротиноидов – на 0,530 мг/г с. в. В период завершения налива семян в бобах первого продуктивного узла образец дикого гороха к-3370 (subsp. *elatius*) превышал сорта 'Темп', 'Шеврон' и 'Ягуар' по содержанию Chl *a* на 2,09, 2,01 и 1,57 мг/г с. в., Chl *b* – 0,87, 0,88 и 0,80 мг/г с. в., каротиноидов – 0,53, 0,53 и 0,48 мг/г с. в. соответственно. Интересно, что из всех современных сортов, представленных тремя разными морфотипами, в конце налива семян самое высокое содержание хлорофилла было у сорта 'Ягуар' – морфотип «хамелеон» (ярусная гетерофилия), а самое низкое у сорта 'Темп' – традиционного листочкового морфотипа. Уместно отметить, что сорт 'Ягуар' сочетает в себе увеличенное количество усиков (по сравнению с диким типом) и большую фотосинтетическую поверхность, чем у растений *af.* Имеются неоднократные свидетельства того, что растения с морфотипом «хамелеон» удачно сочетают в себе достоинства как листочковых, так и усатых сортов, а главное – благодаря высоким параметрам продукционного процесса формируют биомассу, значительно превосходящую лучшие листочковые и усатые стандарты (Zelenov, 2018).

Для проведения мета-анализа многолетних данных в качестве параметра использовали стандартизованную среднюю разность (Cohen, 1988) содержания ФП между образцом дикого гороха к-3370 и листочковым сортом 'Темп'. При проведении мета-анализа использовали данные по содержанию ФП в прилистниках сложного листа гороха (табл. 5).

Таблица 4. Парные сравнения среднего содержания фотосинтетических пигментов у образца дикого гороха к-3370 (subsp. *elatius*) по отношению к сортам современной селекции с использованием критерия HCP_{05} Фишера (Орел, 2022 г.)

Table 4. Pairwise comparisons of the mean photosynthetic pigment content in wild pea accession k-3370 (subsp. *elatius*) versus the same indicator in the cultivars developed by modern breeding programs using Fisher's HCP_{05} test (Orel, 2022)

Сорт / Cultivar	Начало налива семян / The start of seed filling		Завершение налива семян / The completion of seed filling	
	Разница между образцом к-3370 и сортами, мг/г с. в. / Difference between k-3370 and cultivars, mg/g DW	*p*-value	Разница между образцом к-3370 и сортами, мг/г с. в. / Difference between k-3370 and cultivars, mg/g DW	*p*-value
Chl *a*				
'Темп'	1,319	0,145	2,088***	0,001
'Шеврон'	–0,720	0,423	2,006***	0,001
'Ягуар'	–0,312	0,728	1,567**	0,009
Chl *b*				
'Темп'	1,149**	0,006	0,873**	0,010
'Шеврон'	0,384	0,341	0,879**	0,009
'Ягуар'	0,771	0,059	0,798*	0,021
Каротиноиды				
'Темп'	0,530*	0,035	0,530***	< 0,000
'Шеврон'	0,114	0,643	0,531***	< 0,000
'Ягуар'	0,127	0,606	0,483***	0,001

Примечание: *, **, *** – различия между средними значениями существенны при $p \le 0,05$; $p \le 0,01$ и $p \le 0,001$ соответственно

Note: *, **, *** – differences between mean values are significant at $p \le 0.05$, $p \le 0.01$, and $p \le 0.001$, respectively

Таблица 5. **Мета-анализ различий по содержанию фотосинтетических пигментов у образца дикого гороха к-3370 (subsp. *elatius*) и сорта 'Темп', проведенный в 2016, 2017 и 2022 г.**

Table 5. **Meta-analysis of differences in the photosynthetic pigment content between wild pea accession k-3370 (subsp. *elatius*) and cv. 'Temp', performed in 2016, 2017, and 2022**

Год исследования / Year of research	Стандартизированная средняя разность, d Коэна / Standardized mean difference, Cohen's d	95-процентный доверительный интервал / 95% confidence interval	Тест Кохрена / Cochran's test		
			Q (2)	*p*-value	I^2, %
Chl *a* (n = 3, z = 2,39, p = 0,017)					
2016	0,36	–1,25…–1,97	2,996	0,224	35,2
2017	1,91	–0,02…–3,84			
2022	2,27	0,68–3,86			
Оцененное среднее	1,49	0,27–2,71			
Chl *b* (n = 3, z = 3,34, p < 0,001)					
2016	5,68	2,09–9,28	4,865	0,088	60,1
2017	10,26	4,24–16,28			
2022	3,52	1,54–5,50			
Оцененное среднее	5,56	2,29–8,82			
Каротиноиды (n = 3, z = 2,38, p = 0,017)					
2016	0,4	–1,22…–0,20	3,612	0,164	45,2
2017	2,32	0,25–4,40			
2022	2,45	0,81–4,08			
Оцененное среднее	1,67	0,29–3,04			

По содержанию Chl *a* оцененная за три года исследования средняя разность между образцом к-3370 и сортом 'Темп' в фактических единицах равнялась 1,04 мг/г с. в. (n = 3, z = 2,02, p = 0,043). Стандартизованная средняя разность между образцом к-3370 и сортом 'Темп' равнялась 1,49 единицам (95-процентный ДИ – 0,27–2,71). Исходя из доверительного интервала, число положительных исходов равнялось 100% и существенно отличалось от нуля (z = 2,39, p = 0,017). Следует отметить, что во все годы изучения у образца к-3370 содержание Chl *a* было выше, чем у сорта 'Темп'. Согласно тесту Кохрена, в положительных исходах мета-анализа не обнаружено существенной гетерогенности (Q(2) = 2,996; p = 0,224; I^2 = 35,2%).

Средняя оцененная фактическая разность по содержанию Chl *b* между образцом к-3370 и сортом 'Темп' составила 2,81 мг/г с. в. (n = 3, z = 19, p < 0,001). Стандартизованная средняя разность между образцом к-3370 и сортом 'Темп' равнялась 5,56 единицам (95-процентный ДИ – 2,29–8,82). Доверительный интервал не включал ноль, что указывало на существенную оцененную стандартизованную разность. Тест на гетерогенность не имел статистической значимости, что указывало на определенную степень разнородности данных (I^2 = 60,1%).

Средняя оцененная разность по содержанию каротиноидов между образцом к-3370 и сортом 'Темп' в фактических единицах оказалась несущественной и составила 0,221 мг/г с. в. Однако стандартизованная средняя разность равнялась 1,67 единицам и была статистически значимой (n = 3, z = 2,18, p = 0,017). Тест Кохрена (Q(2) = 3,612; p = 0,164; I^2 = 45,2%) не выявил существенной гетерогенности между данными, полученными в разные годы.

Следует обратить внимание на то, что оценка различий по содержанию Chl *a*, Chl *b* и каротиноидов не выявила выбросов и экстремальных значений в данных, которые могли бы повлиять на оцененные результаты опытов.

Изученный в 2016, 2017 и 2022 г. образец гороха к-5322 (subsp. *asiaticum*) наряду с образцом к-3370 отличался высоким содержанием ФП. Мета-анализ стандартизованной разности средних данных, полученных в указанные годы, показал, что образец к-5322 существенно уступал образцу к-3370 по содержанию хлорофилла *a* и *b* и, что статистически не доказано, по содержанию каротиноидов (Chl *a*: d = 1,72; ДИ – 0,20-3,24, z = 2,22, p = 0,026; Chl *b*: d = 1,71; ДИ – 0,06-3,36, z = 2,03, p = 0,042; каротиноиды: d = 1,98; ДИ – –0,3…–4,27, z = 1,7, p = 0,089).

О начале деградации хлорофиллов можно судить при появлении и накоплении продуктов его распада: феофитина и хлорофиллида (Chlide) (Szafrańska, et al., 2017). Проведено исследование содержания Chl *a* и Chlide *a* у образца дикого гороха к-3370 и сортов 'Гамбит' и 'Тип'. Дисперсионный анализ не выявил существенных различий между образцом к-3370, сортами 'Гамбит' и 'Тип' как по содержанию Chl *a* (F(2, 8) = 0.323, p = 0,733, η^2 = 0,075), так и Chlide *a* (F(2, 8) = 1,930, p = 0,207, η^2 = 0,325). Однако по отношению пигментов Chl *a* / Chlide *a* выявлены различия на границе статистической значимости: F(2, 8) = 4,497, p = 0,049, η^2 = 0,529. Отношение Chl *a* / Chlide *a* у образца к-3370 равнялось 20,4, а у сортов 'Гамбит' и 'Тип' это отношение составило 9,6 и 9,5 соответственно (табл. 6).

Таблица 6. Оценка различий по содержанию Chl *a*, Chlide *a* и отношению Chl *a* / Chlide *a* между образцом дикого гороха к-3370 и сортами культурного гороха (Орел, 2022 г.)

Table 6. Assessment of differences between wild accession k-3370 and advanced pea cultivars in Chl *a*, Chlide *a*, and the Chl *a* / Chlide *a* ratio (Orel, 2022)

№ по каталогу ВИР / VIR catalogue No.	Название сорта / Cultivar	Chl *a*		Chlide *a*		Chl *a* / Chlide *a*	
		Разница между образцом к-3370 и сортами, мг/г с. в. / Difference between k-3370 and cultivars, mg/g DW	*p*-value	Разница между образцом к-3370 и сортами, мг/г с. в. / Difference between k-3370 and cultivars, mg/g DW	*p*-value	Разница между образцом к-3370 и сортами / Difference between k-3370 and cultivars	*p*-value
и-643593	'Гамбит'	–1,39	0,482	–0,442	0,093	10,80	0,030
к-9825	'Тип'	–1,30	0,513	–0,342	0,178	10,92	0,028

Примечание: парные сравнения проведены с использованием критерия $НСР_{05}$ Фишера

Note: pairwise comparisons were made using Fisher's HCP_{05} test

Полученные результаты указывают на меньшее количество продукта деградации хлорофилла Chlide *a* у образца к-3370 в сравнении с сортами культурного гороха.

Обсуждение

Таким образом, в нашем исследовании наряду с сортами современной селекции присутствовали формы, очень ограниченно затронутые селекцией – местные сорта (landraces) – представители подвидов *transcaucasicum*, *abyssinicum* и *asiaticum*, разновидности *jomardii*, принадлежащей к *P. sativum* subsp. *sativum*, и дикорастущего подвида *elatius*.

Предыдущие исследования авторов данной статьи показали, что содержание ФП у гороха зависит от генотипа (Bobkov, Bychkov, 2018), различно в разных органах растения (Bobkov, Bashkirova, 2021) и подвергается значительным изменениям в онтогенезе растений (Bobkov, Bychkov, 2020). Наибольшее содержание хлорофилла и каротиноидов в этих многолетних экспериментах наблюдалось в период бутонизации, затем статистически значимо снижалось к периоду начала и завершения налива семян. В этих исследованиях образец дикого гороха к-3370 (subsp. *elatius)* существенно превышал по содержанию ФП современные сорта научной селекции.

Считается, что содержание ФП больше у растений, возделываемых в культурном агроценозе, чем у дикорастущих (Dymova, Golovko, 2018). Однако в нашем опыте образцы и дикого, и культурного гороха имели одинаковый агрофон и в начале налива зерна сорт традиционного морфотипа – 'Темп' – имел минимальное содержание хлорофиллов *a* и *b* в изучаемой выборке. В данном исследовании, так же как и в проводимых ранее в 2016, 2017 г. (Bobkov, Bychkov, 2018, 2020), образец дикого подвида гороха к-3370 (subsp. *elatius*) уверенно лидировал по содержанию хлорофиллов и каротиноидов. Следует отметить, что этот образец отличался повышенным содержанием ФП как в период начала налива семян, так и при его завершении.

Мета-анализ данных настоящего и предшествовавших исследований (2016–2017 гг.), примененный к дикому образцу к-3370 и к листочковому сорту 'Темп', взятому в качестве контроля, включал содержание ФП в прилистниках в период завершения налива семян. Согласно трехлетним данным, образец к-3370 превышал сорт 'Темп' по содержанию Chl *a*, Chl *b* и каротиноидов на 1,04 мг/г с. в., 2,81 мг/г с. в. и 0,221 мг/г с. в. соответственно. Различия в содержании Chl *a*, Chl *b* и каротиноидов, выраженные для корректного сравнения в стандартизированной разности средних (d Коэна), составляли 1,49, 5,56 и 1,67 единиц и были статистически значимыми. Исходя из оценки по J. Cohen (2013), обобщенный размер эффекта можно квалифицировать как значительный.

Конкурентом образца к-3370 по высокому содержанию ФП в исследованиях 2016–2017 гг. служил образец гороха из подвида *asiaticum* (к-5322). В настоящем исследовании, при более строгих требованиях к анализу растений на определенном этапе онтогенеза во время взятия проб, образец к-5322 отличался высоким содержанием ФП в начале налива (Chl *a*: 4,3 мг/г с. в.) и относительно низким при его завершении (Chl *a*: 1,9 мг/г с. в.). Мета-анализ данных за три года исследований позволил однозначно заключить о превосходстве образца к-3370 над образцом к-5322 по содержанию ФП (стандартизированная разность средних по содержанию Chl *a*, Chl *b* и каротиноидов равнялась 1,72, 1,71 и 1,98 соответственно). Сопоставимые с самыми высокими показателями содержания ФП, превосходящие значения оцениваемых признаков современных сортов разных морфотипов результаты показали и малоокультуренные формы из подвидов *transcaucasicum* и *asiaticum*. Изученные образцы абиссинского гороха и разновидности *jomardii* не отличились по искомым нами характеристикам.

Исходя из анализа главных компонент, проведенного по данным настоящего исследования, образцы гороха к-1915, к-296 (subsp. *asiaticum*), к-1703, к-3370 (subsp. *elatius*) следует рассматривать в качестве перспективных

источников высокого содержания ФП, а последний – еще и как источник замедленной деградации хлорофилла, о чем свидетельствует существенное увеличение у него отношения Chl *a* / Chlide *a* по сравнению с сортами культурного гороха 'Гамбит' и 'Тип'.

Важным направлением дальнейших исследований может служить оценка различий между образцами дикого и малоокультуренных форм гороха с высоким содержанием ФП и культиварами с рецессивным аллелем *i* (*stay-green*) для использования в селекции новых сортов с высоким потенциалом продуктивности.

Заключение

Повышение содержания ФП – важное условие для селекции сортов гороха нового поколения с высоким потенциалом продуктивности. Селекционная работа в этом направлении определяется еще и необходимостью компенсации снижения фотосинтетического потенциала за счет создания и использования в производстве преимущественно безлисточковых сортов. Оценка содержания ФП у 21 образца – представителей нескольких подвидов гороха (*P. sativum*) коллекции ВИР, включающих как культурные, так и дикие формы, – выявила полиморфизм образцов по данному признаку. Анализ главных компонент с учетом содержания хлорофиллов *a* и *b* и каротиноидов в период завершения налива семян позволил разделить материал на две категории: с низким и высоким содержанием ФП. В категорию с высоким содержанием пигментов вошли образцы разных внутривидовых таксонов, сформировавшие 4 группы. Образец дикого гороха к-3370 (subsp. *elatius*) как в начале, так и в завершении периода налива семян отличался наибольшим содержанием ФП. У этого образца выявлено существенно большее отношение хлорофилла к продукту распада хлорофиллиду, что указывает на устойчивость хлорофилла к деградации в период завершения налива семян в первом продуктивном узле в сравнении с сортами культурного гороха. Результаты, сопоставимые с самыми высокими показателями содержания ФП у этого образца и превосходящие значения оцениваемых признаков современных сортов разных морфотипов, показали и примитивные окультуренные формы из подвидов *transcaucasicum* и *asiaticum*. Все эти образцы относятся к первичному генпулу вида *P. sativum*, и, следовательно, изучаемый признак можно легко передать создаваемым сортам.

References / Литература

Armstead I., Donnison I., Aubry S., Harper J., Hörtensteiner S., James C. et al. Cross-species identification of Mendel's I locus. *Science*. 2007;315(5808):73. DOI: 10.1126/science.1132912

Bobkov S.V., Bashkirova K.A. Content of photosynthetic pigments in various organs of wild and cultural pea. *Legumes and Groat Crops*. 2021;4(40):15-23. [in Russian] (Бобков С.В., Башкирова К.А. Содержание фотосинтетических пигментов в различных органах растений дикого и культурного гороха. *Зернобобовые и крупяные культуры*. 2021;4(40):15-23). DOI: 10.24412/2309-348X-2021-4-15-23

Bobkov S.V., Bychkov I.A. Content of photosynthetic pigments in ontogenesis of wild and cultural pea. *Vestnik of Kazan State Agrarian University*. 2021;4(60):4-14. [in Russian] (Бобков С.В., Бычков И.А. Содержание фотосинтетических пигментов в онтогенезе культурного гороха. *Вестник Казанского государственного аграрного университета*. 2021;4(60):4-14). DOI: 10.12737/2073-0462-2021-10-14

Bobkov S.V., Bychkov I.A. Contents of photosynthetic pigments and activity of oxidative stress enzymes in wild pea. *Zemledelie = Crop Farming*. 2018;(4):29-33. [in Russian] (Бобков С.В., Бычков И.А. Содержание фотосинтетических пигментов и активность ферментов окислительного стресса у диких образцов гороха. *Земледелие*. 2018:(4):29-33). DOI: 10.24411/0044-3913-2018-10409

Chen J., Zhou H., Yuan X., He Y., Yan Q., Lin Y. et al. Homolog of pea *SGR* controls stay-green in faba bean (*Vicia faba* L.). *Genes (Basel)*. 2023;14(5):1030. DOI: 10.3390/genes14051030

Cohen J. Statistical power analysis for the behavioral sciences. 2nd ed. New York, NY: Routledge; 1988. DOI: 10.4324/9780203771587

Davis J.G., Myers J.R., McClean P.E., Lee R. *Staygreen* (*SGR*), a candidate gene for the persistent color phenotype in common bean. *Acta Horticulturae*. 2010;859:99-102. DOI: 10.17660/ActaHortic.2010.859.10

Dymova O.V., Golovko T.K. Photosynthetic pigments: functioning, ecology and biological activity. *Proceedings of the RAS Ufa Scientific Centre*. 2018;(3-4):5-16. [in Russian] (Дымова О.В., Головко Т.К. Фотосинтетические пигменты: функционирование, экология, биологическая активность. *Известия Уфимского научного центра РАН*. 2018;(3-4):5-16).

Govorov L.I. *Pisum L.* – Pea (Gorokh). In: N.A. Bazilevskaya, E.I. Barulina (eds). *Flora of Cultivated Plants. Vol. IV. Grain Legumes (Zernovye bobovye)*. Moscow; 1937. p.229-336. [in Russian] (Говоров Л.И. *Pisum* L. – Горох. В кн.: *Культурная флора СССР. Т. IV. Зерновые бобовые* / под ред. Н.А. Базилевской, Е.И. Барулиной. Москва; 1937. С.229-336).

Harpaz-Saad S., Azoulay T., Arazi T., Ben-Yaakov E., Mett A., Shiboleth Y.M. et al. Chlorophyllase is a rate-limiting enzyme in chlorophyll catabolism and is posttranslationally regulated. *The Plant Cell*. 2007;19(3):1007-1022. DOI: 10.1105/tpc.107.050633

Kof E.M., Kondykov I.V. Pea (*Pisum sativum* L.) growth mutants. *International Journal of Plant Developmental Biology*. 2007;1(1):141-146.

Kosterin O.E. On three cultivated subspecies of pea (*Pisum sativum* L.). *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2007;21(6):694-700. DOI: 10.18699/VJ17.287

Kosterin O.E., Bogdanova V.S. Relationship of wild and cultivated forms of *Pisum* L. as inferred from an analysis of three markers of the plastid, mitochondrial and nuclear genomes. *Genetic Resources and Crop Evolution*. 2008;55(5):735-755. DOI: 10.1007/s10722-007-9281-y

Lichtenthaler H.K. Chlorophylls and carotenoids: pigments of photosynthetic biomembranes. *Methods in Enzymology*. 1987;148:350-382. DOI: 10.1016/0076-6879(87)48036-1

Makasheva R.Kh. Flora of cultivated plants. Vol. 4. Grain legumes. Part 1. Pea. Leningrad: Kolos; 1979. [in Russian] (Макашева Р.Х. Культурная флора СССР. Т. 4. Зерновые бобовые культуры. Часть 1. Горох. Ленинград: Колос; 1979).

Ney B., Duthion C., Fontaine E. Timing of reproductive abortions in relation to cell division, water content, and growth of pea seeds. *Crop Science*. 1993;33(2);267-270. DOI: 10.2135/cropsci1993.0011183X003300020010x

Novikova N.E., Kosikov A.O., Bobkov S.V., Zelenov A.A. The effects of late foliar fertilization and application of growth regulators on the yield and protein productivity of pea

(*Pisum sativum* L.). *Agricultural Chemistry*. 2017;(1):32-40. [in Russian] (Новикова Н.Е., Косиков А.О., Бобков С.В., Зеленов А.А. Влияние регуляторов роста и поздней некорневой подкормки удобрениями на урожайность и белковую продуктивность. *Агрохимия*. 2017;(1):32-40).

Porra R.J. The chequered history of the development and use of simultaneous equations for the accurate determination of chlorophylls *a* and *b*. *Photosynthesis Research*. 2002;73(1-3):149-156. DOI: 10.1023/A:1020470224740

Sato Y., Morita R., Nishimura M., Yamaguchi H., Kusaba M. Mendel's green cotyledon gene encodes a positive regulator of the chlorophyll-degrading pathway. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2007;104(35):14169-14174. DOI: 10.1073/pnas.0705521104

Schrank F.P. Flora Monacensis. Vol. 4. Munich; 1818.

Shi S., Miao H., Du X., Gu J., Xiao K. *GmSGR1*, a stay-green gene in soybean (*Glycine max* L.), plays an important role in regulating early leaf-yellowing phenotype and plant productivity under nitrogen deprivation. *Acta Physiologiae Plantarum*. 2016;38(4):97. DOI: 10.1007/s11738-016-2105-y

Shimoda Y., Ito H., Tanaka A. Arabidopsis *STAY-GREEN*, Mendel's green cotyledon gene, encodes magnesium-dechelatase. *The Plant Cell*. 2016;28(9):2147-2160. DOI: 10.1105/tpc.16.00428

Sinjushin A., Semenova E., Vishnyakova M. Usage of morphological mutations for improvement of a garden pea (*Pisum sativum*): the experience of breeding in Russia. *Agronomy*. 2022;12(3):544. DOI: 10.3390/agronomy12030544

Sivasakthi K., Marques E., Kalungwana N., Carrasquilla-Garcia N., Chang P.L., Bergmann E.M. et al. Functional dissection of the chickpea (*Cicer arietinum* L.) stay-green phenotype associated with molecular variation at an ortholog of Mendel's I gene for cotyledon color: implications for crop production and carotenoid biofortification. *International Journal of Molecular Sciences*. 2019;20(22):5562. DOI: 10.3390/ijms20225562

Szafrańska K., Reíter R.J., Posmyk M.M. Melatonin improves the photosynthetic apparatus in pea leaves stressed by paraquat *via* chlorophyll breakdown regulation and its accelerated *de novo* synthesis. *Frontiers in Plant Science*. 2017;8:878. DOI: 10.3389/fpls.2017.00878

Vishnyakova M.A., Yankov I.I., Bulyntsev S.V, Buravtseva T.V., Petrova M.V. Pea, beans, common bean… Cultivars. Growing. Storage. Applications (Gorokh, boby, fasol… Sorta. Vyrashchivaniye. Khraneniye. Primeneniye). St. Petersburg: Agropromizdat; 2001. [in Russian] (Вишнякова М.А., Яньков И.И., Булынцев С.В., Буравцева Т.В., Петрова М.В. Горох, бобы, фасоль… Сорта. Выращивание. Хранение. Применение. Санкт-Петербург: Агропромиздат; 2001).

Wang Q., Xie W., Xing H., Yan J., Meng X., Li X. et al. Genetic architecture of natural variation in rice chlorophyll content revealed by a genome-wide association study. *Molecular Plant*. 2015;8(6):946-957. DOI: 10.1016/j.molp.2015.02.014

Wong A.C.S., van Oosterom E.J., Godwin I.D., Borrell A.K. Integrating *stay-green* and *PIN-FORMED* genes: *PIN-FORMED* genes as potential targets for designing climate-resilient cereal ideotypes, *AoB PLANTS*. 2023;15(4):plad040. DOI: 10.1093/aobpla/plad040

Zelenov A.N. Potential of heterophyllous form of peas and ways of its realization. *Agrarian Russia*. 2011;(3):13-16. [in Russian] (Зеленов А.Н. Потенциал гетерофильной формы гороха и пути его реализации. *Аграрная Россия*. 2011;(3):13-16).

Zhao Y., Qiang C., Wang X., Chen Y., Deng J., Jiang C. et al. New alleles for chlorophyll content and stay-green traits revealed by a genome wide association study in rice (*Oryza sativa*). *Scientific Reports*. 2019;9(1):2541. DOI: 10.1038/s41598-019-39280-5

Zhou C., Han L., Pislariu C.I., Nakashima J., Fu C., Jiang Q. et al. From model to crop: functional analysis of a *STAY-GREEN* gene in the model legume *Medicago truncatula* and effective use of the gene for alfalfa improvement. *Plant Physiology*. 2011;157(3):1483-1496. DOI: 10.1104/pp.111.185140

Информация об авторах

Сергей Васильевич Бобков, кандидат сельскохозяйственных наук, ведущий научный сотрудник, Федеральный научный центр зернобобовых и крупяных культур, 302502 Россия, Орел, пос. Стрелецкий, ул. Молодежная, 10, корп. 1, svbobkov@gmail.com, https://orcid.org/0000-0002-8146-0791

Ксения Александровна Башкирова, младший научный сотрудник, Федеральный научный центр зернобобовых и крупяных культур, 302502 Россия, Орел, пос. Стрелецкий, ул. Молодежная, 10, корп. 1, xeni43339@gmail.com, https://orcid.org/0009-0002-3370-0604

Елена Викторовна Семенова, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растении имени Н.И. Вавилова, 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44, e.semenova@vir.nw.ru, https://orcid.org/0000-0002-2637-1091

Маргарита Афанасьевна Вишнякова, доктор биологических наук, главный научный сотрудник, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растении имени Н.И. Вавилова, 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44, m.vishnyakova.vir@gmail.com, https://orcid.org/0000-0003-2808-7745

Information about the authors

Sergey V. Bobkov, Cand. Sci. (Agriculture), Leading Researcher, Federal Scientific Center of Legumes and Groat Crops, 10, bldg. 1, Molodezhnaya St., Streletsky Settlem., Orel 302502, Russia, svbobkov@gmail.com, https://orcid.org/0000-0002-8146-0791

Ksenia A. Bashkirova, Associate Researcher, Federal Scientific Center of Legumes and Groat Crops, 10, bldg. 1, Molodezhnaya St., Streletsky Settlem., Orel 302502, Russia, xeni43339@gmail.com, https://orcid.org/0009-0002-3370-0604

Elena V. Semenova, Cand. Sci. (Biology), Leading Researcher, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, e.semenova@vir.nw.ru, https://orcid.org/0000-0002-2637-1091

Margarita A. Vishnyakova, Dr. Sci. (Biology), Chief Researcher, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, m.vishnyakova.vir@gmail.com, https://orcid.org/0000-0003-2808-7745

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 22.01.2024; одобрена после рецензирования 28.10.2024; принята к публикации 03.12.2024.
The article was submitted on 22.01.2024; approved after reviewing on 28.10.2024; accepted for publication on 03.12.2024.

ИЗУЧЕНИЕ И ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ГЕНЕТИЧЕСКИХ РЕСУРСОВ РАСТЕНИЙ

Научная статья
УДК 633.853.52:631.526:632.938
DOI: 10.30901/2227-8834-2024-4-47-58

CC BY

Адаптационные показатели перспективных сортов сои в условиях юга Дальнего Востока

Е. С. Бутовец, Л. М. Лукьянчук

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

Автор, ответственный за переписку: Екатерина Сергеевна Бутовец, otdelsoy@mail.ru

Актуальность. Работа посвящена оценке перспективных сортов сои по ценным хозяйственным признакам, выявлению адаптационных способностей к условиям Приморского края, установлению влияния погодно-климатических факторов на формирование белка и масла в семенах сои.
Материалы и методы. Тестирование сортов сои, находящихся на заключительном этапе селекции, проводили в 2021–2023 гг. в Федеральном научном центре агробиотехнологий Дальнего Востока им. А.К. Чайки (г. Уссурийск). Исследовали 32 сорта сои, в качестве стандарта использовали сорт ‘Приморская 4’.
Результаты. По итогам испытания выделены перспективные сорта сои с высоким уровнем урожайности, содержания белка и масла в семенах, устойчивостью к неблагоприятным условиям произрастания. По урожайности превышали стандарт на 32,4 и 38,6% сорта Приморская 1690 и Приморская 1693. Наибольшим содержанием масла в семенах (24,8–25,2%) обладали сорта Приморская 1674, Приморская 1685, Приморская 1687 и Приморская 1690; белка (более 40,0%) – Приморская 1659, Приморская 1675 и Приморская 1691. Устойчивостью к стрессовым условиям произрастания характеризовались Приморская 1674, Приморская 1679, Приморская 1684, Приморская 1692, Приморская 1702, Приморская 1705. Выделено 40,6% генотипов с низкой экологической пластичностью. Высокий коэффициент адаптивности отмечен у сортов Приморская 1697, Приморская 1698, Приморская 1690, Приморская 1693. Установлено влияние погодно-климатических факторов на формирование питательных веществ в семенах сои: более высокий процент белка накапливается при наличии краткосрочных осадков в сочетании с повышенным температурным фоном окружающей среды; масла – при повышенном температурном фоне.

Ключевые слова: соя, Приморский край, урожайность, белок, масло, устойчивость к стрессам

Благодарности: работа выполнена в рамках комплексных планов научных исследований подпрограммы Федеральной научно-технической программы развития сельского хозяйства на 2017–2030 гг. «Развитие селекции и семеноводства масличных культур» согласно тематическому плану НИР по теме № FNGW-2022-0012.
Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы.

Для цитирования: Бутовец Е.С., Лукьянчук Л.М. Адаптационные показатели перспективных сортов сои в условиях юга Дальнего Востока. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2024;185(4):47-58. DOI: 10.30901/2227-8834-2024-4-47-58

© Бутовец Е.С., Лукьянчук Л.М., 2024

STUDYING AND UTILIZATION OF PLANT GENETIC RESOURCES

Original article
DOI: 10.30901/2227-8834-2024-4-47-58

Adaptive characteristics of promising soybean cultivars under the conditions of the south of the Russian Far East

Ekaterina S. Butovets, Lyudmila M. Lukyanchuk
Federal Scientific Center of Agricultural Biotechnology of the Far East named after A.K. Chaika, Ussuriysk, Russia

Corresponding author: Ekaterina S. Butovets, otdelsoy@mail.ru

Background. Promising soybean breeding material was evaluated for a number of agronomic traits and adaptability to the conditions of Primorsky Territory. The effect of local weather and climate factors on the accumulation of protein and oil in soybean seeds is discussed.
Materials and methods. Thirty-two promising soybean cultivars were tested at the Federal Scientific Center of Agricultural Biotechnology of the Far East named after A.K. Chaika in 2021–2023. Cv. 'Primorskaya 4' served as the reference.
Results. The best soybean cultivars were selected on the basis of the trials for high yields, high protein and oil content in seeds, and resistance to unfavorable growing conditions. Soybean cvs. Primorskaya 1690 and Primorskaya 1693 exceeded the reference in yield by 32.4% and 38.6%, respectively. The highest oil content in seeds (24.8–25.2%) was observed in Primorskaya 1674, Primorskaya 1685, Primorskaya 1687, and Primorskaya 1690. The highest protein content (over 40.0%) was found in the seeds of Primorskaya 1659, Primorskaya 1675, and Primorskaya 1691. Resistance to stressful growing conditions was demonstrated by Primorskaya 1674, Primorskaya 1679, Primorskaya 1684, Primorskaya 1692, Primorskaya 1702, and Primorskaya 1705. Low environmental plasticity was manifested by 40.6% of the genotypes. Primorskaya 1697, Primorskaya 1698, Primorskaya 1690, and Primorskaya 1693 stood out for their high adaptability. The effect of local weather and climate factors on the accumulation of nutrients in soybean seeds was confirmed. Short-term precipitation combined with high temperatures resulted in higher protein content. Oil accumulation was facilitated by high temperatures accompanied by either deficient or excessive moisture content in soil.

Keywords: soybean, Primorsky Territory, yield, protein, oil, resistance to stressors

Acknowledgements: the research was carried out within the framework of the integrated research plans under the subprogram of the Federal Scientific and Technical Program for the Development of Agriculture in 2017–2030 "The development of the breeding and seed production of oil crops", Topic No. FNGW-2022-0012.
The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work.

For citation: Butovets E.S., Lukyanchuk L.M. Adaptive characteristics of promising soybean cultivars under the conditions of the south of the Russian Far East. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2024;185(4):47-58. DOI: 10.30901/2227-8834-2024-4-47-58

Введение

Соя (*Glycine max* (L.) Merr.) – популярная масличная культура в современном сельскохозяйственном производстве, потребность в которой увеличивается с каждым годом. Исключительный химический состав семян сои является базисом многогранности использования культуры в различных целях – в технической, пищевой и перерабатывающей промышленности, медицине, кормопроизводстве (Nekrasov, 2018; Galichenko, Fokina, 2022).

Культуру возделывают на многих континентах планеты с различными природно-климатическими зонами, нередко с контрастным, неустойчивым характером климата в период вегетации (Yuzbashkandi, Khalilian, 2020; Tsekhmeistruk et al., 2021; Dos Santos et al., 2022). В настоящее время в России наблюдается стабильная положительная динамика производства сои. Значительные посевы культуры локализованы в Дальневосточном регионе, который включает территории, разнообразные по экологическим факторам – влагообеспеченности, длине дня, почвенному покрову, температурному режиму и солнечной инсоляции (Zaitsev et al., 2020).

Рентабельное возделывание сои и интенсификация земледелия требуют использования урожайных сортов, адаптированных к конкретным погодно-эдафическим условиям выращивания, знания особенностей формирования продукционных показателей и качества семян (Watson et al., 2017; Li M. et al., 2020; Fokina, Belyaeva, 2022). При этом механизмом достижения ряда требуемых параметров в сорте служит селекционное улучшение культуры, способное обеспечить совокупность высоких показателей в одном генотипе (Rani, Kumar, 2022).

Селекционный процесс сои состоит из нескольких этапов: от передачи генетической информации (гибридизации) подобранных родительских форм до дальнейшей оценки созданных генотипов и отбора перспективных образцов (Jephter et al., 2017; Butovets et al., 2023b). В свою очередь, климатические факторы (температурный режим и уровень влагообеспеченности) оказывают большое влияние на реализацию потенциала сортов, формирование количественных и качественных показателей. Для выполнения поставленных задач в лаборатории селекции сои Федерального научного центра агробиотехнологий Дальнего Востока им. А.К. Чайки создали гибриды сои с высокими показателями хозяйственно ценных признаков. В процессе селекционного отбора и анализа выявлен ряд перспективных образцов сои, имеющих стабильные и однородные признаки, для всесторонней оценки.

Цель исследования – оценить перспективные сорта сои по ценным хозяйственным признакам, уровень их адаптации к условиям Приморского края; установить влияние климатических факторов на формирование белка и масла в семенах сортов сои.

Материалы и методы

Изучение и оценку новых перспективных сортов сои проводили в 2021–2023 гг. в лаборатории селекции сои Федерального научного центра агробиотехнологий Дальнего Востока им. А.К. Чайки, на участках, расположенных вблизи г. Уссурийск. В период изучения метеорологические условия были разнообразными, что позволило объективно провести оценку. По информационным данным агрометеорологической станции «Тимирязевский» (Приморское управление по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды), погодные условия 2021 г. в некоторой степени отрицательно повлияли на формирование урожайности культуры за счет повышенного температурного фона и длительных периодов отсутствия осадков в сравнении со среднемноголетними значениями (данные за последние 30 лет) – сумма осадков за месяц с июля по сентябрь была ниже на 32,1–58,9 мм (табл. 1). Благоприятное сочетание влаги и тепла в 2022 и 2023 г. позитивно отразилось на урожайности культуры. В отдельные декады (с июня по сентябрь 2022 г.) отмечено избыточное увлажнение, сумма осадков за месяц превышала среднемноголетние данные на 24,7–101,0 мм. С июня по август 2023 г. месячная сумма осадков превышала среднемноголетние значения на 34,5–336,7 мм. Наибольшее количество выпавших осадков наблюдалось в первой (76,3 мм) и третьей (89,6 мм) декадах июня (среднемноголетнее – 25,0 мм), первой декаде июля – 96,4 мм (среднемноголетнее – 31,0 мм), весь август – 115,6–220,5 мм (среднемноголетнее – 31,0–48,0 мм). Среднемесячная температура воздуха за период вегетации сои превышала среднемноголетние значения на 1,4–2,3°C.

Таблица 1. Метеорологические условия в период вегетации сои (2021–2023 гг., п. Тимирязевский, г. Уссурийск)
Table 1. Weather conditions during the soybean growing season (2021–2023, Timiryazevsky Settlem., Ussuriysk)

Месяц / Month	Температура воздуха, °C / Air temperature, °C				Количество осадков, мм / Precipitation, mm			
	среднемноголетняя / long-term average	2021	2022	2023	среднемноголетние / long-term average	2021	2022	2023
май	12,3	13,0	13,0	13,8	71,0	65,3	56,5	24,1
июнь	16,7	17,7	16,9	18,6	74,0	78,7	117,7	194,0
июль	20,6	23,7	21,4	22,4	48,0	15,9	214,0	147,5
август	21,1	22,1	21,6	22,5	125,0	79,7	149,7	461,7
сентябрь	15,8	16,9	16,1	18,1	79,0	20,1	108,8	6,2
октябрь	10,8	11,2	9,6	11,6	23,0	20,1	31,6	3,5

Почва экспериментального участка лугово-бурая отбеленная с тяжелым механическим составом, характерным для данного региона (Kostenkov, Oznobikhin, 2006).

Изучали и оценивали сорта сои селекции Федерального научного центра агробиотехнологий Дальнего Востока им. А.К. Чайки на заключительном этапе селекционного процесса. Среднеспелый сорт сои 'Приморская 4', разрешенный к возделыванию в Дальневосточном регионе, использовали в качестве стандарта. В соответствии с агротехникой, принятой для Приморского края, проводилось возделывание сои (Chaika et al., 2009). Расположение делянок в опыте систематическое. Норма высева семян – 500 тыс. шт./га. Площадь одной делянки – 22,0 м^2, повторность трехкратная. Посев и уборку делянок осуществляли механизированным способом. Дата посева по годам – 17–19 мая. Оценку, учеты по хозяйственным признакам выполняли по методике (Korsakov, 1975). В лаборатории агрохимических анализов научного центра на приборе Inframatic 9200 (Perten Instruments AB, Швеция) определяли содержание белка и масла в семенах сои.

Статистическую обработку данных проводили методом дисперсионного анализа с использованием пакета прикладных программ Microsoft Excel (Dospekhov, 2012).

Выявление устойчивости к стрессу и генетической гибкости сортов по урожайности выполняли по методике A. A. Rossielle, J. Hemblin в изложении А. А. Гончаренко (Goncharenko, 2005). Стрессоустойчивость к условиям произрастания определяли по разнице между величинами признака ($X_{min} – X_{max}$). Чем меньше разрыв между максимальными и минимальными значениями, тем выше устойчивость сорта к стрессу и способность к адаптации. Показатель «генетическая гибкость» отражает среднюю урожайность сорта в контрастных (стрессовых и нестрессовых) условиях, считается дополнением к характеристике стрессоустойчивости и рассчитывается по формуле $(X_{min} + X_{max})/2$. Чем выше степень соответствия между генотипом и разнообразными факторами среды, тем выше этот показатель.

Оценку экологической пластичности (b_i) и стабильности реакции сорта (S^2d_i) по урожайности проводили по методу S. A. Eberhart и W. A. Russell в редакции В. А. Зыкина с соавторами (Zykin et al., 2011). Экологическая пластичность (b_i) урожайности характеризует реакцию сортов на улучшение условий возделывания, принимает значение больше/меньше единицы или равное ей. Чем выше коэффициент (b_i), тем сорт отзывчивей и требовательней к высокому уровню агротехники. При b_i меньше единицы реакция сорта на изменение условий среды слабее в сравнении с другими генотипами. Данные сорта дают большую урожайность при минимуме затрат. Коэффициент b_i, равный единице, – абсолютное соответствие изменения урожайности сорта и условий выращивания. Экологическая стабильность (S^2d_i) – отклонение фактического урожая от теоретического, рассчитанного на основе средней урожайности и индекса среды. Чем выше этот показатель, тем более нестабилен сорт.

Коэффициент адаптивности (КА), основанный на сравнении данных по урожайности отдельного сорта со средним значением в опыте в определенный год испытания, рассчитывали по формуле Л. А. Животкова с соавторами: $X_{ij}/X*100$, где X_{ij} – урожайность сорта (i) в год испытания (j); X – среднесортовая урожайность за год (Zhivotkov et al., 1994). Сорта с коэффициентом адаптации более 100% считаются наиболее адаптивными.

Результаты

В результате изучения перспективных сортов сои на заключительном этапе селекции была дана оценка по ряду хозяйственных признаков (табл. 2).

Практически все тестируемые сорта сои в опыте относились к средней группе спелости (период вегетации от 111 до 119 дней), за исключением образцов Приморская 1657, Приморская 1689, Приморская 1690 (среднепоздняя группа, 120–121 день) и Приморская 1674 (среднеранняя группа, 110 дней). Большинство сортов (84,4%) характеризовалось средней высотой растений (от 51 до 75 см). По урожайности 71,9% сортов превосходили стандарт 'Приморская 4' на 0,1–8,8 ц/га. За период изучения максимальными значениями признака в среднем по годам характеризовались Приморская 1690 и Приморская 1693, превышая стандарт на 32,4 и 38,6% соответственно.

Значения «масса 1000 семян» выше стандарта (до 23,2%) имели 43,7% сортов сои, наиболее высокий показатель (более 200 г) наблюдали у генотипа Приморская 1659 (см. табл. 2). Данный набор сортов сои по уровню накопления питательных веществ в семенах в большей степени характеризовался относительно повышенным содержанием масла (более 22,0%). Сорта Приморская 1674, Приморская 1685, Приморская 1687 и Приморская 1690 были наиболее масличными (содержание масла в семенах – 24,8–25,2%). Большая часть сортов (78,1%) по содержанию белка в семенах превысила стандарт на 0,1–2,7%, максимальными значениями (более 40,0%) отличались Приморская 1659, Приморская 1675 и Приморская 1691. Выделившиеся по вышеперечисленным параметрам сорта сои представляют интерес для использования в дальнейшей селекционной программе. По результатам изучения один сорт сои – Приморская 1675 – будет передан на испытание в Государственную комиссию Российской Федерации по испытанию и охране селекционных достижений.

Урожайность – главный показатель сорта, который контролируется на генетическом уровне и крайне зависит от условий окружающей среды. Принимая во внимание специфичность климата Приморского края и контрастность погодных условий в годы испытания, возникает необходимость установления адаптационных способностей сортов сои и выявления параметров, определяющих устойчивость к биотическим и абиотическим стрессорам (табл. 3).

Из данного набора сортов сои отмечена наибольшая устойчивость показателя «урожайность» к стрессовым условиям произрастания у генотипов: Приморская 1674 (–12,9), Приморская 1679 (–12,5), Приморская 1684 (–13,2), Приморская 1692 (–12,7), Приморская 1702 (–12,2), Приморская 1705 (–12,4).

Максимальная генетическая гибкость (от 30,3 до 35,9 ед.) и наименьшая устойчивость к стрессу (от –26,0 до –29,3 ед.) наблюдались у сортов Приморская 1690, Приморская 1693, Приморская 1696, Приморская 1697, что характеризует их способность формировать высокую урожайность при более благоприятных условиях развития культуры и компенсаторные возможности при произрастании в менее благоприятных условиях.

Адаптивность сортов к условиям произрастания также выявляют по пластичности и стабильности показателя (см. табл. 3). По итогам оценки перспективных сортов сои по реакции на смену условий испытания выделили 40,6% генотипов с низкой экологической пластичностью

Таблица 2. Характеристика хозяйственных признаков сортов сои (средние значения за 2021–2023 гг., Приморский край, г. Уссурийск)
Table 2. Agronomic characteristics of soybean cultivars (average values for 2021–2023, Ussuriysk. Primorsky Territory)

Сорт	Урожайность, ц/га				Масса 1000 семян, г	Период вегетации, дни	Высота растений, см	Содержание в семенах, %	
	2021 г.	2022 г.	2023 г.	среднее				белка	масла
‘Приморская 4’, стандарт	15,1	31,6	21,8	22,8	164	113	73	37,6	23,4
Приморская 1657	16,8	31,0	21,0	22,9	174	120	75	38,6	23,9
Приморская 1659	13,7	26,3	28,3	22,7	202	113	64	40,3	22,8
Приморская 1674	14,9	27,8	17,2	19,9	145	110	60	36,5	25,1
Приморская 1675	16,0	33,3	31,8	27,0	163	112	59	40,2	23,5
Приморская 1676	15,8	31,6	26,8	24,7	174	112	55	38,2	24,3
Приморская 1679	14,3	26,8	14,3	18,4	150	115	58	36,5	24,5
Приморская 1680	17,8	36,8	18,5	24,3	163	117	66	37,7	24,3
Приморская 1681	15,6	30,6	15,9	20,7	162	115	52	38,0	24,1
Приморская 1682	15,0	31,3	22,4	22,9	178	116	52	38,1	23,5
Приморская 1683	14,5	26,6	34,9	25,3	180	115	63	39,4	22,9
Приморская 1684	14,8	28,0	27,0	23,4	174	115	59	38,4	23,3
Приморская 1685	18,3	34,5	19,2	24,0	145	117	62	37,1	24,9
Приморская 1686	16,1	32,6	20,3	23,0	155	116	56	36,8	24,1
Приморская 1687	15,7	32,9	22,5	23,5	167	114	55	37,0	24,8
Приморская 1688	16,3	32,3	21,4	23,3	157	113	47	37,9	24,2
Приморская 1689	20,3	39,3	16,9	25,5	147	121	51	36,6	24,6
Приморская 1690	22,8	48,5	19,2	30,2	155	120	61	36,2	25,2

Таблица 2. Окончание

Table 2. The end

Сорт	Урожайность, ц/га				Масса 1000 семян, г	Период вегетации, дни	Высота растений, см	Содержание в семенах, %	
	2021 г.	2022 г.	2023 г.	среднее				белка	масла
Приморская 1691	15,5	31,6	29,2	25,4	183	116	56	40,0	23,1
Приморская 1692	13,7	25,4	26,4	21,8	174	114	52	38,8	23,5
Приморская 1693	23,0	48,9	22,9	31,6	167	119	54	38,0	24,1
Приморская 1694	18,1	37,3	24,9	26,7	164	117	52	38,8	23,7
Приморская 1695	20,0	39,3	24,0	27,7	153	116	63	39,3	23,8
Приморская 1696	21,1	43,6	17,0	27,2	161	114	49	38,6	23,3
Приморская 1697	20,8	48,0	23,1	28,2	165	115	45	38,8	24,0
Приморская 1698	17,6	37,8	30,5	28,6	178	116	57	39,6	23,3
Приморская 1699	19,4	38,4	20,7	26,1	167	112	49	39,3	23,5
Приморская 1700	18,9	38,2	14,8	23,9	157	112	46	38,6	24,5
Приморская 1701	16,2	33,5	16,8	22,1	147	113	57	38,6	23,7
Приморская 1702	14,0	26,2	24,2	21,4	170	113	67	39,2	23,2
Приморская 1703	19,1	39,4	18,2	25,5	164	114	65	39,1	23,5
Приморская 1704	17,2	32,6	15,1	21,6	162	114	52	39,2	23,7
Приморска 1705	13,9	26,3	16,4	18,8	151	112	58	38,3	23,6
$НСР_{0,05}$	2,1	3,8	3,5	3,1	22,6	4,5	9,6	1,7	0,8

Примечание: НСР – наименьшая существенная разность

Note: HCP – least significant difference (LSD)

Таблица 3. Параметры адаптации сортов сои по урожайности (2021–2023 гг., Приморский край, г. Уссурийск)
Table 3. Adaptability parameters of soybean cultivars by yield (2021–2023, Ussuriysk, Primorsky Territory)

Сорт сои	Стрессоустой-чивость	Генетическая гибкость	Экологическая		Коэффициент адаптивности
			пластичность (b_i)	стабильность (S^2d_i)	
‘Приморская 4’, стандарт	–16,5	23,3	0,94	2,3	93,8
Приморская 1657	–14,2	23,9	0,84	0,0	94,2
Приморская 1659	–14,6	21,0	0,57	75,5	93,4
Приморская 1674	–12,9	21,3	0,78	1,3	81,9
Приморская 1675	–17,3	24,6	0,85	73,3	111,1
Приморская 1676	–15,8	23,7	0,83	26,0	101,6
Приморская 1679	–12,5	20,6	0,79	8,2	75,7
Приморская 1680	–19,0	27,3	1,20	14,5	100,0
Приморская 1681	–15,0	23,1	0,95	10,3	85,2
Приморская 1682	–16,3	23,1	0,92	4,5	94,2
Приморская 1683	–20,4	24,7	0,45	179,7	104,1
Приморская 1684	–13,2	21,4	0,64	48,5	96,3
Приморская 1685	–16,2	26,4	1,00	9,0	98,7
Приморская 1686	–16,5	24,3	0,98	0,2	94,6
Приморская 1687	–16,8	24,1	0,99	2,1	96,7
Приморская 1688	–16,0	24,3	0,94	0,1	95,9
Приморская 1689	–22,4	28,1	1,26	49,8	104,9
Приморская 1690	–29,3	33,8	1,69	76,7	124,3
Приморская 1691	–16,1	23,5	0,81	51,4	104,5
Приморская 1692	–12,7	20,0	0,55	54,6	89,7
Приморская 1693	–26,0	35,9	1,65	36,3	130,0
Приморская 1694	–19,2	27,7	1,11	1,0	109,9
Приморская 1695	–19,3	29,6	1,16	1,6	114,0
Приморская 1696	–26,6	30,3	1,49	70,8	112,0
Приморская 1697	–27,2	34,4	1,24	7,6	116,0
Приморская 1698	–20,2	27,7	1,08	31,3	117,7
Приморская 1699	–19,0	28,9	1,19	11,1	107,4
Приморская 1700	–23,4	26,5	1,29	59,0	98,3
Приморская 1701	–17,3	24,8	1,09	12,2	90,9
Приморская 1702	–12,2	20,1	0,62	28,0	88,1
Приморская 1703	–21,2	28,8	1,30	28,9	105,0
Приморская 1704	–17,5	23,8	1,01	27,1	88,9
Приморская 1705	–12,4	20,1	0,75	0,75	77,4

Примечание: нижним подчеркиванием обозначены лучшие значения в испытании
Note: the best results in the trials are underscored

(b_i < 1), которые показали лучшие результаты при неблагоприятных условиях возделывания, но только один сорт (Приморская 1657) имел стабильный характер (S^2d_i близкое к нулю). Восемь тестируемых сортов хорошо отзывались на изменение условий среды (b_i = 1), при этом Приморская 1686 и Приморская 1688 обладали стабильностью. Остальные генотипы продемонстрировали себя как пластичные (b_i > 1) с нестабильным поведением (S^2d_i от 1,6 до 76,7 ед.), то есть они проявляют высокий потенциал урожайности при улучшении условий выращивания и зависят от условий года, что создает сложность в предсказании их поведения.

Коэффициент адаптивности, обеспечивающий получение достоверной и объективной информации о потенциале адаптации конкретного сорта по признаку «урожайность» в условиях выращивания, в исследованиях варьировал от 75,7 до 130,0% (см. табл. 3). Высокий коэффициент адаптивности (> 100,0%) имели 43,7% изучаемых сортов сои, максимальные значения отмечены у генотипов Приморская 1697, Приморская 1698, Приморская 1690, Приморская 1693.

Накопление качественного и количественного состава питательных веществ в семенах сои определяется генотипом, при этом на уровень варьирования признака оказывают влияние погодно-климатические условия в период вегетации культуры. Показателями оценки погодных условий являются количество осадков и температура воздуха, а совокупным значением, одновременно учитывающим оба параметра, – гидротермические коэффициенты (ГТК). Для благоприятного роста и развития сои необходимы оптимальные значения ГТК, которые складываются при 1,3–2,0. В целях демонстрации реакции перспективных сортов сои на условия окружающей среды использовали селекционный материал, имеющий коэффициент адаптации по урожайности в среднем за три года более 100,0%.

Для анализа воздействия климатических факторов на массовую долю белка и масла в зерне применяли гидротермический коэффициент, характеризующий усредненное состояние термовлагообеспеченности территории в период формирования и налива семян (II и III декады августа, I и II декады сентября) (рис. 1). Были рассчитаны средние значения ГТК за указанный период.

Периоды недостаточного и избыточного увлажнения (ГТК от 0,02 до 10,2) в фазу формирования семени сои оказали различное воздействие на биохимический состав перспективных сортов. Наибольший процент белка в семенах сои в опыте сформировался в 2022 г. при среднем ГТК = 2,6; более низкий – в 2021 г. (ГТК = 0,8); самый низкий – в 2023 г. (ГТК = 3,9) (рис. 2). У отдельных генотипов (Приморская 1675, Приморская 1691 и Приморская 1698) отмечали повышение белка в семенах при увеличении количества влаги в почве. Сорт Приморская 1690 характеризовался стабильным уровнем показателя по годам – как в засушливый период, так и в избыточно увлажненный. Отсюда следует предположение, что для формирования более высокого процента белковости сое в условиях Приморского края необходимы краткосрочные осадки в сочетании с повышенным температурным фоном окружающей среды во второй половине августа и первой половине сентября, каковые условия сложились в 2021 и 2022 г.

Достаточно высокий процент содержания масла в семенах сортов сои был сформирован в годы изучения с контрастными стрессовыми условиями в период накопления питательных веществ – повышенный температурный фон как с недостатком влаги (2021 г.), так и избытком (2023 г.) (рис. 3).

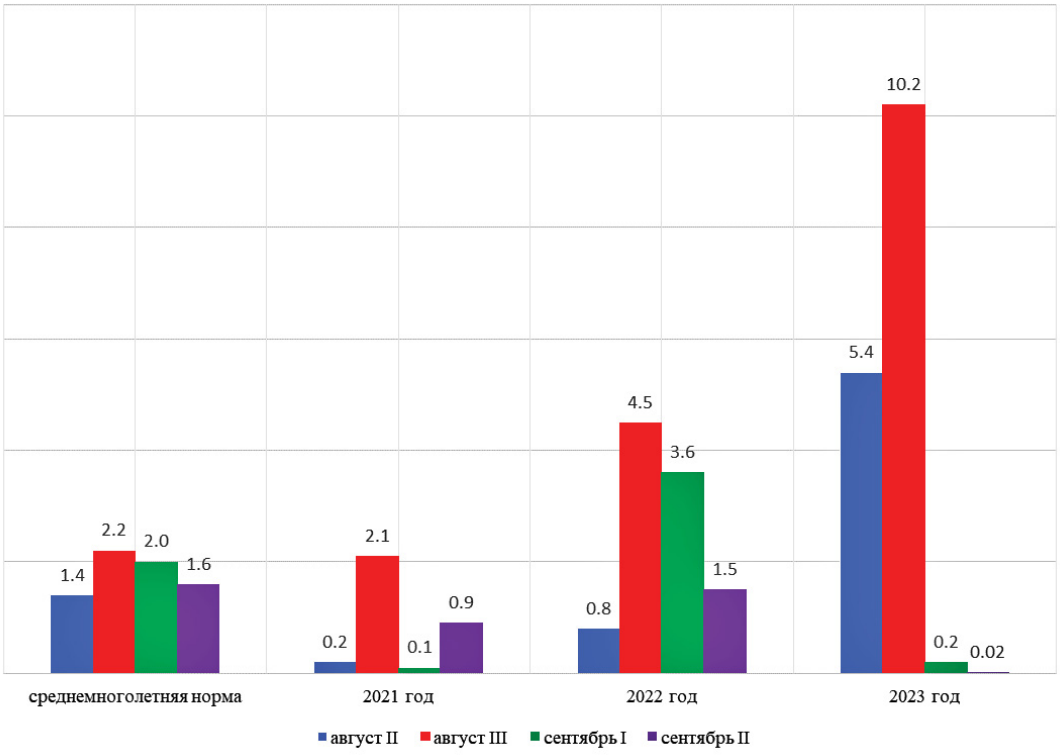


Рис. 1. ГТК в период формирования белка и масла в семенах сои (Приморский край, г. Уссурийск)
Fig. 1. HTC during the formation of protein and oil in soybean seeds (Ussuriysk, Primorsky Territory)

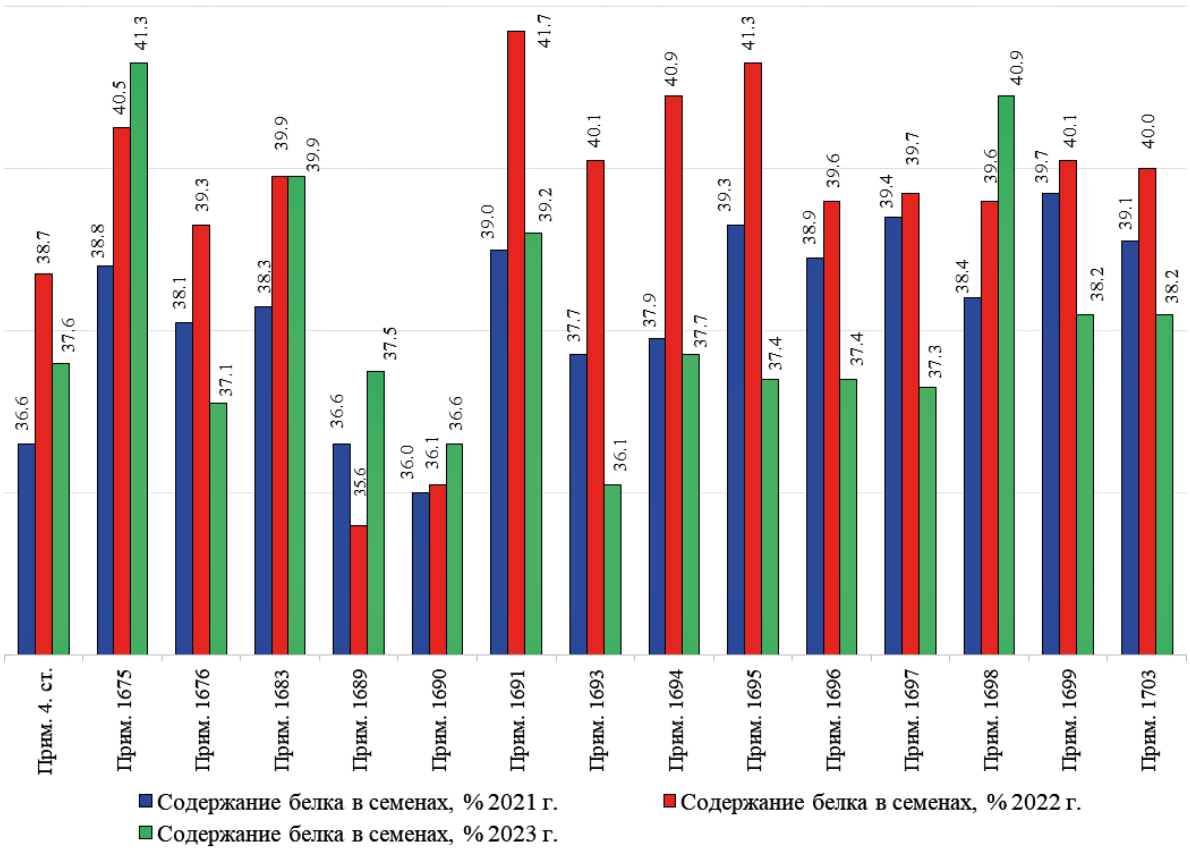


Рис. 2. Уровень накопления белка в семенах сортов сои, % (Приморский край, г. Уссурийск)
Fig. 2. Levels of protein accumulation in the seeds of soybean cultivars, % (Ussuriysk, Primorsky Territory)

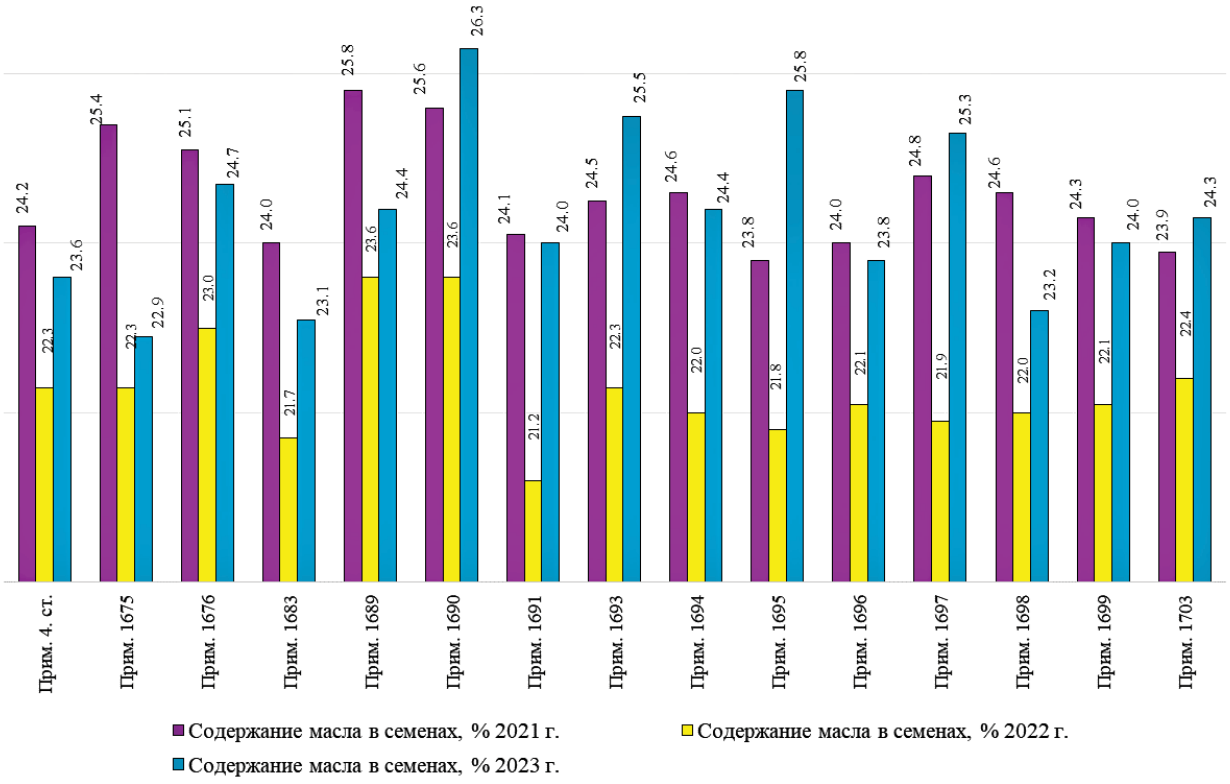


Рис. 3. Уровень накопления масла в семенах сортов сои, % (Приморский край, г. Уссурийск)
Fig. 3. Levels of oil accumulation in the seeds of soybean cultivars, % (Ussuriysk, Primorsky Territory)

Отдельные сорта сои в данной выборке формировали более высокое содержание масла в семенах: в конкретных условиях недостаточного увлажнения (ГТК 0,8) – Приморская 1675, Приморская 1689, Приморская 1698, а избыточного (ГТК 3,9) – Приморская 1693 и Приморская 1695. Способность сорта Приморская 1690 формировать стабильный уровень белка в семенах не была характерна для накопления масла – показатель варьировал по годам от 23,6 до 26,3%.

Обсуждение

Достижение многофункциональности использования сои в различных отраслях применения возможно селекционным путем, сочетая в сорте необходимые параметры (Matiu et al., 2017). Основные показатели, которыми должен обладать сорт, – высокая урожайность и качественный состав семян, адаптация к условиям окружающей среды, устойчивость к болезням (Yusova et al., 2020; Li C. et al., 2020; De Oliveira Aparecido et al., 2021). Поэтому создание и выявление перспективного материала сои по комплексу высоких значений признака является приоритетным направлением в селекции.

По результатам изучения перспективных сортов сои на заключительном этапе селекции по ряду хозяйственных признаков установлено, что практически все тестируемые сорта сои относятся к средней группе спелости. По урожайности 71,9% сортов превосходили стандарт от 0,1 до 8,8 ц/га. Выделившиеся сорта сои по определенным параметрам с высокими значениями представляют интерес как источники для включения в селекционную программу: урожайности – Приморская 1690 и Приморская 1693; показателя «масса 1000 семян» – Приморская 1659; содержания масла в семенах – Приморская 1674, Приморская 1685, Приморская 1687 и Приморская 1690; содержания белка – Приморская 1659, Приморская 1675 и Приморская 1691.

Наибольшую устойчивость к стрессовым условиям Приморского края демонстрировали сорта сои с относительно низкой урожайностью. Подобные результаты и выводы были получены учеными, которые проводили исследования в условиях Тюменской области (Sozonova, Ivanenko, 2019).

Для формирования более высокого процента белковости в семенах сое необходимы краткосрочные осадки в сочетании с повышенным температурным фоном окружающей среды в период накопления питательных веществ. Высокий процент содержания масла в семенах сои формируется при повышенном температурном фоне. Аналогичные результаты были получены нами при анализе сортов сои различного эколого-географического происхождения в другом временном промежутке исследования (Butovets et al, 2023a).

Заключение

По итогам изучения перспективных сортов сои на заключительном этапе селекции дана оценка по ряду хозяйственных признаков. Тестируемые сорта сои в основном относились к средней группе спелости, максимальными значениями урожайности характеризовались Приморская 1690 и Приморская 1693 (превысили показатели стандарта ‘Приморская 4’ на 32,4 и 38,6% соответственно). Показатель «масса 1000 семян» выше стандарта имели 43,7% сортов сои, высокое значение (более 200 г) наблюдали у генотипа Приморская 1659. Наибольшим содержанием масла в семенах (24,8–25,2%) обладали сорта Приморская 1674, Приморская 1685, Приморская 1687, и Приморская 1690; белка (более 40,0%) – Приморская 1659, Приморская 1675 и Приморская 1691. Один сорт сои – Приморская 1675 – будет передан на испытание в Госсорткомиссию. При установлении адаптационных способностей сортов сои по показателю «урожайность» выявлен ряд генотипов, устойчивых к стрессовым погодным условиям произрастания, – Приморская 1674, Приморская 1679, Приморская 1684, Приморская 1692, Приморская 1702, Приморская 1705. При оценке перспективных сортов сои на реакцию смены условий испытания было выделено 40,6% генотипов с низкой экологической пластичностью ($b_i < 1$), способных давать большую урожайность при минимуме затрат и в меньшей степени реагировать на изменение среды. Максимальные значения коэффициента адаптивности отмечены у сортов Приморская 1697, Приморская 1698, Приморская 1690, Приморская 1693. В результате анализа воздействия климатических факторов на накопление питательных веществ в семенах сои установлена тенденция – формирование более высокого процента белка происходит при наличии краткосрочных осадков в сочетании с повышенным температурным фоном окружающей среды; масла – при повышенном температурном фоне в сочетании как с недостатком, так и избытком влаги. Сорта Приморская 1675, Приморская 1691 и Приморская 1698 реагировали повышением белка в семенах при увеличении количества влаги на участке. Отдельные сорта сои формировали более высокое содержание масла в семенах в конкретных условиях: недостаточного увлажнения (ГТК 0,8) – Приморская 1675, Приморская 1689 и Приморская 1698; избыточного (ГТК 3,9) – Приморская 1693 и Приморская 1695.

Выделились комплексом положительных оценочных характеристик сорта сои Приморская 1675, Приморская 1690, Приморская 1693, Приморская 1695, Приморская 1698.

References / Литература

Butovets E.S., Lukyanchuk L.M., Vasina E.A., Strashnenko T.N., Kukuruza G.O. Weather and climatic conditions impact on protein and oil synthesis in soybean seeds in the Primorsky region. *The Bulletin of KrasGAU*. 2023a;2(191):88-97. [in Russian] (Бутовец Е.С., Лукьянчук Л.М., Васина Е.А., Страшненко Т.Н., Кукуруза Г.О. Влияние погодно-климатических условий на формирование белка и масла в семенах сои в Приморском крае. *Вестник КрасГАУ*. 2023a;2(191):88-97). DOI: 10.36718/1819-4036-2023-2-88-97

Butovets E.S., Vasina E.A., Lukyanchuk L.M., Klykov A.G. Using soybean starting material in breeding process. *E3S Web of Conference*. 2023b;462:02009. DOI: 10.1051/e3sconf/202346202009

Chaika A.K., Tilba V.A., Moiseenko A.A., Vashchenko A.P. Sinegovskaya V.T., Emelyanov A.N., Kraskovskaya N.A., Gubin A.V., Nikishin V.M., Fomenko N.D., Gaiduchenko A.N., Mashchenko N.V., Chaika N.V., Kapustin Yu.S., Stupin V.M., Morokhovets V.N. (comp.). Adaptive and innovative technologies for cultivation of soybean and maize in the Russian Far East: guidelines. (Adaptivnye i progressivnye tekhnologii vozdelyvaniya soi i kukuruzy na Dalnem Vostoke: metodicheskiye rekomendatsii). Vladivostok: Dalnauka; 2009. [in Russian] (Адаптивные и прогрессивные технологии возделывания сои и кукурузы на Дальнем Востоке: методические рекомендации / сост.

А.К. Чайка, В.А. Тильба, А.А. Моисеенко, А.П. Ващенко, В.Т. Синеговская, А.Н. Емельянов, Н.А. Красковская, А.В. Губин, В.М. Никишин, Н.Д. Фоменко, А.Н. Гайдученко, Н.В. Мащенко, Н.В. Чайка, Ю.С. Капустин, В.М. Ступин, В.Н. Мороховец. Владивосток: Дальнаука; 2009).

De Oliveira Aparecido L.E., Torsoni G.B., de Moraes J.R.S.C., de Meneses K.C., Lorençone J.A., Lorençone P.A. Modeling the impact of agrometeorological variables on soybean yield in the Mato Grosso Do Sul: 2000–2019. In: *Environment, Development and Sustainability: A Multidisciplinary Approach to the Theory and Practice of Sustainable Development. Vol. 23, Issue 4*. Heidelberg: Springer Nature; 2021. p.5151-5164. DOI: 10.1007/s10668-020-00807-w

Dos Santos C.A.C., Neale C.M.U., Mekonnen M.M. Gonçalves I.Z., De Oliveira G., Ruiz-Alvarez O. et al. Trends of extreme air temperature and precipitation and their impact on corn and soybean yields in Nebraska, USA. *Theoretical and Applied Climatology*. 2022;147(3-4):1379-1399. DOI: 10.1007/s00704-021-03903-7

Dospekhov B.A. Methodology of field trial with fundamentals of statistical processing of research results (Metodika polevogo opyta s osnovami statisticheskoy obrabotki rezultatov issledovaniy). Moscow: Kniga po trebovaniyu; 2012. [in Russian] (Доспехов Б.А. Методика полевого опыта с основами статистической обработки результатов исследований. Москва: Книга по требованию; 2012).

Fokina E., Belyaeva G. Features of the new mid-season soybean variety Zolushka. In: *Fundamental and Applied Scientific Research in the Development of Agriculture in the Far East: Agricultural Innovation Systems. Vol. 1 (Lecture Notes in Networks and Systems, 353)*. Cham: Springer International; 2022. p.105-112. DOI: 10.1007/978-3-030-91402-8_13

Galichenko A.P., Fokina E.M. Meteorological effects in formation of the yield of soybean varieties bred by ARSRI of soybean. *Agrarian Bulletin of the Urals*. 2022;7(222):16-25. [in Russian] (Галиченко А.П., Фокина Е.М. Влияние метеорологических условий на формирование урожайности сортов сои селекции ВНИИ сои. *Аграрный вестник Урала*. 2022;7(222):16-25). DOI: 10.32417/1997-4868-2022-222-07-16-25

Goncharenko A.A. On adaptivity and ecological resistence of grain crop varieties. *Vestnik of the Russian Academy of Agricultural Sciences*. 2005;(6):49-53. [in Russian] (Гончаренко А.А. Об адаптивности и экологической устойчивости сортов зерновых культур. *Вестник Российской академии сельскохозяйственных наук*. 2005;(6):49-53).

Jephter B.F., Peter M., Bokosi J.M. Assessment of the agronomic productivity and protein content in 16 soybean genotypes. *African Journal of Food, Agriculture, Nutrition and Development*. 2017;17(4):12600-12613. DOI: 10.18697/ajfand.80.15995

Korsakov N.I. (ed.). Soybean: guidelines for breeding and seed production (Soya: metodicheskiye ukazaniya po selektsii i semenovodstvu). Leningrad: VIR; 1975. [in Russian] (Соя: методические указания по селекции и семеноводству / под ред. Н.И. Корсакова. Ленинград: ВИР; 1975).

Kostenkov N.M., Oznobikhin V.I. Soils and soil resources in the southern Far East and their assessment. *Eurasian Soil Science*. 2006;39(5):461-469. DOI: 10.1134/S1064229306050012

Li C., Ma C., Cui Y., Lu G., Wei F. UAV hyperspectral remote sensing estimation of soybean yield based on physiological and ecological parameter and meteorological factor in China. *Journal of the Indian Society of Remote Sensing*. 2020;49(4):873-886. DOI: 10.1007/s12524-020-01269-3

Li M., Liu Y., Wang C., Yang X., Li D., Zhang X. et al. Identification of traits contributing to high and stable yields in different soybean varieties across three Chinese latitudes. *Frontiers in Plant Science*. 2020;10:1642. DOI: 10.3389/fpls.2019.01642

Matiu M., Ankerst D.P., Menzel A. Interactions between temperature and drought in global and regional crop yield variability during 1961–2014. *PLoS One*. 2017;12(5):e0178339. DOI: 10.1371/journal.pone.0178339

Nekrasov A.Yu. Starting material for the creation of early ripening soybean varieties. *Legumes and Groat Crops.* 2018;3(27):52-57. [in Russian] (Некрасов А.Ю. Исходный материал для создания скороспелых сортов сои. *Зернобобовые и крупяные культуры*. 2018;3(27):52-57).

Rani A., Kumar V. Soybean breeding. In: *Fundamentals of Field Crop Breeding*. Singapore: Springer Nature; 2022. p.907-944. DOI: 10.1007/978-981-16-9257-4_17

Sozonova A.N., Ivanenko A.S. Evaluation of productivity and adaptability of soybean varieties in the forest-steppe of the Tyumen region. *Perm Agrarian Journal*. 2019;1(25):75-80. [in Russian] (Созонова А.Н., Иваненко А.С. Оценка сортов сои по урожайности и параметрам адаптивности в лесостепи Тюменской области. *Пермский аграрный вестник*. 2019;1(25):75-80).

Tsekhmeistruk M., Pankova O., Kolomatska V. Kobyzieva L., Artiomov M., Sirovitskiy K. Influence of weather and climatic conditions on soybean yield. *Ukrainian Journal of Ecology*. 2021;11(4):11-17. DOI: 10.15421/2021_193

Watson C.A., Reckling M., Preissel S., Bachinger J., Bergkvist G., Kuhlman T. et al. Grain legume production and use in European agricultural systems. *Advances in Agronomy.* 2017;144:235-303. DOI: 10.1016/bs.agron.2017.03.003

Yusova O.A., Nikolaev P.N., Vasiukevich V.S., Aniskov N.I., Safonova I.V. Spring grain quality of Omsk oat varieties in the extreme environmental conditions. *Bulletin of NSAU (Novosibirsk State Agrarian University)*. 2020;2(55):84-96. [in Russian] (Юсова О.А., Николаев П.Н., Васюкевич В.С., Аниськов Н.И., Сафонова И.В. Уровень качества зерна омских сортов овса ярового в контрастных экологических условиях. *Вестник НГАУ (Новосибирский государственный аграрный университет)*. 2020;2(55):84-96). DOI: 10.31677/2072-6724-2020-55-2-84-96

Yuzbashkandi S.S., Khalilian S. On projecting climate change impacts on soybean yield in Iran: an econometric approach. *Environmental Processes*. 2020;7(6):73-87. DOI: 10.1007/s40710-019-00400-y

Zaitsev N.I., Revenko V.Yu., Ustarkhanova E.G. Influence of weather factors on the productivity of perspective soybean lines in the unstable moisture zone. *Oil Crops*. 2020;2(182):62-69. [in Russian] (Зайцев Н.И., Ревенко В.Ю., Устарханова Э.Г. Влияние погодных факторов на продуктивность перспективных линий сои в зоне неустойчивого увлажнения. *Масличные культуры*. 2020;2(182):62-69). DOI: 10.25230/2412-608X-2020-2-182-62-69

Zhivotkov L.A., Morozova Z.A., Sekatueva L.I. Methods of detecting potential productivity and adaptability in cultivars and breeding forms of winter wheat according to their 'yield' indicator (Metodika vyyavleniya potentsialnoy produktivnosti i adaptivnosti sortov i selektsionnykh form ozimoy pshenitsy po pokazatelyu "urozhaynosti"). *Selektsiya i semenovodstvo = Plant Breeding and Seed Production*. 1994;(2):3-6. [in Russian] (Животков Л.А., Морозова З.А., Секатуева Л.И. Методика выявления потенциальной продуктивности и адаптивности сортов и селекционных форм озимой пшеницы по показателю «урожайности». *Селекция и семеноводство*. 1994;(2):3-6).

Zykin V.A., Belan I.A., Yusov V.S., Kiraev R.S., Chanyshev I.O. Environmental plasticity of agricultural plants (methods and assessment) (Ekologicheskaya plastichnost selsko-khozyaystvennykh rasteniy [metodika i otsenka]). Ufa; 2011. [in Russian] (Зыкин В.А., Белан И.А., Юсов В.С., Кираев Р.С., Чанышев И.О. Экологическая пластичность сельскохозяйственных растений (методика и оценка). Уфа; 2011).

Информация об авторах

Екатерина Сергеевна Бутовец, кандидат сельскохозяйственных наук, ведущий научный сотрудник, и. о. заведующего лабораторией, Федеральный научный центр агробиотехнологий Дальнего Востока им. А.К. Чайки, 692539 Россия, Уссурийск, пос. Тимирязевский, ул. Воложенина, 30, otdelsoy@mail.ru, https://orcid.org/0000-0002-2879-3570

Лукьянчук Людмила Михайловна, научный сотрудник, Федеральный научный центр агробиотехнологий Дальнего Востока им. А.К. Чайки, 692539 Россия, Уссурийск, пос. Тимирязевский, ул. Воложенина, 30, otdelsoy@mail.ru, https://orcid.org/0000-0001-7584-4652

Information about the authors

Ekaterina S. Butovets, 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 Settlem., Ussuriysk 692539, Russia, otdelsoy@mail.ru, https://orcid.org/0000-0002-2879-3570

Lyudmila M. Lukyanchuk, Researcher, Federal Scientific Center of Agricultural Biotechnology of the Far East named after A.K. Chaika, 30 Volozhenina St., Timiryazevsky Settlem., Ussuriysk 692539, Russia, otdelsoy@mail.ru, https://orcid.org/0000-0001-7584-4652

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 06.02.2024; одобрена после рецензирования 17.10.2024; принята к публикации 03.12.2024.
The article was submitted on 06.02.2024; approved after reviewing on 17.10.2024; accepted for publication on 03.12.2024.

ИЗУЧЕНИЕ И ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ГЕНЕТИЧЕСКИХ РЕСУРСОВ РАСТЕНИЙ

Краткое сообщение
УДК 577.355.4:630(045)
DOI: 10.30901/2227-8834-2024-4-59-67

CC BY

Влияние норм высева семян пропашных сельскохозяйственных культур на квантовый выход фотосинтеза

К. С. Панченко, Н. В. Овчарова, Л. В. Соколова, М. М. Силантьева

Алтайский государственный университет, Барнаул, Россия

Автор, ответственный за переписку: Ксения Сергеевна Панченко, kseniya.potapova.00@yandex.ru

Актуальность. Фотосинтез является одним из важнейших физиологических процессов растений, который напрямую влияет на продуктивность агроценозов. Создание условий для максимального поглощения и преобразования солнечной энергии сельскохозяйственными культурами может являться средством повышения урожайности. Исследование направлено на изучение продукционных процессов и стрессоустойчивости некоторых видов культурных растений с целью оптимизации технологии их возделывания.
Материалы и методы. Работа выполнялась в степной и лесостепной зоне Алтайского края. Схема опыта предусматривала изучение показателя квантового выхода фотосинтеза в качестве метода оценки различных норм высева в посевах подсолнечника на семена ('Пионер ЛЕ 10') и кукурузы, выращиваемой на силос ('Клифтон'). Для подсолнечника она составляла 35 тыс. шт./га, 45 тыс. шт./га, 55 тыс. шт./га; для кукурузы – 40 тыс. шт./га, 50 тыс. шт./га, 60 тыс. шт./га. Состояние фотосинтетического аппарата растений оценивалось с помощью флуориметра JUNIOR-PAM (Walz, Германия) в основные фазы развития.
Результаты. Квантовый выход фотосинтеза за вегетационный период в посевах подсолнечника в зависимости от нормы высева был самым высоким во время цветения и созревания урожая (до 0,81 отн. ед.). Наибольшие значения квантового выхода фотосинтеза на поле кукурузы зарегистрированы в фазу 2-го листа и 6–8 листьев (0,63 и 0,64 отн. ед. соответственно).
Заключение. Наиболее эффективное развитие растений подсолнечника, характеризующееся высоким квантовым выходом фотосинтеза и высокой продуктивностью, проходило при норме высева семян 45 тыс. шт./га. Самый высокий сбор кукурузы на силос (15,6 ц/га) отмечен в благоприятных для этого условиях в варианте с нормой высева 50 тыс. шт./га. Коэффициент корреляции между квантовым выходом фотосинтеза и урожайностью культур составил 0,7–0,8, что подтверждает зависимость между признаками и позволяет определить оптимальную структуру посева.

Ключевые слова: флуориметрия, урожайность, подсолнечник, кукуруза, продуктивность

Благодарности: работа выполнена за счет средств федерального бюджета в рамках государственного задания Минсельхоза России (номер госрегистрации темы – 1023032000002-5-4.1.1); программы развития Алтайского государственного университета «Приоритет–2030».
Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы.

Для цитирования: Панченко К.С., Овчарова Н.В., Соколова Л.В., Силантьева М.М. Влияние норм высева семян некоторых сельскохозяйственных культур на квантовый выход фотосинтеза. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2024;185(4):59-67. DOI: 10.30901/2227-8834-2024-4-59-67

© Панченко К.С., Овчарова Н.В., Соколова Л.В., Силантьева М.М., 2024

STUDYING AND UTILIZATION OF PLANT GENETIC RESOURCES

Brief report
DOI: 10.30901/2227-8834-2024-4-59-67

Influence of seeding rates on the quantum yield of photosynthesis for some field crops

Kseniya S. Panchenko, Natalia V. Ovcharova, Liudmila V. Sokolova, Marina M. Silantyeva

Altai State University, Barnaul, Russia

Corresponding author: Kseniya S. Panchenko, kseniya.potapova.00@yandex.ru

Background. Photosynthesis is one of the most important physiological processes in plants, affecting the productivity of agrocenoses. Creating conditions for crops to absorb and convert solar energy as effectively as possible can be a means of increasing their yields. The objective was to study the production processes and stress resistance of some crop species in order to optimize their cultivation technology.
Materials and methods. The work was carried out in the steppe and forest-steppe zone of Altai Territory. The scheme of the experiment was conducive to studying the quantum yield of photosynthesis as a method for assessing various seeding rates in the fields of sunflower grown for seeds ('Pioneer LE 10') and maize grown for silage ('Clifton'). For sunflower, the rates were 35,000, 45,000, and 55,000 seeds/ha; for maize, 40,000, 50,000, and 60,000 seeds/ha. The state of the photosynthetic apparatus in plants was analyzed using the JUNIOR-PAM fluorometer (Walz, Germany) in the main phases of plant development.
Results. The quantum yield of photosynthesis over the growing season of sunflower, depending on the seeding rate, was the highest during flowering and ripening (up to 0.81 relative units). The highest values of the quantum yield of photosynthesis for maize were recorded in the phases of the 2nd leaf and 6–8 leaves (0.63 and 0.64 relative units, respectively).
Conclusion. The most effective development of sunflower plants, characterized by a high quantum yield of photosynthesis and high productivity, was observed at the seeding rate of 45,000 seeds/ha. The highest maize harvest for silage (1.56 t/ha) was registered under conditions favorable for this indicator at the rate of 50,000 seeds/ha. The correlation coefficient between the quantum yield of photosynthesis and crop yield was 0.7–0.8, which confirmed the dependence between those indicators and made it possible to determine the optimal sowing structure.

Keywords: fluorometry, yield, sunflower, maize, productivity

Acknowledgements: the research was funded from the federal budget within the framework of the state task assigned by the Ministry of Agriculture of the Russian Federation (State Registration No. of the topic is 1023032000002-5-4.1.1), and the *Priority–2030* development program of Altai State University.
The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work.

For citation: Panchenko K.S., Ovcharova N.V., Sokolova L.V., Silantyeva M.M. Influence of seeding rates on the quantum yield of photosynthesis for some field crops. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2024;185(4):59-67. DOI: 10.30901/2227-8834-2024-4-59-67

Введение

Фотосинтез является основным физиологическим процессом, определяющим продуктивность агроценоза. В результате фотосинтеза образуется до 90% сухого вещества растений, поэтому любой агротехнический прием должен быть направлен на увеличение оптимальной площади листьев, улучшение освещенности листового аппарата и повышение продолжительности его фотосинтетической активности (Nichiporovich et al., 1969; Zemlyanskaya, Sinegovskaya, 2005). Необходимо создавать условия для максимального поглощения и преобразования солнечной энергии культурами, так как это может являться средством повышения урожайности (Conley, Santini, 2006; Chepelev, Mikhailova, 2020). Для изучения качества работы фотосинтетического аппарата растений важным показателем является потенциальный квантовый выход фотосистемы (ФС) II (Schreiber, 2004). Квантовый выход фотосинтеза иначе определяется как измерение отношения вариабельной флуоресценции (Fv) к максимальной флуоресценции (Fm) и является одним из главных показателей функционального состояния фотосинтетической системы растений. Понижение соотношения Fv/Fm обусловлено ингибированием ФС II и уменьшением доли реакционных центров ФС II, неспособных к восстановлению Q_B (Lysenko et al., 2013). Кроме того, чувствительность Fv/Fm к ингибированию световой фазы фотосинтеза делает этот показатель эффективным средством мониторинга стрессорных воздействий окружающей среды на растение (Kupriyanov, 2017; Mamedova, 2020). Количество энергии, усваиваемое светособирающими пигментами, влияет на первичные фотосинтетические процессы, от которых и зависят рост, развитие и продуктивность культур. Измерение параметров флуоресценции хлорофилла позволяет оценить степени использования энергии света ФС II. Для оценки оптимальной структуры посевов, при которой повышаются эффективность использования поглощенной энергии света и продуктивность, необходимо использовать современные методы исследований (Nainanayake, 2007; Mamonov et al., 2013).

Цель исследования – установление показателя квантового выхода фотосинтеза некоторых пропашных сельскохозяйственных культур в качестве метода оценки различных норм высева семян. Была сформулирована гипотеза: существует некая средняя норма высева, задающая оптимальную структуру посевам. При ней продукционные процессы фотосинтеза протекают наиболее эффективно и при исключении такого агротехнического фактора, как внесение удобрений.

Материалы и методы

Исследования по дифференцированному посеву в Алейском районе Алтайского края (ООО «Золотая Осень») проводились в течение вегетационных периодов 2022–2023 гг. Хозяйство расположено в Приалейской почвенно-климатической зоне в степной части Алтайского края (Khalin et al., 2018). В 2022 г. выполнили комплексный мониторинг более 60 полей хозяйства. По результатам обработки данных дистанционного зондирования произвели расчет площадей полей, оценку водного стресса, эрозионной опасности и продуктивности агроценозов по данным Sentinel 2 и Terra Modis. Работа выполнена в рамках проекта «Разработка и внедрение инновационных технологий степного землепользования для сохранения, восстановления и эффективного использования ландшафтно-биологического разнообразия степных сельхозугодий» (Pestunov et al., 2023; Ovcharova et al., 2023a).

Следующим этапом этого проекта в 2023 г. являлась первичная оценка продуктивности маржинальных культур наиболее современными и альтернативными методами при различных нормах высева семян. В рамках производственных задач хозяйства объектом исследования стали сорта подсолнечника на семена (‘Пионер ЛЕ 10’) и кукурузы, выращиваемой на силос (‘Клифтон’).

Предшественники возделываемых культур – овес и яровая пшеница соответственно. Удобрения на полях не вносились. В период вегетации проводили междурядную обработку культиватором КРМ-6 и химическую обработку. Поле подсолнечника обработано баковой смесью: трибенурон-метил (50 г/га) + клетодим (250 г/га) + галоксифоп (250 г/га) + альфа-циперметрин (50 г/га) и инсектицидом альфа-циперметрином (50 г/га), поле кукурузы – препаратами «Никосульфорон» (80 г/га) + «Флорасулам» (200 г/га).

Схема опыта предусматривала оценку продуктивности культур при различных нормах высева семян. Для подсолнечника нормы высева составляли 35 тыс. шт./га, 45 тыс. шт./га, 55 тыс. шт./га; для кукурузы – 40 тыс. шт./га, 50 тыс. шт./га, 60 тыс. шт./га. Учетная площадь делянки – 25 м^2, повторность трехкратная.

Состояние фотосинтетического аппарата культур (показатель – квантовый выход фотосинтеза) фиксировали с помощью флуориметра JUNIOR-PAM (Walz, Германия) в основные фазы их развития (рис. 1).

Уборку осуществляли комбайном RSM F 2550. Статистическую обработку данных выполняли методом дис-



Рис. 1. Измерение квантового выхода фотосинтеза в посевах подсолнечника и кукурузы
Fig. 1. Measuring the quantum yield of photosynthesis in sunflower and maize plantings

персионного и корреляционного анализа по Б. А. Доспехову (Dospekhov, 2011).

Для вегетационного периода 2023 г. были характерны переменный температурный режим и крайние значения влагообеспеченности в отдельные периоды развития сельскохозяйственных культур. Среднемесячная температура воздуха в мае соответствовала среднемноголетним значениям (+12,8°С). Погода в первой половине лета была жаркой и сухой. Температура воздуха в это время была выше приблизительно на +1,2…+2,0°С, чем средние данные по годам. Осадков за период с мая по июнь выпало в два раза меньше нормы, и гидротермический коэффициент (ГТК, по Г. Т. Селянинову) достиг критической для края отметки 0,3. Последняя декада июля и август характеризовалась повышенным количеством осадков, которые превысили среднемноголетние значения в четыре раза (ГТК = 2,8). Отклонение от среднемноголетней температуры воздуха составило +1,1…+1,2°С (рис. 2).

Перед началом весенне-полевых работ отобраны почвенные пробы на глубине 0–20 см для проведения агрохимического анализа и переданы в лабораторию Центра агрохимической службы «Алтайский». Как известно, основным источником азотного питания сельскохозяйственных культур является нитратный азот. Его содержание на полях подсолнечника и кукурузы было крайне низким – менее 3,0 мг/кг (табл. 1).

При этом массовая доля подвижных соединений фосфора на поле подсолнечника была в 2,5 раза выше, чем на поле кукурузы. Данный показатель, вероятно, связан с особенностями материнских пород и предшествующим использованием агротехнических приемов (внесение удобрений), которые привели к накоплению элемента в почве. Большое содержание запасов подвижного фосфора характерно для образовавшихся на осадочных породах морского происхождения черноземов. Содержание подвижных соединений калия на полях куку-

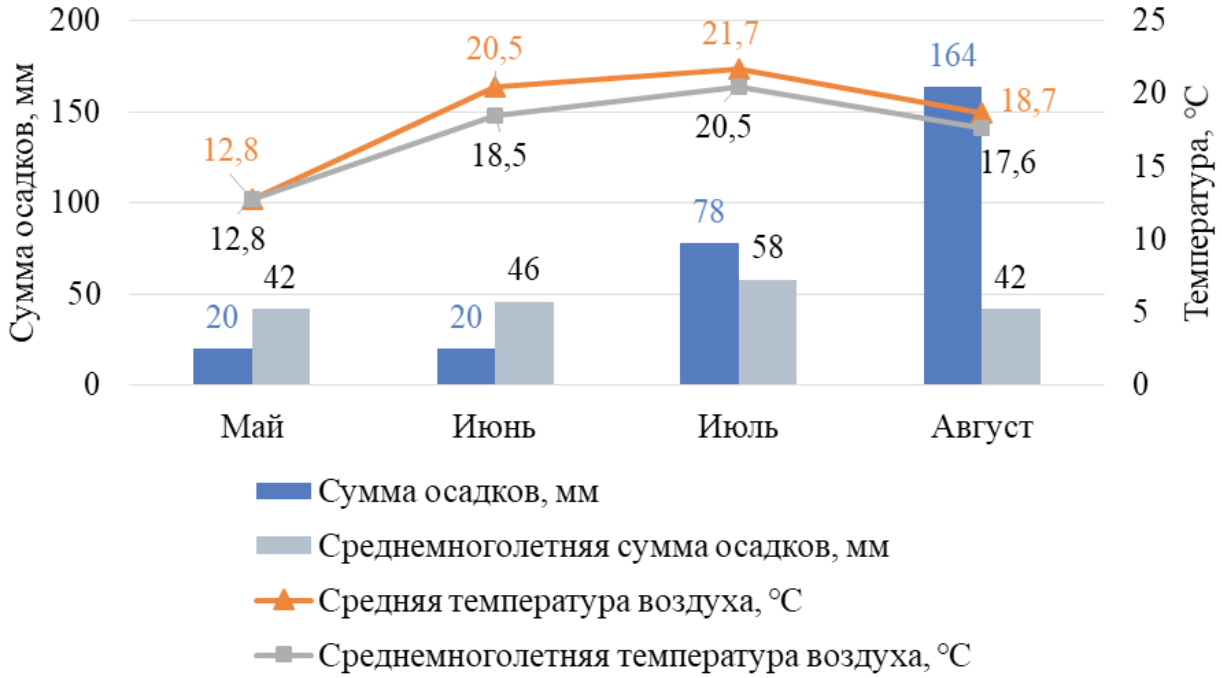


Рис. 2. Гидрометеорологические условия г. Алейска за период с мая по август 2023 г.

Fig. 2. Hydrometeorological conditions in the town of Aleysk from May through August, 2023

Таблица 1. Агрохимическая характеристика почвенных проб, отобранных на полях подсолнечника и кукурузы в 2023 году в Приалейской почвенно-климатической зоне степной части Алтайского края

Table 1. Agrochemical characteristics of soil samples taken in 2023 from sunflower and maize fields in the Aleysk soil and climate zone of the steppe of Altai Territory

	Горизонт (слой) почвы, см	Содержание нитратного азота, мг/кг	Содержание P_2O_5, мг/кг	Содержание K_2O, мг/кг	Гумус, %	Кислотность почвы, pH	Массовое отношение влаги в почве, %
Подсолнечник	0–10	3,0	150,4	161,7	3,1	5,2	23,1
	10–20	1,9	155,8	101,3	3,9	–	–
Кукуруза	0–10	2,2	64,8	154,3	3,4	5,6	22,5
	10–20	2,7	62,4	101,3	3,1	–	–

рузы и подсолнечника схоже и определяется как повышенное (Ovcharova et al., 2023b).

Почва на поле подсолнечника характеризуется как слабокислая (pH = 5,2). Почва на поле кукурузы имеет оптимальные параметры кислотности (pH = 5,6) для возделывания культуры в условиях исследуемой зоны. Массовое отношение влаги в первой декаде мая 2023 г. мало отличалось по вариантам и составляло 22,5–23,1%.

Результаты и обсуждение

В 2023 г. оценивали продукционные процессы и стрессоустойчивость сортов: подсолнечника на семена ('Пионер ЛЕ 10') и кукурузы, выращиваемой на силос ('Клифтон'), с целью оптимизации агротехники их возделывания. За время вегетационного периода 2023 г., независимо от нормы высева семян, наибольший квантовый выход у растений подсолнечника наблюдался в период цветения и созревания. Так, например, величина квантового выхода фотосинтеза в фазе созревания варьировала с 0,79 до 0,81 отн. ед., что свидетельствует о высокой фотосинтетической активности культуры в этот период времени. Общее снижение качества фотосинтеза наблюдалось в период бутонизации; это связано с метеорологическими условиями (рис. 3).

При норме высева семян 45 тыс. шт./га наблюдается наиболее эффективное развитие культуры. Несмотря на критические погодные условия, в фазы бутонизации и цветения отмечались высокие значения квантового выхода фотосинтеза по сравнению с другими вариантами за тот же период. Повышение густоты стояния посевов привело к сохранению влаги в почве. На начальных этапах развития культуры и в фазу созревания изменение нормы высева не повлияло на исследуемый показатель, различия в значениях находились в пределах ошибки опыта (табл. 2).

После уборки комбайном урожайность при норме высева семян 45 тыс. шт./га составила 15,6 ц/га. При норме высева 35 тыс. шт./га урожайность подсолнечника равнялась 14,8 ц/га. При норме высева 55 тыс. шт./га – 15,3 ц/га. Коэффициент корреляции между квантовым выходом фотосинтеза и урожайностью подсолнечника составил 0,7, то есть изменение изучаемого показателя закономерно приводит к прямому изменению продуктивности культуры. Таким образом, в варианте с самой высокой урожайностью при норме высева семян 45 тыс. шт./га в течение всего вегетационного периода наблюдались наибольшие показатели квантового выхода фотосинтеза. Это демонстрирует зависимость продуктивности культуры от фотосинтетической активности и определяет данную норму высева как наиболее оптимальную.

Наибольшие значения квантового выхода фотосинтеза у растений кукурузы зарегистрированы в фазу 2-го листа и фазу 6–8 листьев (0,63 и 0,64 отн. ед. соответственно) при норме высева семян 50 тыс. шт./га (табл. 3). В фазе 3–6 листьев наблюдается резкое снижение фотосинтетической активности культуры; это, вероятно, связано с двумя факторами. Во-первых, повлияли погодные условия – сухость и высокие температуры воздуха. Во-вторых, обработка посева гербицидами, которая негативно сказалась не только на сорных растениях, но и самой культуре (рис. 4). Наибольший квантовый выход фотосинтеза составил 0,64 отн. ед. в фазе 6–8 листьев.

Наибольшая урожайность посевов кукурузы получена при норме высева семян 50 тыс. шт./га – 63 ц/га. Разница урожайности в данном варианте при сравнении

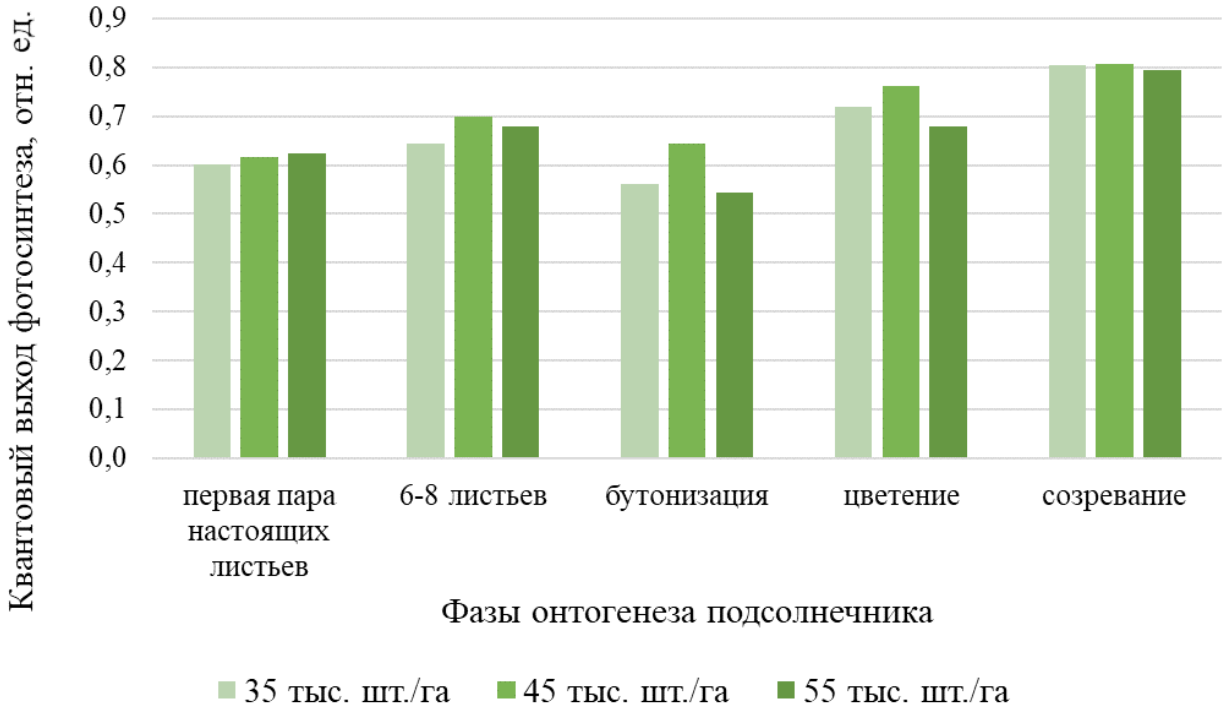


Рис. 3. Квантовый выход фотосинтеза в посевах подсолнечника на разных стадиях развития при дифференциации по норме высева семян в 2023 г. в Приалейской почвенно-климатической зоне степной части Алтайского края

Fig. 3. Quantum yield of photosynthesis in sunflower plantings at various stages of crop development when differentiated by the seeding rates in 2023 in the Aleysk soil and climate zone of the steppe of Altai Territory

Таблица 2. **Квантовый выход фотосинтеза и урожайность подсолнечника в 2023 г. в Приалейской почвенно-климатической зоне степной части Алтайского края**

Table 2. **Quantum yield of photosynthesis and crop yield of sunflower in 2023 in the Aleysk soil and climate zone of the steppe of Altai Territory**

Норма высева семян, тыс. шт./га	Фазы онтогенеза					Среднее значение по всем фазам онтогенеза	Урожайность, ц/га
	первая пара настоящих листьев	6–8 листьев	бутонизация	цветение	созревание		
35	0,60	0,65	0,56	0,72	0,80	0,67	14,8
45	0,62	0,70	0,64	0,76	0,81	0,71	15,6
55	0,62	0,68	0,54	0,68	0,79	0,66	15,3
Статистические характеристики							
ẋ	0,61	0,68	0,58	0,72	0,80	0,68	15,23
σ	0,07	0,04	0,05	0,06	0,01	0,05	0,40
Cv	10,70	6,30	8,60	8,20	1,00	6,96	2,65
SDx	0,04	0,02	0,03	0,03	0,01	0,03	0,23

Примечание: ẋ – среднее; σ – стандартное отклонение; Cv – коэффициент вариации, %; SDx – стандартная ошибка опыта

Note: ẋ – mean; σ – standard deviation; Cv – coefficient of variation, %; SDx – standard error of the experiment

Таблица 3. **Квантовый выход фотосинтеза и урожайность кукурузы в 2023 г. в Приалейской почвенно-климатической зоне степной части Алтайского края**

Table 3. **Quantum yield of photosynthesis and crop yield of maize in 2023 in the Aleysk soil and climate zone of the steppe of Altai Territory**

Норма высева семян, тыс. шт./га	Фазы онтогенеза					Среднее значение по всем фазам онтогенеза	Урожайность, ц/га
	2-й лист	3–6 листьев	6–8 листьев	цветение	спелость		
40	0,55	0,41	0,57	0,53	0,56	0,52	58
50	0,63	0,49	0,64	0,55	0,62	0,59	63
60	0,46	0,37	0,52	0,43	0,57	0,47	59
Статистические характеристики							
ẋ	0,55	0,42	0,58	0,51	0,59	0,53	60
σ	0,14	0,15	0,10	0,16	0,06	0,12	2,65
Cv	26,20	34,40	17,20	30,40	9,90	23,62	4,41
SDx	0,08	0,09	0,06	0,09	0,03	0,07	1,53

Примечание: ẋ – среднее; σ – стандартное отклонение; Cv – коэффициент вариации, %; SDx – стандартная ошибка опыта

Note: ẋ – mean; σ – standard deviation; Cv – coefficient of variation, %; SDx – standard error of the experiment

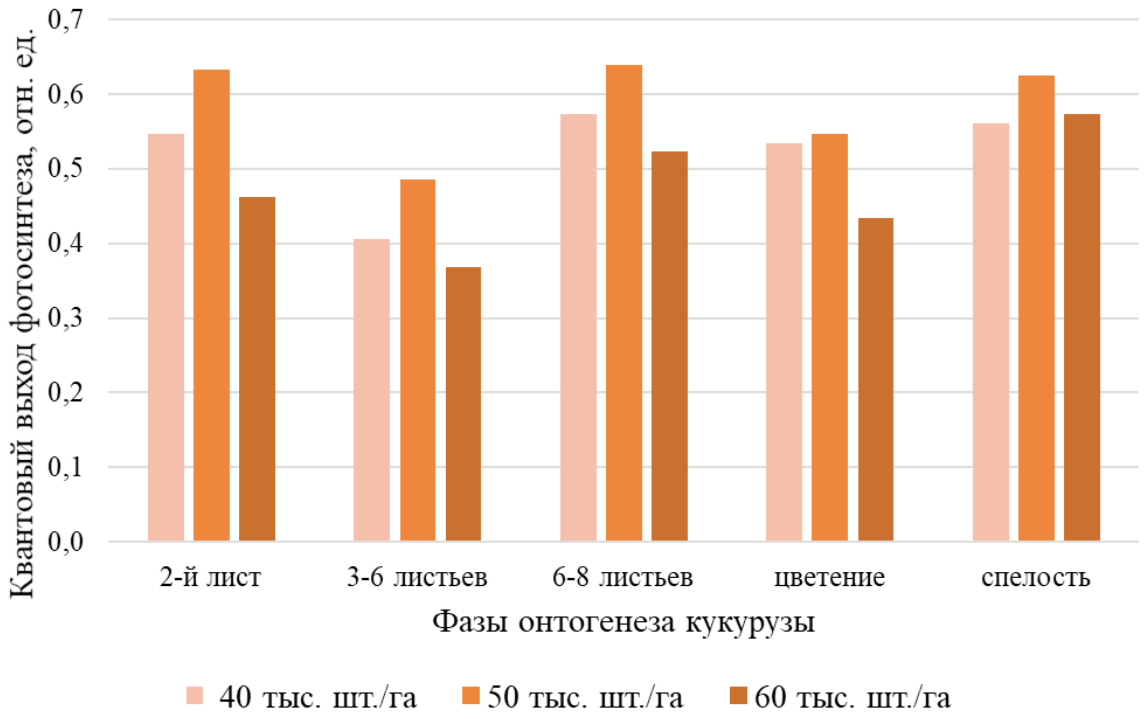


Рис. 4. Квантовый выход фотосинтеза в посевах кукурузы на разных стадиях развития при дифференциации по норме высева семян в 2023 г. в Приалейской почвенно-климатической зоне степной части Алтайского края

Fig. 4. Quantum yield of photosynthesis in maize plantings at various stages of crop development when differentiated by the seeding rates in 2023 in the Aleysk soil and climate zone of the steppe of Altai Territory

с другими составила 4–5 ц/га (при норме 40 тыс. шт./га – 58 ц/га, при норме высева 60 тыс. шт./га – 59 ц/га). Процесс фотосинтеза эффективнее всего проходил при норме высева семян 50 тыс. шт./га.

Коэффициент корреляции между квантовым выходом фотосинтеза и урожайностью культуры составляет 0,8, что показывает сильную зависимость между признаками. Таким образом, более эффективное использование солнечного света напрямую влияет на продукционные процессы и накопление массы сухого вещества в семени и ведет к повышению урожайности. В посевах кукурузы с нормой высева 50 тыс. шт./га формируется наиболее оптимальная густота стояния растений, при которой фотосинтетический потенциал может быть полнее реализован.

Заключение

В посевах подсолнечника при норме высева семян 45 тыс. шт./га у растений наблюдалась высокая активность работы фотосинтетического аппарата при наибольшем значении квантового выхода фотосинтеза, особенно в фазах цветения и созревания. Данная норма высева задала оптимальную структуру посева, прежде всего густоту стояния растений, что обеспечило протекание продукционных процессов на высоком уровне, несмотря на исключение такого агротехнического фактора, как внесение удобрений. Эта норма высева является экономически целесообразной.

Подобные результаты, полученные для посевов кукурузы, также подтверждают связь высоких значений фотосинтетической активности с урожайностью. Наиболее оптимальная структура посева кукурузы, дающая большую листовую поверхность в условиях степной зоны, образуется при норме высева 50 тыс. шт./га.

References / Литература

Chepelev G.P., Mikhailova M.P. Influence of crop structure and seeding rate on the yield formation of soybean Kitrossa. *Zemledelie = Crop Farming*. 2020;(4):22-25. [in Russian] (Чепелев Г.П., Михайлова М.П. Влияние структуры посева и нормы высева семян на формирование урожайности сои сорта Китросса. *Земледелие*. 2020;(4):22-25). DOI: 10.24411/0044-3913-2020-10406

Conley S.P., Santini J.B. Crop management practices in Indiana soybean production systems. In: *Integrated Crop Management Conference*. Ames, IA: Iowa State University; 2006. p.27-37.

Dospekhov B.A. Methodology of field trial (with fundamentals of statistical processing of research results) (Metodika polevogo opyta [s osnovami statisticheskoy obrabotki rezultatov issledovaniy]). 6th ed. Moscow: Alyans; 2011. [in Russian] (Доспехов Б.А. Методика полевого опыта (с основами статистической обработки результатов исследований). 6-е изд. Москва: Альянс; 2011).

Khalin N.S., Nazarova I.V., Simakova S.A., Dymova L.V., Marinenko E.A. (comp.). Monitoring soil fertility in agricultural lands of Altai Territory. Handbook (Monitoring plodorodiya pochv zemel selskokhozyaystvennogo naznacheniya Altayskogo kraya. Spravochnik). Barnaul: Paragraf; 2018. [in Russian] (Мониторинг плодородия почв земель сельскохозяйственного назначения Алтайского края. Справочник / сост. Н.С. Халин, И.В. Назарова, С.А. Симакова, Л.В. Дымова, Е.А. Мариненко. Барнаул: Параграф; 2018). URL: http://agrohim22.ru/images/stories/agrohim_sprav_2019.pdf [дата обращения: 26.03.2024].

Kupriyanov A.N. (ed.). Environmental monitoring in coal mining areas (Ekologicheskiy monitoring v rayonakh ugle-

dobychi). Novosibirsk: Geo; 2017. [in Russian] (Экологический мониторинг в районах угледобычи / под ред. А.Н. Куприянова. Новосибирск: Гео; 2017). URL: http://kuzbs.ru/images/stories/pdf/izdania/ekologicheskiy_monitoring.pdf [дата обращения: 27.03.2024].

Lysenko V.S., Varduni T.V., Soier V.G., Krasnov V.P. Plant chlorophyll fluorescence as an environmental stress characteristic: a theoretical basis of the method application. *Fundamental Research*. 2013;(4-1):112-120. [in Russian] (Лысенко В.С., Вардуни Т.В., Сойер В.Г., Краснов В.П. Флуоресценция хлорофилла растений как показатель экологического стресса: теоретические основы применения метода. *Фундаментальные исследования*. 2013;(4-1):112-120).

Mamedova R.N. Investigation of chlorophyll fluorescence parameters and fluctuating asymmetry of leaves of woody plant – *Quercus castanefolia* C.A. Mey. in the city of Baku, Azerbaijan. *Izvestiya of Saratov University. Chemistry. Biology. Ecology*. 2020;20(2):207-211. [in Russian] (Мамедова Р.Н. Исследование параметров флуоресценции хлорофилла и флуктуирующей асимметрии листьев древесного растения – *Quercus castanefolia* C.A. Mey. в условиях города Баку, Азербайджан. *Известия Саратовского университета. Новая серия. Серия Химия. Биология. Экология*. 2020;20(2):207-211). DOI: 10.18500/1816-9775-2020-20-2-207-211

Mamonov S.N., Sinegovskaya V.T., Rafalskiy S.V. Quantum yield of photosynthesis and spring wheat yielding capacity with various seeding rates. *Bulletin of Altai State Agricultural University*. 2013;1(99):15-17. [in Russian] (Мамонов С.Н., Синеговская В.Т., Рафальский С.В. Квантовый выход фотосинтеза и урожайность яровой пшеницы при разных нормах высева семян. *Вестник Алтайского государственного аграрного университета*. 2013;1(99):15-17).

Nichiporovich A.A., Kuzmin Z.E., Polozova L.Ya. Guidelines for recording and monitoring the most important indicators of photosynthetic activity processes in cultivated plants (Metodicheskiye ukazaniya po uchetu i kontrolyu vazhneyshikh pokazateley protsessov fotosinteticheskoy deyatelnosti rasteniy v posevakh). Moscow: VASKhNIL; 1969. [in Russian] (Ничипорович А.А., Кузьмин З.Е., Полозова Л.Я. Методические указания по учету и контролю важнейших показателей процессов фотосинтетической деятельности растений в посевах. Москва: ВАСХНИЛ; 1969).

Ninanayake A.D. Use of chlorophyll fluorescence parameters to assess drought tolerance of coconut varieties. *Cocos*. 2007;18:77-105. DOI: 10.4038/cocos.v18i0.991

Ovcharova N.V., Silanteva M.M., Belyaev V.I., Gulyanov Yu.A., Sokolova L.V., Plutalova T.G. et al. Application of methods and approaches of farming biologization for evaluation of soil fertility and potential yield under the conditions of steppe and forest-steppe zones of the Altai Region. *Bulletin of Altai State Agricultural University*. 2023a;9(227):5-13. [in Russian] (Овчарова Н.В., Силантьева М.М., Беляев В.И., Гулянов Ю.А., Соколова Л.В., Плуталова Т.Г. и др. Применение методов и подходов биологизации земледелия для оценки плодородия почвы и потенциальной урожайности в условиях степной и лесостепной зон Алтайского края. *Вестник Алтайского государственного аграрного университета*. 2023a;9(227):5-13). DOI: 10.53083/1996-4277-2023-227-9-5-13

Ovcharova N.V., Silantieva M.M., Belyaev V.I., Gulyanov Yu.A., Sokolova L.V., Plutalova T.G. et al. Identification of fertility zones and assessment of potential crop yield based on biological farming approaches. *Acta Biologica Sibirica*. 2023b;9:1083-1107. DOI: 10.5281/zenodo.10255212

Pestunov I.A., Ovcharova N.V., Kalashnikov R.A., Belyaev V.I., Radchikov A.N., Rogoznaya A.O. Evaluation of sunflower field germination and detection of weeds by ultra-high-resolution RGB images using deep learning for different agricultural techniques (classical flat-cutting processing and "no-till" system). In: *Spatial Data Processing in the Tasks of Monitoring Natural and Anthropogenic Processes (SDM-2023): Proceedings of the All-Russian Conference with International Participation (August 22–25, 2023, Berdsk) (Obrabotka prostranstvennykh dannykh v zadachakh monitoringa prirodnykh i antropogennykh protsessov [SDM-2023]: Sbornik trudov vserossiyskoy konferentsii s mezhdunarodnym uchastiyem [22–25 avgusta 2023 g., g. Berdsk])*. Novosibirsk: Federal Research Center for Information and Computational Technologies; 2023. p.327-335. [in Russian] (Пестунов И.А., Овчарова Н.В., Калашников Р.А., Беляев В.И., Радчиков А.Н., Рогозная А.О. Оценка полевой всхожести подсолнечника и обнаружение сорняков по RGB-изображениям сверхвысокого разрешения с использованием глубокого обучения для разных агротехник (классическая плоскорезная обработка и система «No-Till»). В кн.: *Обработка пространственных данных в задачах мониторинга природных и антропогенных процессов (SDM-2023): Сборник трудов всероссийской конференции с международным участием (22–25 августа 2023 г., г. Бердск)*. Новосибирск: Федеральный исследовательский центр информационных и вычислительных технологий; 2023. С.327-335). DOI: 10.25743/sdm.2023.68.44.055

Schreiber U. Pulse-amplitude-modulation (PAM) fluorometry and saturation pulse method: an overview. In: G.C. Papageorgiou, Govindjee (eds). *Chlorophyll a Fluorescence. Advances in Photosynthesis and Respiration. Vol. 19*. Dordrecht: Springer; 2004. p.279-319. DOI: 10.1007/978-1-4020-3218-9_11

Zemlyanskaya Yu.E., Sinegovskaya V.T. Plantings of new cultivars and varietal samples of soybean as photosynthetic systems (Posevy novykh sortov i sortoobraztsov soi kak fotosinteziruyushchiye sistemy). In: *Ways of Reproducing Soil Fertility and Increasing Crop Yields in the Amur Region: a Collection of Scientific Papers. Issue 10 (Puti vosproizvodstva plodorodiya pochv i povysheniya urozhaynosti selskokhozyaystvennykh kultur v Priamurye: sbornik nauchnykh trudov. Vypusk 10)*. Blagoveshchensk: Far Eastern State Agrarian University; 2005. p.132-127. [in Russian] (Землянская Ю.Е., Синеговская В.Т. Посевы новых сортов и сортообразцов сои как фотосинтезирующие системы. В кн.: *Пути воспроизводства плодородия почв и повышения урожайности сельскохозяйственных культур в Приамурье: сборник научных трудов. Выпуск 10.* Благовещенск: Дальневосточный государственный аграрный университет; 2005. С.132-137).

Информация об авторах

Ксения Сергеевна Панченко, преподаватель, аспирант, Алтайский государственный университет, 656049 Россия, Барнаул, пр. Ленина, 61, kseniya.potapova.00@yandex.ru, https://orcid.org/0009-0006-4584-0048

Наталья Владимировна Овчарова, кандидат биологических наук, доцент, Алтайский государственный университет, 656049 Россия, Барнаул, пр. Ленина, 61, ovcharova_n_w@mail.ru, https://orcid.org/0000-0002-8657-3226

Людмила Валерьевна Соколова, кандидат сельскохозяйственных наук, доцент, Алтайский государственный университет, 656049 Россия, Барнаул, пр. Ленина, 61, l.v.sokol@mail.ru, https://orcid.org/0000-0001-5171-3965

Марина Михайловна Силантьева, доктор биологических наук, профессор, заведующая кафедрой, Алтайский государственный университет, 656049 Россия, Барнаул, ул. Ленина, 61, msilan@mail.ru, https://orcid.org/0000-0002-7102-2675

Information about the authors

Kseniya S. Panchenko, Lecturer, Postgraduate Student, Altai State University, 61 Lenina Ave., Barnaul 656049, Russia, kseniya.potapova.00@yandex.ru, https://orcid.org/0009-0006-4584-0048

Natalia V. Ovcharova, Cand. Sci. (Biology), Associate Professor, Altai State University, 61 Lenina Ave., Barnaul 656049, Russia, ovcharova_n_w@mail.ru, https://orcid.org/0000-0002-8657-3226

Liudmila V. Sokolova, Cand. Sci. (Agriculture), Associate Professor, Altai State University, 61 Lenina Ave., Barnaul 656049, Russia, l.v.sokol@mail.ru, https://orcid.org/0000-0001-5171-3965

Marina M. Silantyeva, Dr. Sci. (Biology), Professor, Head of a Department, Altai State University, 61 Lenina Ave., Barnaul 656049, Russia, msilan@mail.ru, https://orcid.org/0000-0002-7102-2675

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 07.05.2024; одобрена после рецензирования 07.10.2024; принята к публикации 03.12.2024.
The article was submitted on 07.05.2024; approved after reviewing on 07.10.2024; accepted for publication on 03.12.2024.

ИЗУЧЕНИЕ И ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ГЕНЕТИЧЕСКИХ РЕСУРСОВ РАСТЕНИЙ

Научная статья
УДК 633.811:581.132:57.033:58.032.3
DOI: 10.30901/2227-8834-2024-4-68-80

CC BY

Особенности водного режима и работы фотосинтетического аппарата у садовых роз в условиях засухи

Р. А. Пилькевич, С. В. Плугатарь, Т. Б. Губанова

Никитский ботанический сад – Национальный научный центр Российской академии наук, Ялта, Россия

Автор, ответственный за переписку: Татьяна Борисовна Губанова, gubanova-65@list.ru

Представлены данные об изменении общей оводненности тканей листа, уровне реального водного дефицита у семи генотипов садовых роз в течение летних сезонов 2022–2023 гг. на Южном берегу Крыма. Установлено, что у большинства генотипов сублетальной границей водного дефицита является утрата листьями 22–26% воды, для *Rosa gallica* L. – 10–15%. При имитации условий, близких к суховейным (t = 27°C; Rh = 30%), листья изучаемых роз теряют влагу интенсивнее и только у гибрида *R. odorata* var. *gigantea* × *R. multiflora* наблюдается сокращение расхода воды. Порог сублетального дефицита влаги у листьев сравнительно устойчивых объектов – сорта ‘Борисфен’ и вида *R. hugonis* Hemsl. – снижается до 20–24%. Для тканей остальных генотипов потеря аналогичного количества воды становится критической, а иногда и летальной степенью обезвоживания.
Показано, что развитие водного дефицита в пределах 20–25% в условиях низкой влажности воздуха приводит к необратимой инактивации ФС II у *R. bracteata* J.C. Wendl., *R. gallica* и *R. odorata* var. *gigantea* × *R. multiflora*. У сорта ‘Борисфен’, видов *R. hugonis* и *R. foetida* var. *persiana* (Lem.) Rehder нарушения в работе фотосинтетического аппарата были обратимыми.

Ключевые слова: *Rosa* L., водный режим, фотосинтез, устойчивость к засухе

Благодарности: работа выполнена в рамках темы госзадания Никитского ботанического сада – Национального научного центра РАН (НБС) № FNNS-2022-0003.
Исследования выполнены на оборудовании ЦКП «Физиолого-биохимические исследования растительных объектов» (ФБИ РО) НБС (Ялта, Россия).
Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы.

Для цитирования: Пилькевич Р.А., Плугатарь С.В., Губанова Т.Б. Особенности водного режима и работы фотосинтетического аппарата у садовых роз в условиях засухи. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2024;185(4):68-80. DOI: 10.30901/2227-8834-2024-4-68-80

© Пилькевич Р.А., Плугатарь С.В., Губанова Т.Б., 2024

STUDYING AND UTILIZATION OF PLANT GENETIC RESOURCES

Original article
DOI: 10.30901/2227-8834-2024-4-68-80

Some special features of the water regime and the photosynthetic apparatus functioning in garden roses under drought conditions

Ruslana A. Pilkevich, Svetlana A. Plugatar, Tatyana B. Gubanova

Nikita Botanical Gardens – National Research Center of the Russian Academy of Sciences, Yalta, Russia

Corresponding author: Tatyana B. Gubanova, gubanova-65@list.ru

Data are presented on changes in the total water content in leaf tissues and the level of real water deficiency in 7 genotypes of garden roses (*Rosa gallica* L., *R. odorata* var. *gigantea* × *R. multiflora*, *R. hugonis* Hemsl., *R. chinensis* var. *minima* (Sims) Voss., *R. bracteata* J.C. Wendl., and *R. foetida* var. *persiana* (Lem.) Rehder) and cv. 'Borisfen' during the summer seasons of 2022–2023 on the Southern Coast of Crimea. Most genotypes showed a sublethal limit of water deficiency with the loss of 22–26% of water in their leaves. The leaf water regime was described for the studied genotypes under the extreme drought of 2023. For *R. gallica*, the critical limit of water loss was 10–15%. Simulating conditions close to the hot dry wind (t = 27°C, Rh = 30%) resulted in a more intensive loss of moisture by the leaves of the studied roses, while only *R. odorata* var. *gigantea* × *R. multiflora* showed a reduction in water consumption. The threshold for sublethal moisture deficiency in the leaves of relatively resistant plants (cv. 'Borisfen' and *R. hugonis*) dropped to 20–24%.
Analyzing main parameters of chlorophyll fluorescence induction proved that the development of water deficiency in the range of 20–25% under low air humidity caused an irreversible inactivation of PS II in *R. bracteata*, *R. gallica*, and *R. odorata* var. *gigantea* × *R. multiflora*. Disturbances in the functioning of the photosynthetic apparatus in cv. 'Borisfen', *R. hugonis*, and *R. foetida* var. *persiana* were reversible. The variable fluorescence level and the fluorescence decay rate are informative for determining the degree of drought resistance in garden rose plants.

Keywords: *Rosa* L., water regime, photosynthesis, resistance to drought

Acknowledgements: the study was carried out within the framework of the state task assigned to the Nikita Botanical Gardens (No. FNNS-2022-0003).
The research was performed on the equipment of the Multiple-Access Center *Physiological and Biochemical Studies of Plant Objects*, Nikita Botanical Gardens, Yalta, Russia.
The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work.

For citation: Pilkevich R.A., Plugatar S.A., Gubanova T.B. Some special features of the water regime and the photosynthetic apparatus functioning in garden roses under drought conditions. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2024;185(4):68-80. DOI: 10.30901/2227-8834-2024-4-68-80

Введение

Несмотря на то что группа садовых роз чрезвычайно обширна, получение новых сортов до настоящего времени не утратило своей значимости. Одна из первостепенных задач селекции садовых роз заключается в получении сортов с высоким уровнем устойчивости к неблагоприятным факторам среды, в частности к различным видам засухи. Актуальность исследований в области засухоустойчивости растений значительно возросла в связи с аридизацией климата в ряде южных регионов и дефицитом водных ресурсов (Efimov et al., 2015; A report on climate risks…, 2017). В ряде научных работ отмечена связь водоудерживающих сил со степенью устойчивости к недостаточной водообеспеченности. Установлено, что засухоустойчивость сортов пшеницы связана с сохранением стабильно высоких водоудерживающих сил в течение ряда лет (Bome et al., 2016). При исследовании устойчивости риса к водному стрессу установлено, что для получения объективной информации о физиолого-биохимических изменениях полевого эксперимента недостаточно. Необходимо проведение лабораторных исследований в контролируемых условиях (Batlang et al., 2013).

Поскольку засуха, как почвенная, так и воздушная, затрагивает различные звенья фотосинтетических процессов, она в итоге снижает жизнеспособность растений в целом. В настоящее время известно, что при водном стрессе могут нарушаться процессы реокисления пластохинонов в реакционных центрах фотосистемы II (ФС II) и возрастать нефотохимичиские энергетические траты при миграции электронов по электрон-транспортной цепи (Basu et al., 1998; Stirbet, Govindjee, 2011).

Однако некоторые авторы отмечают, что изменения в функционировании ФС II, вызванные абиотическими стрессорами, не всегда связаны со степенью устойчивости (Goltsev et al., 2016), что увеличивает актуальность изучения изменений в работе фотосинтетического аппарата у конкретных видов растений и выявления связи таковых с реализацией защитных механизмов.

Участившиеся засухи, возросшая вероятность таких погодных явлений, как суховеи, особенно на Южном берегу Крыма (ЮБК), негативно сказываются на продолжительности цветения роз и качестве самих цветков, что увеличивает расход поливной воды. В связи с этим анализ физиологических реакций видов рода *Rosa* L. различного происхождения на действие засушливых условий позволит не только определить степень их устойчивости, но и выявить параметры для косвенной экспресс-диагностики уровня резистентности к засухе. В научной литературе имеется большое количество информации о влиянии недостатка влаги на различные физиологические процессы у хозяйственно ценных видов растений, в том числе и относящихся к семейству Rosaceae. В частности, установлено, что высокая оводненность тканей листа и низкий уровень водного дефицита в условиях жары и недостаточной водообеспеченности характерны для устойчивых сортов персика (Abilfazova, 2021).

В результате многолетних исследований жаро- и засухоустойчивости различных сортов яблони восточной, терна, шиповника в лесных насаждениях, сортов розы садовой выявлено, что степень устойчивости связана не только с сортовыми особенностями и физиологическим состоянием растений, но и со спецификой гидротермических условий в конкретные годы (Doroshenko, 2013). Известно, что анализ параметров индуцированной флуоресценции хлорофилла (ИФХ) в последние десятилетия широко применяется для оценки состояния растения как во время действия стрессора, так и после его окончания, что дает возможность судить о степени устойчивости и способности нивелировать последствия негативного влияния (Lysenko et al., 2013; Goltsev et al., 2016).

Однако анализ литературных источников показал, что садовые розы в рамках физиолого-биохимических механизмов засухоустойчивости изучены недостаточно. Имеется отрывочная информация о связи анатомических особенностей листовых пластинок некоторых видов рода *Rosa* с их устойчивостью к засухе (Brailko et al., 2019), влиянии водного стресса на продолжительность цветения и поражаемость грибными болезнями (Qafarova, 2020). В связи с этим в течение двух лет мы проводили исследования параметров водного режима листьев некоторых генотипов садовых роз с целью определения степени устойчивости их листового аппарата к засухе различной интенсивности.

Материал и методы исследований

Исследования проводились на базе коллекции садовых роз лаборатории цветоводства Никитского ботанического сада (НБС, Республика Крым, г. Ялта). Растительный материал отбирали на территории арборетума НБС. В качестве объектов исследований были выбраны семь генотипов рода *Rosa*: сложные межвидовые гибриды *R. odorata* var. *gigantea* × *R. multiflora* и сорт ‘Борисфен’ (*R. fedtschenkoana* × ‘Kordes Sondermeldungis’), а также виды *R. chinensis* var. *minima* (Sims) Voss., *R. gallica* L., *R. hugonis* Hemsl., *R. bracteata* J.C. Wendl., *R. foetida* var. *persiana* (Lem.) Rehder.

С мая по август в 2022 и 2023 г. определяли динамику оводненности и уровня реального водного дефицита. Погодные условия летних сезонов 2022 и 2023 г. были различными. Так, период с мая по июнь 2022 г. характеризовался более благоприятным гидротермическим режимом по сравнению с 2023 г. (рис. 1, 2). В середине сезона (июнь – июль) волны холода чередовались с волнами тепла, периодически выпадали осадки, количество которых в июне превысило климатическую норму (41 мм), а в июле было близко к ней (34 мм) (Korsakova, Korsakov, 2023).

Отличительной особенностью условий вегетационного сезона 2023 г. была дождливая, влажная, умеренно теплая погода в первой половине периода, малохарактерная для этого времени года, которая сменилась очень продолжительной экстремальной воздушно-почвенной засухой на фоне аномально высоких температур, длившейся до конца октября. Особенности водного режима (водоудерживающую и восстановительную способности, реальный водный дефицит) анализировали в течение летних сезонов 2022–2023 гг. согласно методическим рекомендациям (Kushnirenko et al., 1976; Lishchuk, 1991).

Для исследования роли параметров водного режима и состояния фотосинтетического аппарата у семи генотипов садовых роз в условиях засухи различной интенсивности в контролируемых условиях провели серию экспериментов. Для создания различных сочетаний влажности и температуры воздуха использовали климатическую камеру MKFT (Binder): вариант 1 – действие температуры +25°C при относительной влажности воздуха 60%; вариант 2 – действие температуры +27°C при относительной влажности воздуха 30%. Контролем служили листья в состоянии полного оводнения. Контроли-

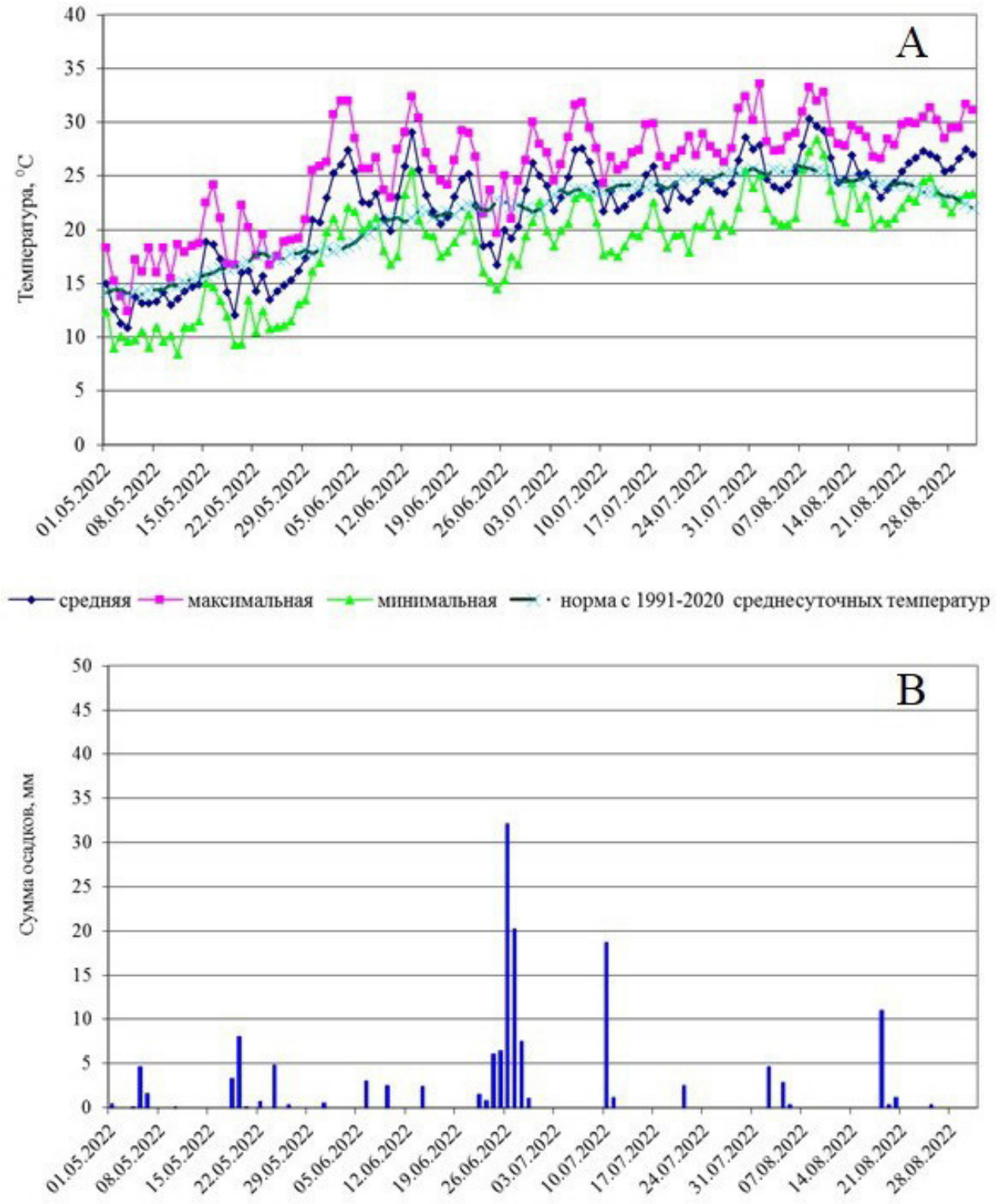


Рис. 1. Ход суточных температур и количество осадков в летнем сезоне 2022 г. в Никитском ботаническом саду (по данным агрометеостанции «Никитский сад»)

Fig. 1. Variation of daily temperatures and precipitation in the summer season of 2022 in the Nikita Botanical Gardens (data supplied by the Nikitsky Sad Agrometeorological Station)

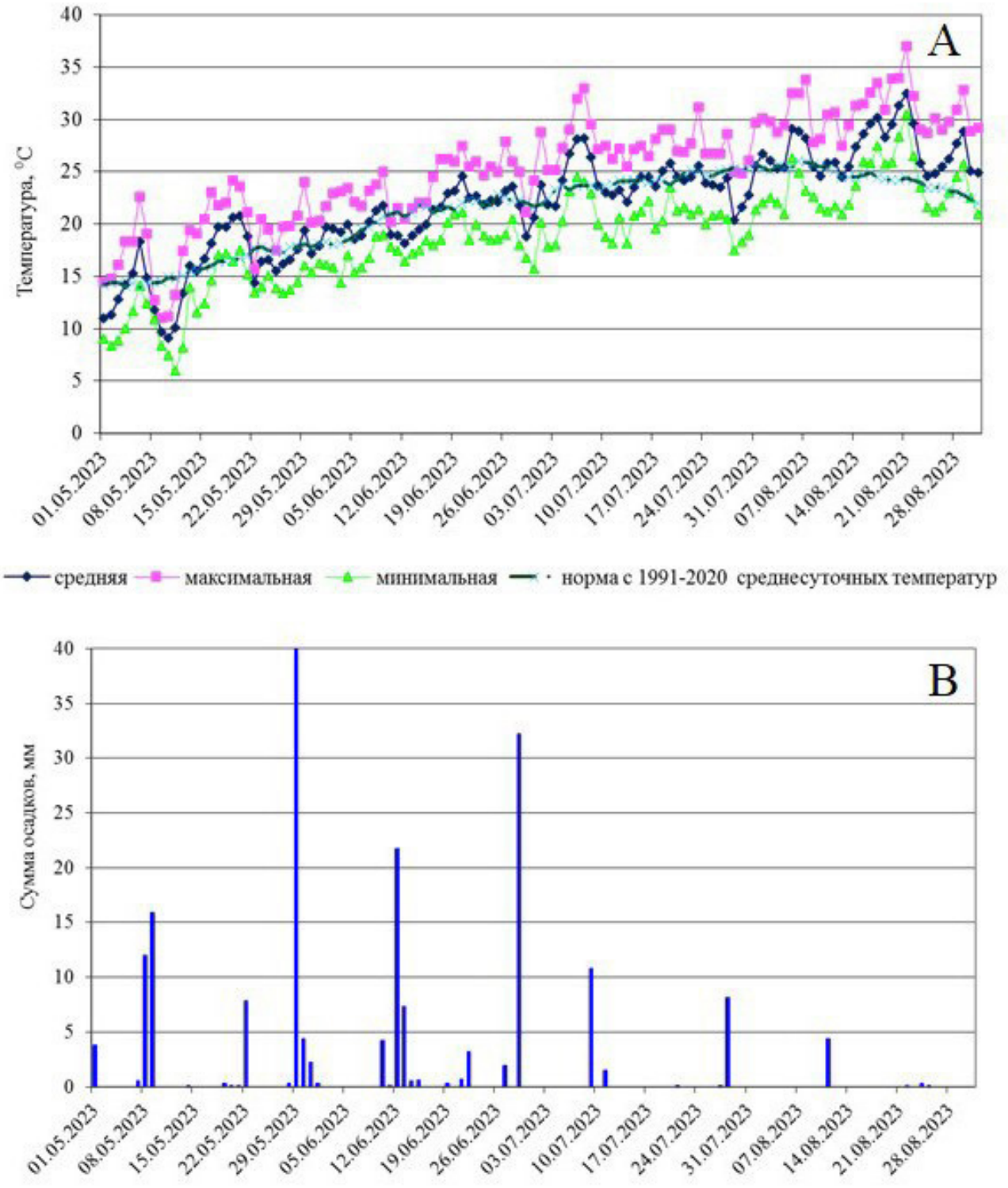


Рис. 2. Ход суточных температур и количество осадков в летнем сезоне 2023 г. в Никитском ботаническом саду (по данным агрометеостанции «Никитский сад»)

Fig. 2. Variation of daily temperatures and precipitation in the summer season of 2023 in the Nikita Botanical Gardens (data supplied by the Nikitsky Sad Agrometeorological Station)

руемое завядание проводили в климатической камере до потери листьями не более 30% влаги. Параметры ИФХ измеряли с помощью портативного хронофлуориметра Floratest (Romanov, 2010; Goltsev et al, 2016). На основании фотоиндукционных кривых анализировали параметры: $Fv = Fm – F_0$ – вариабельная флуоресценция; Fv/Fm – эффективность световой фазы фотосинтеза; Fv/F_0 – соотношение констант скоростей реакции фотохимической и нефотохимической дезактивации; Fv/Fst – коэффициент спада флуоресценции (индекс жизнеспособности) в ФС II (фотосистеме II). Эксперименты проводили в 3-кратной повторности.

Результаты и их обсуждение

В течение летних сезонов 2022 и 2023 г. изучена динамика показателей параметров водного режима листьев семи генотипов садовых роз в связи с их реакцией на гидротермический стресс в условиях ЮБК. В мае 2022 г. в связи с погодными условиями содержание воды в листьях было невысоким (52–55%), уровень реального водного дефицита в тканях составлял 8–12%. С июня показатели оводненности листьев роз возросли на 6–10% (до 58–65%) и сохранялись на этом уровне до окончания августа (табл. 1). Дефицит влаги в тканях листьев варьи-

Таблица 1. Показатели водного режима листьев садовых роз (2022 г.)
Table 1. Indicators of the water regime in the garden rose leaves (2022)

Генотип / Genotype	Содержание воды в листьях, % на сырую массу / Water content in leaves, % wet weight	Полное насыщение листьев, % на сырую массу / Full watering, % wet weight	Водный дефицит в листьях, % / Water deficit in leaves, %
Июнь / June			
‘Борисфен’ / ‘Borisfen’	60,87 ± 1,5	64,94 ± 1,4	16,00 ± 1,1
R. bracteata	61,19 ± 1,3	63,89 ± 1,2	10,87 ± 0,9
R. gallica	59,56 ± 1,7	62,59 ± 1,6	11,96 ± 1,3
R. odorata var. *gigantea* × *R. multiflora*	65,82 ± 1,5	67,86 ± 1,3	8,77 ± 1,0
R. hugonis	60,00 ± 1,2	64,29 ± 1,0	16,67 ± 0,8
R. chinensis var. *minima*	62,22 ± 1,8	65,31 ± 1,5	12,50 ± 1,2
R. foetida var. *persiana*	58,33 ± 1,4	62,96 ± 1,7	17,65 ± 1,1
Июль / July			
‘Борисфен’ / ‘Borisfen’	67,40 ± 1,6	71,05 ± 1,8	15,75 ± 1,0
R. bracteata	57,92 ± 1,3	61,18 ± 1,5	12,64 ± 1,1
R. gallica	60,34 ± 1,4	62,21 ± 1,7	7,85 ± 1,3
R. odorata var. *gigantea* × *R. multiflora*	63,74 ± 1,7	65,55 ± 1,6	7,64 ± 0,9
R. hugonis	60,45 ± 1,1	64,72 ± 1,4	16,33 ± 1,2
R. chinensis var. *minima*	58,43 ± 1,5	61,26 ± 1,8	11,11 ± 1,4
R. foetida var. *persiana*	62,75 ± 1,6	65,12 ± 1,3	18,07 ± 1,7
Август / August			
‘Борисфен’ / ‘Borisfen’	61,85 ± 1,4	66,21 ± 1,7	17,28 ± 1,3
R. bracteata	56,98 ± 1,2	60,81 ± 1,5	11,56 ± 1,0
R. gallica	55,20 ± 1,6	58,58 ± 1,9	12,86 ± 1,4
R. odorata var. *gigantea* × *R. multiflora*	59,72 ± 1,5	61,98 ± 1,4	9,07 ± 1,1
R. hugonis	59,04 ± 1,1	63,75 ± 1,5	18,12 ± 1,2
R. chinensis var. *minima*	60,65 ± 1,7	64,26 ± 1,3	14,29 ± 1,1
R. foetida var. *persiana*	61,15 ± 2,1	67,23 ± 1,8	21,47 ± 2,0

ровал в пределах 8–18% в первой половине летнего сезона и 9–21,5% во второй. Наименьшими его значениями выделялась *R. odorata* var. *gigantea* × *R. multiflora*, наиболее высокими – *R. foetida* var. *persiana*.

Летний сезон 2023 г. выдался более жарким и засушливым. С начала июня к окончанию августа уровень содержания воды в листьях роз снизился на 8,5–11% (в предшествующем году в июле – августе оводненность листьев изучаемых генотипов была выше на 5–7%). Водный дефицит в тканях изменялся в диапазоне от оптимальных майских показателей 8–10% до 18–34% в период максимального воздействия засушливых факторов (табл. 2). Наиболее значительное увеличение дефицита влаги отмечалось в тканях листьев *R. hugonis* (на 20%), *R. chinensis* var. *minima* (на 13%), *R. foetida* var. *persiana* (на 11%).

Поскольку летом на ЮБК высока вероятность наступления таких неблагоприятных погодных условий, как сочетание высокой температуры и низкой влажности воздуха, мы провели серию экспериментов по выявлению генотипов садовых роз, устойчивых к действию суховея, а также особенностей их реакций к воздействию температуры и влажности воздуха различной интенсивности. В мягких условиях завядания (t 25°C, Rh 60%) через 5 часов потеря влаги листьями составляла 26–30% (табл. 3). Наиболее экономно расходовали воду листья видов *R. hugonis*, *R. foetida* var. *persiana*, *R. bracteata* и сорта ‘Борисфен’. После регидратации высокую репарационную способность проявляли ткани листьев *R. hugonis*, *R. odorata* var. *gigantea* × *R. multiflora* и сорта ‘Борисфен’ (от 90% до полного восстановления). Листья *R. gallica* в течение первых двух часов теря-

Таблица 2. Показатели водного режима листьев садовых роз (2023 г.)
Table 2. Indicators of the water regime in garden rose leaves (2023)

Генотип / Genotype	Содержание воды в листьях, % на сырую массу / Water content in leaves, % wet weight	Полное насыщение листьев, % на сырую массу / Full watering, % wet weight	Водный дефицит в листьях, % / Water deficit in leaves, %
Май / May			
‘Борисфен’ / ‘Borisfen’	65,95 ± 1,3	71,22 ± 1,8	11,80 ± 1,1
R. bracteata	63,24 ± 1,4	73,26 ± 1,9	10,95 ± 1,2
R. gallica	62,44 ± 1,8	67,11 ± 2,2	11,16 ± 1,6
R. odorata var. *gigantea* × *R. multiflora*	69,01 ± 1,5	73,19 ± 2,0	9,50 ± 1,3
R. hugonis	65,69 ± 1,1	68,40 ± 1,4	10,76 ± 1,0
R. chinensis var. *minima*	69,54 ± 2,1	72,92 ± 1,7	10,00 ± 1,5
R. foetida var. *persiana*	62,32 ± 1,6	66,85 ± 1,9	12,20 ± 1,3
Июнь / June			
‘Борисфен’ / ‘Borisfen’	61,74 ± 1,4	64,44 ± 1,6	14,28 ± 1,1
R. bracteata	62,31 ± 1,3	61,61 ± 1,2	11,59 ± 1,4
R. gallica	58,50 ± 1,7	64,45 ± 1,9	19,54 ± 1,6
R. odorata var. *gigantea* × *R. multiflora*	67,33 ± 1,5	68,88 ± 1,3	10,02 ± 1,2
R. hugonis	61,51 ± 1,1	62,08 ± 1,4	13,42 ± 1,1
R. chinensis var. minima	62,81 ± 1,6	66,93 ± 1,8	17,65 ± 1,3
R. foetida var. *persiana*	60,00 ± 1,4	67,83 ± 2,1	19,23 ± 1,5
Июль / July			
‘Борисфен’ / ‘Borisfen’	64,23 ± 1,2	67,73 ± 1,4	18,26 ± 1,5
R. bracteata	51,20 ± 1,1	60,50 ± 1,3	17,54 ± 1,1
R. gallica	56,68 ± 1,6	62,33 ± 1,9	26,38 ± 2,0
R. odorata var. *gigantea* × *R. multiflora*	63,97 ± 1,7	65,84 ± 1,3	19,75 ± 1,6
R. hugonis	55,61 ± 1,2	64,82 ± 1,5	33,67 ± 1,8
R. chinensis var. *minima*	59,75 ± 1,4	68,00 ± 1,7	31,09 ± 2,1
R. foetida var. *persiana*	57,66 ± 1,3	68,03 ± 1,9	30,60 ± 1,6

Таблица 2. Окончание
Table 2. The end

Генотип / Genotype	Содержание воды в листьях, % на сырую массу / Water content in leaves, % wet weight	Полное насыщение листьев, % на сырую массу / Full watering, % wet weight	Водный дефицит в листьях, % / Water deficit in leaves, %
Август / August			
‘Борисфен’ / ‘Borisfen’	58,19 ± 1,3	64,47 ± 1,6	23,30 ±1,4
R. bracteata	51,82 ± 1,5	55,08 ± 1,2	12,31 ± 1,1
R. gallica	52,63 ± 1,7	56,63 ± 2,0	14,89 ± 1,3
R. odorata var. *gigantea* × *R. multiflora*	58,65 ± 1,6	62,44 ± 1,8	14,69 ± 1,5
R. hugonis	56,61 ± 1,1	61,50 ± 1,4	18,32 ± 1,2
R. chinensis var. *minima*	61,15 ± 1,6	63,39 ± 1,8	9,09 ± 1,3
R. foetida var. *persiana*	56,76 ± 1,4	61,90 ± 1,7	19,23 ± 1,5

Таблица 3. Водоудерживающая и репарационная способность листьев садовых роз
Table 3. Water retaining ability and reparative capacity in garden rose leaves

Генотип / Genotype	Содержание воды в листьях, % на сырую массу / Water content in leaves, % wet weight	Полное насыщение листьев, % на сырую массу / Full watering, % wet weight	Водный дефицит в листьях, % / Water deficit in leaves, %	Утрачено воды в процессе увядания, % / Lost water in the process of wilting, %					Листья, восстановившие тургор, % / Leaves that restored turgor, %
				1 ч / 1 hour	2 ч / 2 hours	3 ч / 3 hours	4 ч / 4 hours	5 ч / 5 hours	
t = 25°C / Rh = 60%									
‘Борисфен’ / ‘Borisfen’	60,87 ± 1,2	64,94 ± 1,4	16,00 ± 1,1	*	12,32	*	16,59	27,01	90
R. bracteata	61,19 ± 1,5	63,89 ± 1,7	10,87 ± 1,2	*	12,31	*	21,92	27,03	75–80
R. gallica	59,56 ± 1,9	62,59 ± 1,6	11,96 ± 1,3	*	28,82	*	*	*	15–20
R. odorata var. *gigantea* × *R. multiflora*	65,82 ± 1,4	67,86 ± 1,8	8,77 ± 0,9	*	19,81	*	25,41	29,70	90
R. hugonis	60,00 ± 1,0	64,29 ± 1,2	16,67 ± 1,1	*	11,54	*	20,51	25,88	95–100
R. chinensis var. *minima*	62,22 ± 1,5	65,31 ± 1,7	12,50 ± 1,2	*	19,63	*	29,22	*	65–70
R. foetida var. *persiana*	58,33 ± 1,6	62,96 ± 1,9	17,65 ± 1,7	*	12,50	*	21,25	26,00	60–62
t = 27°C / Rh = 30%									
‘Борисфен’ / ‘Borisfen’	67,40 ± 1,3	71,05 ± 1,5	15,75 ± 1,2	*	13,27	17,99	20,94	*	100
R. bracteata	57,92 ± 1,6	61,18 ± 1,8	12,64 ± 1,1	*	20,95	23,86	*	*	85–92

Таблица 3. Окончание
Table 3. The end

Генотип / Genotype	Содержание воды в листьях, % на сырую массу / Water content in leaves, % wet weight	Полное насыщение листьев, % на сырую массу / Full watering, % wet weight	Водный дефицит в листьях, % / Water deficit in leaves, %	Утрачено воды в процессе увядания, % / Lost water in the process of wilting, %					Листья, восстановившие тургор, % / Leaves that restored turgor, %
				1 ч / 1 hour	2 ч / 2 hours	3 ч / 3 hours	4 ч / 4 hours	5 ч / 5 hours	
t = 27°C / Rh = 30%									
R. gallica	60,34 ± 1,7	62,21 ± 2,1	7,85 ± 1,4	25,35	*	*	*	*	60
R. odorata var. *gigantea* × *R. multiflora*	63,74 ± 1,5	65,55 ± 1,9	7,64 ± 1,2	*	15,65	19,13	21,45	22,32	80–85
R. hugonis	60,45 ± 1,3	64,72 ± 1,1	16,33 ± 1,0	*	15,50	20,36	24,01	*	95
R. chinensis var. *minima*	58,43 ± 1,6	61,26 ± 1,4	11,11 ± 0,8	*	25,51	*	*	*	65–70
R. foetida var. *persiana*	62,75 ± 1,5	65,12 ± 1,7	18,07 ± 1,3	*	14,23	21,00	23,50	*	70–75

ли наибольшее количество влаги, с последующей гибелью тканей.

В условиях, близких к действию суховея (t = 27ºC, Rh = 30%), отдача листьями влаги при завядании ускорялась. Более устойчивые генотипы теряли 20–24% воды в течение 4 часов, а неустойчивые – столько же за 2–3 часа. Такое количество не превышало уровень сублетального водного дефицита только в листьях ‘Борисфена’ и *R. hugonis*, благодаря чему репарационные процессы в тканях протекали с максимальной полнотой. Общая тенденция в скорости утраты влаги у роз сохранилась, и только *R. odorata* var. *gigantea* × *R. multiflora* сокращала расход воды сравнительно со щадящими условиями обезвоживания. Количество площади листовой поверхности, восстанавливавшей нормальный тургор, варьировало (в порядке возрастания) от 60% до 75% у *R. gallica*, *R. chinensis* var. *minima*, *R. foetida* var. *persiana* и от 80% до 92% у более стойких *R. odorata* var. *gigantea* × *R. multiflora* и *R. bracteata*.

В контролируемых условиях было установлено, что при достижении листьями уровня водного дефицита 15–25% (t = 25°C; Rh = 60%) критические изменения в функционировании ФС II происходили у *R. gallica* и *R. chinensis* var. *minima*, выразившиеся в снижении квантового выхода фотосинтеза и возрастании доли невосстановленных пластохинонов (табл. 4). О сохранении глубокого стрессового состояния у *R. gallica*, несмотря на достаточно мягкие условия завядания, свидетельствуют низкие значения вариабельной флуоресценции и соотношения Fv/F_0, даже после восстановления водообеспеченности. У *R. chinensis* var. *minima* наблюдалось частичное восстановление фотосинтетической активности. Однако низкие значения вариабельной флуоресценции и коэффициента спада флуоресценции позволяют сделать вывод о значительных нарушениях в процессах электронного транспорта в ЭТЦ тилакоидов и возрастании нефотохимических трат энергии возбуждения (Schreiber et al., 1995). Высокая устойчивость к развитию водного дефицита в относительно мягких условиях увядания отмечена у сорта ‘Борисфен’ и видов *R. bracteata*, *R. foetida* var. *persiana* и *R. hugonis*, поскольку отношение вариабельной флуоресценции к базовой оставалось в пределах 4–5 (Percival et al., 2006; Pereira et al., 2000).

При имитации условий, близких к действию суховея (t = 27°C; Rh = 30%), полная инактивация фотосинтетического аппарата листьев наблюдалась у *R. odorata* var. *gigantea* × *R. multiflora*, *R. bracteata* и *R. gallica*. Действие высокой температуры и низкой влажности воздуха на фотосинтетический аппарат *R. chinensis* var. *minima*, *R. foetida* var. *persiana* и сорта ‘Борисфен’ вызвало ряд изменений в ФС II: снижение вариабельной флуоресценции на 30–35% и коэффициента спада флуоресценции на 20–20% у сорта ‘Борисфен’ и вида *R. foetida* var. *persiana*. При этом восстановление соотношения максимальной и базовой флуоресценции до значений, близких к контрольным, у сорта ‘Борисфен’ и видов *R. hugonis*, *R. foetida* var. *persiana* после окончания стрессового воздействия является показателем обратимости изменений в работе ФС II. О неполном восстановлении фотосинтетической активности и сохранении достаточно высокого уровня стресса после восстановления водоснабжения у *R. chinensis* var. *minima* свидетельствует сохранение низкого уровня квантового выхода фотосинтеза и эффективности использования энергии возбуждения в ФС II (Strasser et al., 2010).

Заключение

В продолжение летних сезонов 2022–2023 гг., в зависимости от напряженности метеофакторов, сублетальным водным дефицитом для листьев изучаемых генотипов (кроме *R. gallica*) являлась потеря 20–22% влаги, для

Таблица 4. **Изменение параметров индуцированной флуоресценции хлорофилла (ИФХ) у некоторых видов садовых роз в зависимости от действия различных сочетаний температуры и влажности воздуха**

Table 4. **Changes in chlorophyll fluorescence induction (CFI) parameters in some garden rose species depending on the pressure of various temperature and air humidity combinations**

Вариант опыта / Experiment option	t = 25°C; Rh = 60%				t = 27°C; Rh = 30%			
	Fv	Fv/Fst	Fv/F_0	Fm/F_0	Fv	Fv/Fst	Fv/F_0	Fm/F_0
'Борисфен' / 'Borisfen'								
Контроль / Control	496 ± 11	2,58 ± 0,12	4,10 ± 0,21	4,1 ± 0,17	407 ± 9	2,95 ± 0,14	3,88 ± 0,28	5,33 ± 0,31
Опыт / Experiment	528 ± 8	2,75 ± 0,12	4,12 ± 0,18	5,8± 0,23	297 ± 6	2,38 ± 0,11	2,88 ± 0,24	3,5 ± 0,27
Восстановление / Recovery	560 ± 10	3,18 ± 0,15	3,50 ± 0,13	4,5 ± 0,21	284 ± 8	1,77 ± 0,08	2,84 ± 0,19	3,84 ± 0,29
Rosa bracteata								
Контроль / Control	1024 ± 48	3,76 ± 0,22	8,0 ± 0,31	9,0 ± 0,91	640 ± 13	2,86 ± 0,21	2,86 ± 0,19	4,66 ± 0,29
Опыт / Experiment	816 ± 29	2,83 ± 0,14	7,29 ± 0,29	8,28 ± 0,87	224 ± 6	2,33 ± 0,19	2,33 ± 0,2	3,33 ± 0,32
Восстановление / Recovery	864 ± 27	3,37 ± 0,25	6,75 ± 0,24	7,75 ± 0,3	–	–	–	–
R. gallica								
Контроль / Control	768 ± 31	3,56 ± 0,21	3,69 ± 0,24	4,69 ± 0,23	464 ± 23	2,64 ± 0,12	2,90 ± 0,11	3,93 ± 0,19
Опыт / Experiment	304 ± 18	2,76 ± 0,18	2,71 ± 0,11	3,71 ± 0,25	–	–	–	–
Восстановление / Recovery	368 ± 15	1,77 ± 0,11	1,77 ± 0,09	2,76 ± 0,14	–	–	–	–
R. odorata* var. *gigantea* × *R. multiflora								
Контроль / Control	816 ± 38	2,68 ± 0,22	3,64 ± 0,21	4,64 ± 0,26	448 ± 21	3,50 ± 0,21	3,50 ± 0,24	4,0 ± 0,31
Опыт / Experiment	608 ± 29	2,53 ± 0,21	3,45 ±0 ,24	4,45 ± 0,30	320 ± 19	2,86 ± 0,19	2,86 ± 0,2	2,83 ± 0,22
Восстановление / Recovery	752 ± 34	2,61 ± 0,20	3,36 ± 0,21	4,36 ± 0,27	–	–	–	–
R. chinensis* var. *minima								
Контроль / Control	592 ± 31	3,08 ± 0,18	3,36 ± 0,14	4,36 ± 0,21	352 ± 19	1,98 ± 0,11	2,00 ± 0,21	3,54 ± 0,23
Опыт / Experiment	384 ± 22	1,84 ± 0,09	2,18 ± 0,17	3,18 ± 0,22	284 ± 21	2,84 ± 0.19	2,84 ± 0,21	3,31 ± 0,21
Восстановление / Recovery	480 ± 10	2,40 ± 0,14	2,73 ± 0,22	3,72 ± 0,24	256 ± 24	1,78 ± 0,14	1,78 ± 0,13	3,47 ± 0,23

Таблица 4. **Окончание**

Table 4. **The end**

Вариант опыта / Experiment option	t = 25°C; Rh = 60%				t = 27°C; Rh = 30%			
	Fv	Fv/Fst	Fv/F_0	Fm/F_0	Fv	Fv/Fst	Fv/F_0	Fm/F_0
R. foetida								
Контроль / Control	560 ± 35	3,15 ± 0,27	4,37 ± 0,28	5,37 ± 0,25	464 ± 31	2,42 ± 0,24	2,64 ± 0,22	4,61 ± 0,25
Опыт / Experiment	526 ± 34	2,35 ± 0,21	4,05 ± 0,24	5,05 ± 0,26	219 ± 11	1,71 ± 0,11	2,58 ± 0,21	4,68 ± 0,22
Восстановление / Recovery	448 ± 29	2,73 ± 0,24	3,50 ± 0,25	4,5 ± 0,25	267 ± 13	1,66 ± 0,09	3,14 ± 0,25	5,0 ± 0,27
R. hugonis								
Контроль / Control	828 ± 31	3,23 ± 0,26	4,60 ± 0,24	5,60 ± 0,28	384 ± 21	3,0 ± 0,22	3,43 ± 0,27	3,77 ± 0,23
Опыт / Experiment	564 ± 25	2,47 ± 0,21	3,28 ± 0,27	4,28 ± 0,25	240 ± 13	2,40 ± 0,24	4,75 ± 0,26	3,71 ± 0,22
Восстановление / Recovery	521 ± 26	2,71 ± 0,22	3,86 ± 0,27	4,86 ± 0,24	464 ± 26	3,22 ± 0,21	4,14 ± 0,27	3,36 ± 0,24

Примечание: прочерк означает, что исследования не проводились в связи с гибелью листа

Note: a dash means that no research was possible due to the death of the leaf

наиболее устойчивых – до 24–26%. Листья *R. gallica* показали самую низкую способность удерживать воду и слабую репарационную возможность. Допустимой потерей влаги, после которой возможно полное восстановление тургора тканей, для этого вида может быть не более 10–15%.

Показатели параметров водного режима листьев *R. odorata* var. *gigantea* × *R. multiflora*, *R. bracteata*, *R. chinensis* var. *minima*, *R. foetida* var. *persiana* часто носили нестабильный характер. При этом листья гибрида *R. odorata* var. *gigantea* × *R. multiflora* на протяжении всего периода исследований выделялись относительно высоким содержанием влаги и самым низким водным дефицитом в тканях.

Листья сорта 'Борисфен' и вида *R. hugonis* обладали повышенными водоудерживающими силами и достаточно высокими репарационными возможностями.

Ткани листьев большинства генотипов при режиме с повышенной влажностью лучше удерживали воду, а после регидратации на более высоком уровне восстанавливали тургор. Выявлено, что листья сравнительно устойчивых к обезвоживанию генотипов менее чувствительны к низкой влажности воздуха, чем менее стойких.

В лабораторных экспериментах при различных гидротермических условиях установлено, что развитие водного дефицита в листьях садовых роз при высоких значениях температуры и влажности воздуха сопровождается снижением вариабельной флуоресценции хлорофилла, что связано с нарушениями в процессах транспорта электронов по электрон-транспортной цепи в мембранах тилакоидов. У вида *R. bracteata* стрессовое состояние развивается после восстановления водообеспеченности. При имитации условий суховея выявлено, что стабильной работой фотосинтетического аппарата характеризовались *R. hugonis*, *R. chinensis* var. *minima* и сорт 'Борисфен'. Таким образом, *R. odorata* var. *gigantea* × *R. multiflora* и вид *R. foetida* var. *persiana* оказались более устойчивы к перегреву и увяданию в условиях высокой влажности воздуха, а *R. hugonis*, *R. chinensis* var. *minima* – к условиям, имитирующим суховей. Комплексная устойчивость выявлена у сорта 'Борисфен'.

References / Литература

A report on climate risks on the territory of the Russian Federation (Doklad o klimaticheskikh riskakh na territorii Rossiyskoy Federatsii). St. Petersburg: Roshydromet; 2017. [in Russian] (Доклад о климатических рисках на территории Российской Федерации. Санкт-Петербург: Росгидромет; 2017). URL: https://cc.voeikovmgo.ru/images/dokumenty/2017/riski.pdf [дата обращения: 01.03.2024].

Abilfazova Yu.S. Changes in the physiological state of peach plants influenced by drought. *New Technologies*. 2021;17(5):99-105. [in Russian] (Абильфазова Ю.С. Изменения физиологического состояния растений персика под влиянием засухи. *Новые технологии*. 2021;17(5):99-105). DOI: 10.47370/2072-0920-2021-17-5-99-105

Basu P.S., Sharma A., Sukumaran N.P. Changes in net photosynthetic rate and chlorophyll fluorescence in potato leaves induced by water stress. *Photosynthetica*. 1998;35(1):13-19. DOI: 10.1023/A:1006801311105

Batlang U., Baisakh N., Ambavaram M.M.R., Pereira A. Phenotypic and physiological evaluation for drought and salinity stress responses in rice. *Methods in Molecular Biology*. 2013:956:209-225. DOI: 10.1007/978-1-62703-194-3_15

Bome N.A., Ushakova T.F., Modenova E.A., Bome A.Y. Research of dependence water-retentive capability for leaves of *Triticum aestivum* L. from their linear dimensions and the area. *International Research Journal*. 2016;4-6(46):13-16. [in Russian] (Боме Н.А. Ушакова Т.Ф., Моденова Е.А. Боме А.Я. Изучение зависимости водоудерживающей способности листьев *Triticum aestivum* L. от их линейных размеров и площади. *Международный научно-исследовательский журнал*. 2016;4-6(46):13-16). DOI: 10.18454/IRJ.2016.46.003

Brailko V.A., Gubanova T.B., Klimenko Z.K., Plugatar S.A. Morphological and anatomical features in the leaves of some hybrid tea roses and their drought tolerance on the Southern Coast of the Crimea. *Bulletin of the State Nikita Botanical Gardens*. 2019;(130):129-136. [in Russian] (Браилко В.А., Губанова Т.Б., Клименко З.К., Плугатарь С.А. Морфоанатомические характеристики листа некоторых сортов чайно-гибридных роз и их засухоустойчивость на Южном берегу Крыма. *Бюллетень Государственного Никитского ботанического сада*. 2019;(130):129-136). DOI: 10.25684/NBG.boolt.130.2019.18

Doroshenko T.N. Stability of fruit and decorative plants to high temperatures: physiological aspect. *Polythematic Online Scientific Journal of Kuban State Agrarian University*. 2013;(86):426-440. [in Russian] (Дорошенко Т.Н. Устойчивость плодовых и декоративных растений к высоким температурам: физиологический аспект. *Политематический сетевой электронный научный журнал Кубанского государственного аграрного университета*. 2013;(86):426-440).

Efimov V.V., Volodin E.M., Anisimov A.E. Modeling of the Black Sea region climate changes in the XXI century. *Physical Oceanography*. 2015;2(182):3-13. DOI: 10.22449/1573-160X-2015-2-3-13

Goltsev V.N., Kalaji M.H., Paunov M., Baba V., Horacek T., Mojski J. et al. Use of variable chlorophyll fluorescence to assess physiological state of the photosynthetic apparatus of plants (Ispolzovaniye peremennoy fluorestsentsii khlorofilla dlya otsenki fiziologicheskogo sostoyaniya fotosinteticheskogo apparata rasteniy). *Russian Journal of Plant Physiology*. 2016;63(6):881-907. [in Russian] (Гольцев В.Н., Каладжи Х.М., Паунов М., Баба В., Хорачек Т., Мойски Я. и др. Использование переменной флуоресценции хлорофилла для оценки физиологического состояния фотосинтетического аппарата растений. *Физиология растений*. 2016;63(6):881-907). DOI: 10.7868/S0015330316050055

Korsakova S.P., Korsakov P.B. Changes in climatic norms on the Southern coast of Crimea over the past 90 years. *Plant Biology and Horticulture: Theory, Innovation*. 2023;2(167):84-95. [in Russian] (Корсакова С.П., Корсаков П.Б. Изменение климатических норм на Южном берегу Крыма за последние 90 лет. *Биология растений и садоводство: теория, инновации*. 2023;2(167):84-95). DOI: 10.25684/2712-7788-2023-2-167-84-95

Kushnirenko M.D., Kurchatova G.P., Kryukova E.V. Methods for assessing the drought tolerance of fruit plants (Metody otsenki zasukhoustoychivosti plodovykh rasteniy). Chisinau: Ştiinţa; 1976. [in Russian] (Кушниренко М.Д., Курчатова Г.П., Крюкова Е.В. Методы оценки засухоустойчивости плодовых растений. Кишинев: Штиинца; 1976).

Lishchuk A.I. Physiological and biophysical methods in fruit crop breeding. Guidelines (Fiziologicheskiye i biofizicheskiye metody v selektsii plodovykh kultur. Metodicheskiye rekomendatsii). Moscow; 1991. [in Russian] (Лищук А.И. Физиологические и биофизические методы в селек-

ции плодовых культур. Методические рекомендации. Москва; 1991).

Lysenko V.S., Varduni T.V., Soier V.G., Krasnov V.P. Plant chlorophyll fluorescence as an environmental stress characteristic: a theoretical basis of the method application. *Fundamental Research*. 2013;(4-1):112-120. [in Russian] (Лысенко В.С., Вардуни Т.В., Сойер В.Г., Краснов В.П. Флуоресценция хлорофилла растений как показатель экологического стресса: теоретические основы применения метода. *Фундаментальные исследования*. 2013;(4-1):112-120).

Percival G.C., Keary I.P., Al-Habsi S. An assessment of the drought tolerance of *Fraxinus* genotypes for urban landscape plantings. *Urban Forestry and Urban Greening*. 2006;5(1):17-27. DOI: 10.1016/j.ufug.2006.03.002

Pereira W.E., de Siqueira D.L., Martínez C.A., Puiatti M. Gas exchange and chlorophyll fluorescence in four citrus rootstocks under aluminium stress. *Journal of Plant Physiology.* 2000;157(5):513-520. DOI: 10.1016/S0176-1617(00)80106-6

Qafarova O.O. Introduction, selection and biological features of floribunda group roses on the Absheron. Baku: Elm; 2020. [in Russian] (Кафарова О.О. Интродукция, селекция и биологические особенности роз группы флорибунда на Абшероне. Баку: Элм; 2020). URL: https://www.onlinebotany.az/pdf/ofeliya_kafarova.pdf [дата обращения: 06.02.2024].

Romanov V., Galelyuka I., Babenko YV. Portable fluorometer Floratest and specifics of its application. *Sensor Electronics and Microsystem Technologies*. 2010;7(3):39-44. DOI: 10.18524/1815-7459.2010.3.114470

Schreiber U., Bilger W., Neubauer C. Chlorophyll fluorescence as a non-intrusive indicator for rapid assessment of *in vivo* photosynthesis. In: E.D. Schulze, M.M. Caldwell (eds). *Springer Study Edition, Vol 100: Ecophysiology of Photosynthesis*. Berlin; Heidelberg: Springer; 1995. p.49-70. DOI: 10.1007/978-3-642-79354-7_3

Stirbet A., Govindjee G. On the relation between the Kautsky effect (chlorophyll *a* fluorescence induction) and Photosystem II: basics and applications of the OJIP fluorescence transient. *Journal of Photochemistry and Photobiology. B: Biology*. 2011;104(1-2):236-257). DOI: 10.1016/j.jphotobiol.2010.12.010

Strasser R.J., Tsimilli-Michael M., Qiang S., Goltsev V. Simultaneous *in vivo* recording of prompt and delayed fluorescence and 820-nm reflection changes during drying and after rehydration of the resurrection plant *Haberlea rhodopensis*. *Biochimica et Biophysica Acta – Bioenergetics*. 2010;1797(6-7):1313-1326. DOI: 10.1016/j.bbabio.2010.03.008

Информация об авторах

Руслана Адольфовна Пилькевич, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, Никитский ботанический сад – Национальный научный центр Российской академии наук, 298648 Россия, Республика Крым, Ялта, Никита, Никитский спуск, 52, pilkevich-r@mail.ru, https://orcid.org/0000-0003-4079-4514

Светлана Алексеевна Плугатарь, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, Никитский ботанический сад – Национальный научный центр Российской академии наук, 298648 Россия, Республика Крым, Ялта, Никита, Никитский спуск, 52, gardenroses@mail.ru, https://orcid.org/0000-0002-7234-6217

Татьяна Борисовна Губанова, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, Никитский ботанический сад – Национальный научный центр Российской академии наук, 298648 Россия, Республика Крым, Ялта, Никита, Никитский спуск, 52, gubanova-65@list.ru, https://orcid.org/0000-0001-6096-7211

Information about the authors

Ruslana A. Pilkevich, Cand. Sci. (Biology), Senior Researcher, Nikita Botanical Gardens – National Research Center of the Russian Academy of Sciences, 52 Nikitsky Spusk, Nikita, Yalta 298648, Republic of Crimea, Russia, pilkevich-r@mail.ru, https://orcid.org/0000-0003-4079-4514

Svetlana A. Plugatar, Cand. Sci. (Biology), Leading Researcher, Nikita Botanical Gardens – National Research Center of the Russian Academy of Sciences, 52 Nikitsky Spusk, Nikita, Yalta 298648, Republic of Crimea, Russia, gardenroses@mail.ru, https://orcid.org/0000-0002-7234-6217

Tatyana B. Gubanova, Cand. Sci. (Biology), Leading Researcher, Nikita Botanical Gardens – National Research Center of the Russian Academy of Sciences, 52 Nikitsky Spusk, Nikita, Yalta 298648, Republic of Crimea, Russia, gubanova-65@list.ru, https://orcid.org/0000-0001-6096-7211

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 04.04.2024; одобрена после рецензирования 17.09.2024; принята к публикации 03.12.2024.
The article was submitted on 04.04.2024; approved after reviewing on 17.09.2024; accepted for publication on 03.12.2024.

ИЗУЧЕНИЕ И ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ГЕНЕТИЧЕСКИХ РЕСУРСОВ РАСТЕНИЙ

Научная статья
УДК 633.11:631.559:631.847.2126
DOI: 10.30901/2227-8834-2024-4-81-93

CC BY

Продукционный процесс растений яровой пшеницы в системе биологического земледелия

Н. Н. Шулико, О. А. Юсова, А. А. Киселёва, Е. В. Тукмачева, В. С. Юсов, Е. В. Кубасова, И. А. Корчагина, А. Ю. Тимохин

Омский аграрный научный центр, Омск, Россия

Автор, ответственный за переписку: Наталья Николаевна Шулико, shuliko@anc55.ru

Актуальность. Анализ фотосинтетических процессов в растении позволяет судить об активности его роста и развития. Помимо классических физиологических методик, на данный момент возрастает интерес к спектрометрии, которая по значениям вегетационных индексов предоставляет возможность определять наличие или отсутствие стрессового состояния растений в режиме реального времени.
Материалы и методы. Работу выполняли в условиях Западной Сибири на сортах яровой мягкой пшеницы ‘Омская 42’, ‘Омская 44’, ‘Тарская 12’ и яровой твердой пшеницы ‘Омский Коралл’. Предпосевную бактеризацию семян осуществляли инокулянтом диазотрофных бактерий родов *Arthrobacter mysorens* 7 и *Flavobacterium* sp.
Результаты. Для идентификации повышенной активности роста и развития растений возможно применение вегетационных индексов в фазу колошения: TCARI – 27,32; MCARI – 106,4; SPAD – 40,6; CPHLT – 25,02; CPHLB – 14,5; CPHLA – 8,46; CCI – 27,5; в фазу налива зерна: CPHLT – 10,4; CPHLB – 7,2; CPHLA – 4,7. Наибольшим уровень азотфиксирующей активности был в ризосфере мягкой пшеницы сорта ‘Омская 42’ и твердой пшеницы сорта ‘Омский Коралл’, составляя 150,7–322,0 и 140,0–393,0 нМ C_2H_4/100 г почвы при интродукции бактерий рода *Arthrobacter mysorens* 7, 149,0–281,0 и 86,2–554,5 нМ C_2H_4/100 г почвы при внесении *Flavobacterium* sp. соответственно. Отмечена сильная сопряженность индексов TCARI и SPAD с активностью азотфиксации (r = 0,69–0,96 и r = 0,45–0,98 соответственно) и с урожайностью (r = 0,76–0,99 и r = 0,75–0,94 соответственно).
Заключение. Стабильно высокие значения процесса ассоциативной азотфиксации зафиксированы в вариантах бактеризации семян пшеницы сортов ‘Омская 42’ и ‘Омский Коралл’ препаратами фунгицидно-стимулирующего действия «Мизорин» и «Флавобактерин». По значениям индексов TCARI и SPAD можно судить о потенциальной активности азотфиксации и урожайности сорта.

Ключевые слова: пшеница, спектрометрический и газохроматографический анализ, вегетационные индексы, ризосферные бактерии, ассоциативная фиксация азота, урожайность

Благодарности: исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда № 23-76-10064, https://rscf.ru/project/23-76-10064/.
Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы.

Для цитирования: Шулико Н.Н., Юсова О.А., Киселёва А.А., Тукмачева Е.В., Юсов В.С., Кубасова Е.В., Корчагина И.А., Тимохин А.Ю. Продукционный процесс растений яровой пшеницы в системе биологического земледелия. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2024;185(4):81-93. DOI: 10.30901/2227-8834-2024-4-81-93

© Шулико Н.Н., Юсова О.А., Киселёва А.А., Тукмачева Е.В., Юсов В.С., Кубасова Е.В., Корчагина И.А., Тимохин А.Ю., 2024

STUDYING AND UTILIZATION OF PLANT GENETIC RESOURCES

Original article
DOI: 10.30901/2227-8834-2024-4-81-93

The production process of spring wheat plants in the system of biological agriculture

Natalia N. Shuliko, Oksana A. Yusova, Alina A. Kiselyova, Elena V. Tukmacheva, Vadim S. Yusov, Ekaterina V. Kubasova, Irina A. Korchagina, Artem Yu. Timokhin

Omsk Agricultural Scientific Center, Omsk, Russia

Corresponding author: Natalya N. Shuliko, shuliko@anc55.ru

Background. Analyzing photosynthetic processes in a plant makes it possible to opine on the rate of its growth and development. In addition to classical physiological techniques, an interest is currently growing in spectrometry, which provides a real-time opportunity, based in the values of vegetation indices, to find out whether a plant is under stress or not.
Materials and methods. Spring bread wheat cvs. 'Omskaya 42', 'Omskaya 44', and 'Tarskaya 12', and spring durum wheat cv. 'Omsky Korall' were analyzed in Western Siberia. Seeds were bacterized before sowing with an inoculant of diazotrophs belonging to *Arthrobacter mysorens* 7 and *Flavobacterium* sp.
Results. Identification of increased plant growth and development rates is possible with the following vegetation indices in the ear emergence phase: TCARI = 27.32, MCARI = 106.4, SPAD = 40.6, CPHLT = 25.02, CPHLB = 14.5, CPHLA = 8.46, and CCI = 27.5, and those in the grain filling phase: CPHLT = 10.4, CPHLB = 7.2, and CPHLA = 4.7. The highest nitrogen-fixing activity level was observed in the rhizosphere of bread wheat cv. 'Omskaya 42' and durum wheat cv. 'Omsky Korall', amounting to 150.7–322.0 and 140.0–393.0 nM C_2H_4/100 g of soil, respectively, with the introduction of *Arthrobacter mysorens* 7 bacteria, and 149.0–281.0 and 86.2–554.5 nM C_2H_4/100 g of soil, respectively, with *Flavobacterium* sp.
Conclusion. Consistently high values of the associative nitrogen fixation process were recorded in the variants involving bacterization of wheat seeds of cvs. 'Omskaya 42' and 'Omsky Korall' with the stimulating fungicide drugs Mizorin and Flavobacterin. According to the values of the TCARI and SPAD indices, it is possible to opine on the potential nitrogen-fixing activity and the yield of a cultivar.

Keywords: wheat, spectrometry and gas chromatography analyses, vegetation indices, rhizosphere bacteria, associative nitrogen fixation, yield

Acknowledgments: the research was supported by a grant from the Russian Science Foundation, No. 23-76-10064, https://rscf.ru/project/23-76-10064/.
The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work.

For citation: Shuliko N.N., Yusova O.A., Kiselyova A.A., Tukmacheva E.V., Yusov V.S., Kubasova E.V., Korchagina I.A., Timokhin A.Yu. The production process of spring wheat plants in the system of biological agriculture. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2024;185(4):81-93. DOI: 10.30901/2227-8834-2024-4-81-93

Введение

Современное сельскохозяйственное производство невозможно осуществлять без применения цифровых технологий, что в свою очередь требует более совершенной методологической и инструментальной базы информационного обеспечения. Своевременный контроль развития растений требует идентификации его стрессовых состояний, что в настоящее время основывается на визуальном мониторинге посевов. Для облегчения данной задачи применяется метод спектрометрии (Yakushev, 2018).

С помощью листового спектрометра, на основе различных спектров отражения, определяется количество соединений – хлорофилла, антоцианов, каротиноидов. Полученные спектральные данные применяются для лучшего понимания физиологических процессов растений в режиме реального времени в полевых условиях (Kinhal, 2022).

Для понимания фотосинтетической деятельности растений важное значение приобретают представления о взаимосвязи этого процесса с азотным обменом, а именно с ассоциативной азотфиксацией в агроценозе.

Анализ фотосинтеза растений является на данный момент одним из самых широко используемых методов, доступных физиологам и экофизиологам (Maxwell, Johnson, 2000). В данное время разрабатываются и применяются различные приборы и методики для контроля за происходящими в растениях процессами (Smashevsky, 2014). Результаты изучения реакции растительного покрова на климатические факторы посредством спектрометрии показывают высокую зависимость динамики растительности от условий возделывания (Essaadia et al., 2022).

Путем применения метода спектрометрии получают большой объем информации о состоянии растений, который выражается вегетационными индексами. Они рассчитываются путем проведения операций с разными световыми каналами и позволяют классифицировать исследуемые объекты по состоянию биомассы (Zharikova et al., 2022). Главным преимуществом применения вегетационных индексов является возможность оценить с их помощью степень угнетенного состояния растений в режиме реального времени.

Основным путем снабжения небобовых растений биологическим азотом признается ассоциативная азотфиксация (Westhoff, 2009). Фактором, определяющим ее эффективность, является применение биологических препаратов, созданных на основе активных штаммов микроорганизмов, обладающих повышенной способностью к ассоциации с культурными растениями и интенсивной азотфиксацией (Tikhonovich, Provorov, 2011; Tikhonovich, Zavalin, 2016). Микробная азотфиксация играет ключевую роль в балансе азота в биосфере и по своей значимости для живой природы сравнима только с другим глобальным процессом – фотосинтезом (Umarov, 2009). Активизация азотфиксации может происходить как при бактеризации семян, так и при синтезе физиологически активных веществ (Zlotnikov, 1998).

Фиксация азота и выработка фитогормонов микроорганизмами считаются наиболее важными элементами стимулирования роста растений. Интенсивность стимулирования культур, особенно зерновых, включая перенос фиксированного азота от бактерий к растению, зависит от эффективного взаимодействия генотипа растения, вида бактерий и типа почв (Almetov et al., 2001; Souza et al., 2014).

Известно, что фотосинтетическая деятельность растений существенно влияет на динамику и интенсивность азотфиксации, а также повышает продуктивность сортов в экосистеме. Отмечается положительный эффект комплексной обработки растений препаратами микро- и макроэлементов как одного из способов снижения нарушений процесса азотного питания. При этом увеличивается адаптационный потенциал растений (Mudrik, Luchitskaya, 2014).

Небобовые растения образуют расширенную нишу для различных видов азотфиксирующих бактерий. Эти бактерии развиваются внутри растения, успешно колонизируя корни, стебли и листья. Во время ассоциации бактерии приносят пользу хозяину, заметно увеличивая активность развития растения и урожайность. В этом отношении богатство азотфиксирующей флоры небобовых растений и степень их взаимодействия с хозяином определенно вселяют надежду на разработку экологически чистой альтернативы азотным удобрениям. Внесение в почву (с семенами) активных штаммов ризосферных микроорганизмов в большинстве случаев обеспечивает существенный рост интенсивности связывания атмосферного азота в злаковых агроценозах (Schott, 2007).

Интродукция ризосферных бактерий *Arthrobacter mysorens* 7 и *Flavobacterium* sp. стимулирует рост растений вследствие подавления фитопатогенных микроорганизмов, увеличения доступности в почве и поглощения растениями питательных элементов и активизации микробиологической азотфиксации в ризосфере (Shabayev, 2006; Glick et al., 2007).

Вопросы эффективности внесения бактерий в ризосферу зерновых, их воздействия на активность процесса ассоциативной азотфиксации, рост и развитие растений, а также урожайность возделываемых сортов в условиях Западной Сибири изучены недостаточно.

Цель исследования – анализ продукционного процесса растений яровой пшеницы и формирование продуктивности сортов под воздействием бактериальных препаратов комплексного действия в условиях Омского Прииртышья.

Материалы и методы

Исследования проведены в южной лесостепи Омской области, в полевом опыте определяли влияние биопрепаратов «Мизорин» и «Флавобактерин» (производство ВНИИ сельскохозяйственной микробиологии, г. Санкт-Петербург, Пушкин) на интенсивность роста и развития растений новых сортов пшеницы омской селекции в зависимости от активности процесса азотфиксации ризосферы.

Схема опыта предполагала изучение следующих вариантов: агрокультура (фактор А) – сорта яровой мягкой пшеницы ‘Омская 42’, ‘Омская 44’, ‘Тарская 12’ и сорт яровой твердой пшеницы ‘Омский Коралл’; бактериальный препарат для инокуляции семян (фактор В) – без препарата, с биопрепаратом «Мизорин», с биопрепаратом «Флавобактерин». Действующее начало биопрепарата «Мизорин» – *Arthrobacter mysorens* 7, действующее начало биопрепарата «Флавобактерин» – *Flavobacterium* sp.

Инокуляцию семян проводили в день посева рекомендованной дозой. Площадь одной делянки – 13,5 м^2 (15 × 0,9 м), предшественник – пар. Повторность вариантов 4-кратная. Площадь под опытом – 942 м^2. Отбор проб

ризосферы проводили в фазы развития растений: кущение (июнь), колошение (июль), налив зерна (август). Посев культур выполнен в оптимальные сроки с проведением комплекса весенне-полевых работ и рекомендованной нормой высева.

Почва опытного участка лугово-черноземная среднемощная среднегумусная тяжелосуглинистая, с содержанием в пахотном (0–20 см) слое гумуса – 6,5%, общего азота – 0,32%, pH водн. – 6,5. Содержание нитратного азота в почве – до 10 мг/кг в слое 0–20 см (очень низкое), подвижного фосфора и калия (по Чирикову) – соответственно 120 и 297 мг/кг (высокое и очень высокое).

Азотфиксирующую активность ризосферы определяли при помощи ацетиленового метода по восстановлению ацетилена в этилен методом газовой хроматографии на газовом хроматографе «Хроматэк – Кристалл 5000», отбор проб проводили в течение двух лет исследований (n = 6) три раза за вегетационный период в фенологические фазы «кущение», «колошение» и «налив зерна») (Umarov, 1976).

Спектрометрический анализ растений проведен посредством портативного миниспектрометра CI-710 по 37 вегетационным индексам (Electronic Supplementary Materials)[1].

Портативный миниспектрометр CI-710 работает в следующих режимах измерения: коэффициент отражения (показывает свет, который был отражен или рассеян от образца), коэффициент пропускания (сравнивает свет, прошедший через образец, с непрошедшим светом), режим поглощения, диапазон спектров (The use of vegetation indices..., 2022; https://cid-inc.com/plant-science-tools/leaf-spectroscopy/ci-710-miniature-leaf-spectrometer/). Измерения проводились на 10 флаговых листьях каждого сорта в фазах колошения и налива зерна.

Проведена математическая обработка данных (вариационная статистика, корреляционный анализы) (Dospekhov, 1985) с использованием программного пакета Microsoft Office Excel 2007. Анализ главных компонент (Principal Component Analysis – PCA) спектрометрических характеристик проведен с помощью пакета программ Office и R version 4.2.2.

Результаты и обсуждение

В полевых опытах при выращивании сортов яровой пшеницы и предпосевной обработке семян биопрепаратами «Мизорин» и «Флавобактерин» установлено усиление азотфиксирующей активности в ризосфере. Процесс азотфиксации усиливался и достигал максимума к периоду налива зерна. Уровень азотфиксирующей активности в процессе роста инокулированных растений яровой мягкой пшеницы сорта ‘Омская 42’ был на 123 и 122% выше контроля в период кущения, на 87 и 63% – в период налива зерна (таблица).

В процессе роста растений яровой мягкой пшеницы сортов ‘Тарская 12’ и ‘Омская 44’ наблюдали усиление активности азотфиксации в ризосфере при внесении диазотрофных бактерий. Азотфиксирующая активность в ризосфере инокулированных растений сорта ‘Тарская 12’ была наибольшей при применении флавобактерина, увеличиваясь, в зависимости от фазы, на 35–50% относительно контроля. Применение мизорина приводило к снижению процесса в фазу кущения; можно предположить конкуренцию внесенных микроорганизмов с аборигенной микрофлорой; в дальнейшем, по мере развития культуры, азотфиксирующая способность несущественно возрастала по отношению к контролю. На активность ассоциативной азотфиксации в ризосфере пшеницы ‘Омская 44’ также наибольшее благоприятное воздействие оказала интродукция в почву бактерий рода *Flavobacterium* sp.: усиление процесса составило от 37 до 48% в сравнении с вариантом контроля.

Влияние *Arthrobacter mysorens* 7 оказало достоверный стимулирующий эффект, рост интенсивности процесса составил от 36 до 45%. Обнаружение азотфиксирующей активности в ризосфере зерновых культур при инокуляции фиксирующими атмосферный азот бактериями подтверждает, что происходит образование ассоциаций внесенных бактерий с аборигенными диазотрофными бактериями, также обладающими способностью к фиксации азота воздуха. Усиление азотфиксирующей активности в ризосфере при внесении бактерий *Arthrobacter mysorens* 7 и *Flavobacterium* sp. может быть связано с увеличением доступности в почве химических элементов, участвующих в микробиологической фиксации молекулярного азота (Mineev et al., 1992).

В ризосфере растений сорта яровой твердой пшеницы ‘Омский Коралл’ в фазу колошения при применении флавобактерина наблюдали снижение активности азотфиксации на 37% к контролю, к фазе налива спад численности тестируемой группы сменился стимуляцией их роста. Известно, что эффективность применяемых препаратов во многом определяется взаимодействием с коренными обитателями почвы. При инокуляции в почву попадают микроорганизмы, способные оказывать определенное воздействие (в том числе и негативное) на аборигенную микрофлору и вмешиваться в ход микробных сукцессий с нарушением определенного равновесного сообщества (Kozhevin, 2023).

Спектрометрический анализ показал, что предпосевная обработка семян биопрепаратами оказывает благоприятное воздействие на рост и развитие растений в течение всего периода вегетации. Также очевидна сортовая специфика.

Так, сорта яровой мягкой пшеницы ‘Омская 42’ (рис. 1) и яровой твердой пшеницы ‘Омский Коралл’ характеризовались повышенными вегетационными индексами по отношению к контролю (как в фазе колошения, так и налива зерна) на фоне обработки семян флавобактерином:

– TCARI в фазе колошения составил 28,9 и 32,2 у сортов ‘Омская 42’ и ‘Омский Коралл’ соответственно;

– MCARI – 108,1 и 110,5 в фазе колошения; 43,5 у сорта ‘Омский Коралл’ в фазе налива зерна;

– SPAD – 40,5 (‘Омская 42’) и 38,2 (‘Омский Коралл’) в фазе колошения; 5,6 (‘Омская 42’) в фазе налива зерна.

Значительное влияние на развитие растений, в зависимости от применения биопрепаратов, подтверждается индексами хлорофилла. У сортов ‘Омская 42’ и ‘Омский Коралл’ отмечен рост данных индексов на фоне обработки флавобактерином в фазе колошения: CPHLT – 19,0 и 20,2; CPHLB – 12,0 и 12,8; CPHLA – 7,0 и 7,4 соответственно, – что превышало значения индексов у растений с обработкой мизорином, но оставалось на уровне контроля.

В следующей фазе показатели индексов хлорофилла у сортов ‘Омская 42’ и ‘Омский Коралл’ несколько снижаются, но достоверно превышают аналогичные показатели контроля и участка с обработкой мизорином: CPHLT –

[1] Приложение представлено в онлайн-формате. Электронная версия статьи: https://doi.org/10.30901/2227-8834-2024-4-81-93 / Electronic Supplementary Materials. The online version of this article: https://doi.org/10.30901/2227-8834-2024-4-81-93

Таблица. Влияние бактериальных препаратов на активность ассоциативной азотфиксации в ризосфере зерновых культур, нМ C_2H_4 / 100 г почвы (n = 6, $\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$)

Table. The effect of bacterial preparations on the activity of associative nitrogen fixation in the rhizosphere of cereals, nM C_2H_4 / 100 g of soil (n = 6, $\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$)

Фазы развития растений / Phases of plant development	Варианты		
	Контроль (без инокуляции) / Control (without inoculation)	Мизорин / Mizorin	Флавобактерин / Flavobacterin
Пшеница мягкая 'Омская 42'			
Кущение	67,3 ± 10,3	150,7 ± 13,3*	149,0 ± 30,4*
Колошение	134,3 ± 13,4	237,0 ± 15,9*	269,0 ± 48,5*
Налив зерна	172,0 ± 4,0	322,0 ± 39,1*	281,0 ± 22,6*
Пшеница мягкая 'Тарская 12'			
Кущение	114,3 ± 7,7	79,8 ± 2,0**	154,3 ± 12,2*
Колошение	160,0 ± 14,4	166,0 ± 5,1	189,3 ± 16,3*
Налив зерна	120,3 ± 7,7	142,7 ± 11,7	180,7 ± 34,9*
Пшеница мягкая 'Омская 44'			
Кущение	124,7 ± 15,8	131,7 ± 17,2	184,0 ± 15,6*
Колошение	138,7 ± 11,1	188,3 ± 6,2*	189,5 ± 35,0*
Налив зерна	192,0 ± 33,2	278,0 ± 37,3*	269,7 ± 12,6*
Пшеница твердая 'Омский коралл'			
Кущение	133,7 ± 12,8	217,6 ± 23,1*	181,0 ± 28,9*
Колошение	136,3 ± 12,2	140,0 ± 14,6	86,2 ± 12,1**
Налив зерна	375,4 ± 25,3	393,2 ± 31,7	554,5 ± 112,1*
$НСР_{05(фаза\ кущения)}$ =12,3; $НСР_{05(фаза\ колошения)}$ =14,3; $НСР_{05(фаза\ налива\ зерна)}$ =35,5			

Примечание: $\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$ – средняя арифметическая ± стандартная ошибка средней арифметической; * – значения достоверно выше контроля; ** – значения достоверно ниже контроля; n – количество аналитических определений

Note: $\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$ – arithmetic mean ± standard error of the arithmetic mean; * – values significantly higher than the control; ** – values significantly lower than the control; n – number of analytical definitions

12,2 и 16,1; CPHLB – 8,1 и 9,4; CPHLA – 4,1 и 6,6. Отмечено повышение индекса содержания хлорофилла (CCI) по сравнению с предыдущей фазой – 2,0 и 3,8.

Сорт яровой мягкой пшеницы 'Тарская 12' в фазе колошения демонстрировал активное развитие растений на фоне обработки семян флавобактерином: TCARI – 29,0; SPAD – 42,0; MCARI – 110,7; CPHLT – 24,3; CPHLB – 15,2; CPHLA – 9,0; CCI – 26,2. В фазе налива зерна повышенное значение вегетационных индексов у сорта 'Тарская 12' отмечено уже на фоне обработки семян мизорином: TCARI – 53,0; SPAD – 7,6; MCARI1 – 63,1.

Характерной особенностью сорта яровой мягкой пшеницы 'Омская 44' является интенсивное развитие растений на двух фонах в фазе колошения: TCARI – 22,6 и 23,9 по флавобактерину и мизорину соответственно; SPAD – 41,1 и 41,2; MCARI – 107,5 и 95,2; CPHLT – 30,7 и 20,9; CPHLB – 19,3 и 13,2; CPHLA – 11,3 и 7,6; CCI – 31,5 и 24,8.

В фазе налива зерна вегетационные индексы сорта 'Омская 44' по опытам с флавобактерином и мизорином составили: SPAD – 4,2 и 8,8; MRESRI – 9,6 и 8,1; MCARI1 – 4,2 и 4,5; FRI – 2,4 и 3,1; Ctr1 – 4,4 и 2,6; CPHLT – 10,2 и 12,9; CPHLB – 6,8 и 8,6; CPHLA – 3,4 и 4,2; CCI – 1,7 и 2,6 соответственно.

Таким образом, исследование вегетационных индексов показало их увеличение по отношению к контролю на фонах применения биопрепаратов. То есть улучшение питания растений способствует изменению метаболизма в сторону приспособления к меняющимся условиям вегетации.

Для анализа исходных данных мы выбрали метод главных компонент (Principal Component Analysis – PCA), который является одним из основных способов уменьшения размерности данных; при этом потери информации минимальны. Целью применения PCA являлась проверка гипотезы о линейной зависимости развития растений от применения бипрепаратов. Имеющиеся данные по вегетационным индексам используются на диаграмме в качестве обозначения точек в системе координат, построенной по методу PCA (рис. 2, 3).

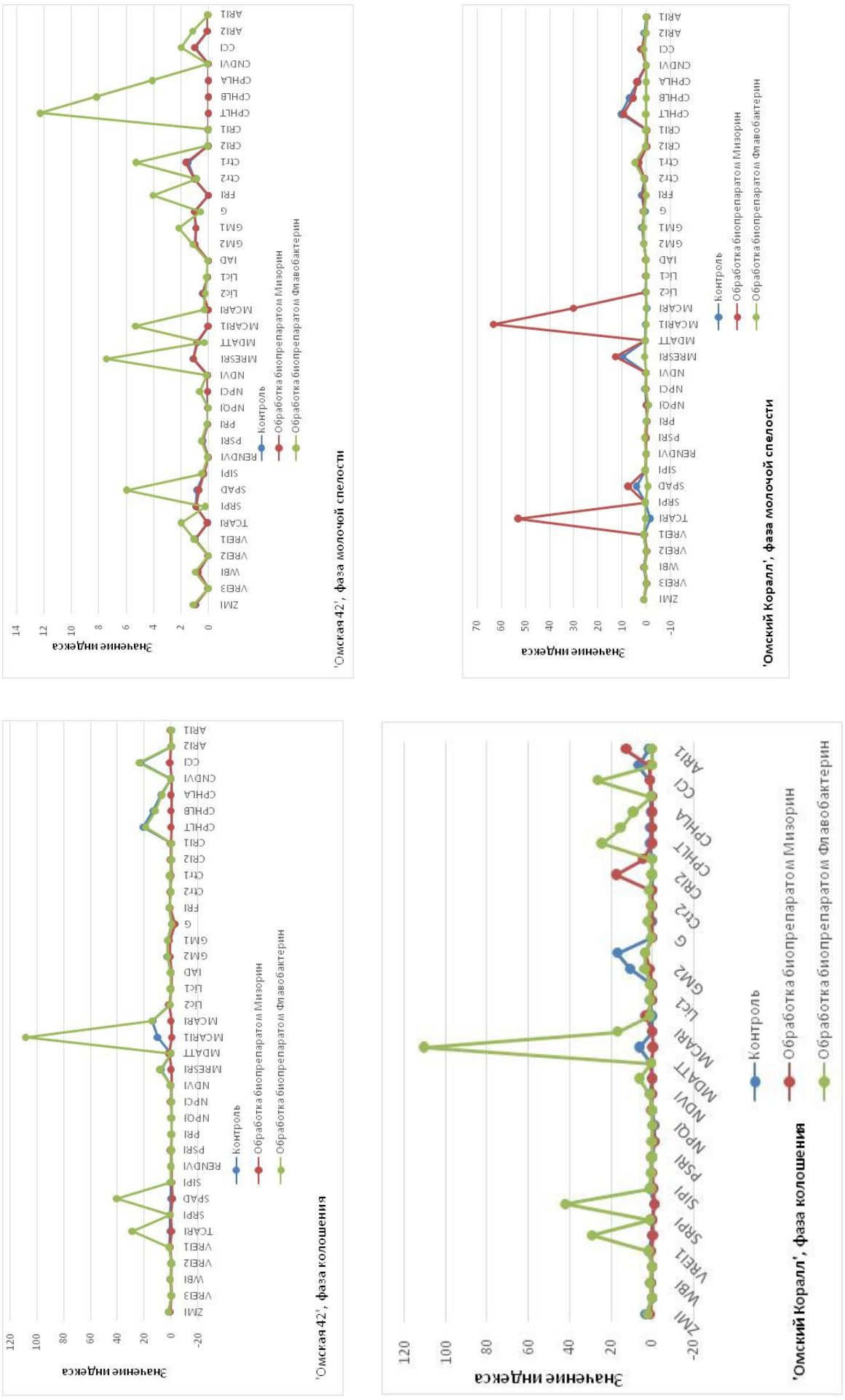


Рис. 1. Вегетационные индексы сортов яровой мягкой и твердой пшеницы
Fig. 1. Vegetation indices of spring bread and durum wheat cultivars

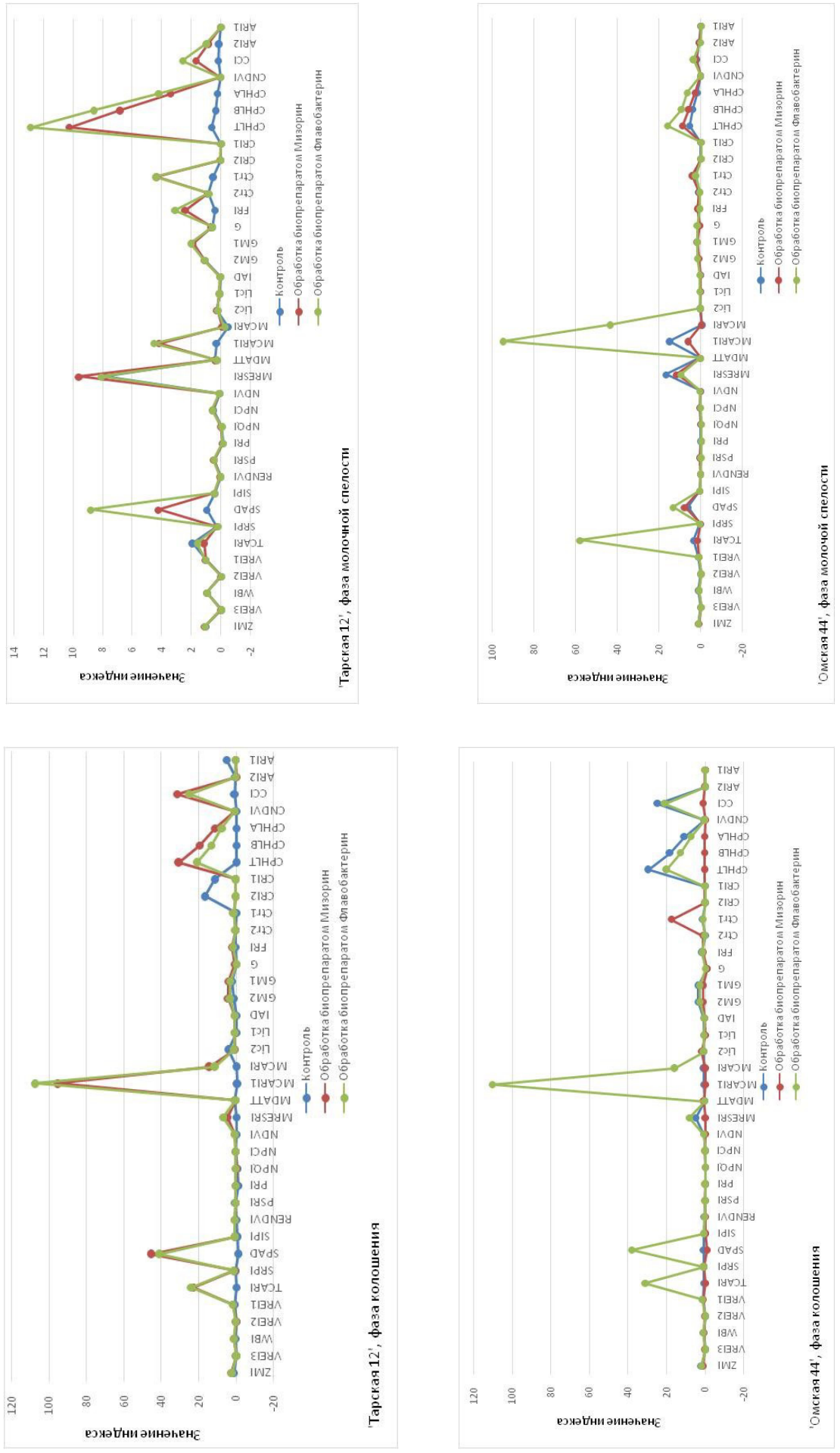


Рис. 1. Вегетационные индексы сортов яровой мягкой и твердой пшеницы (окончание)

Fig. 1. Vegetation indices of spring bread and durum wheat cultivars (the end)

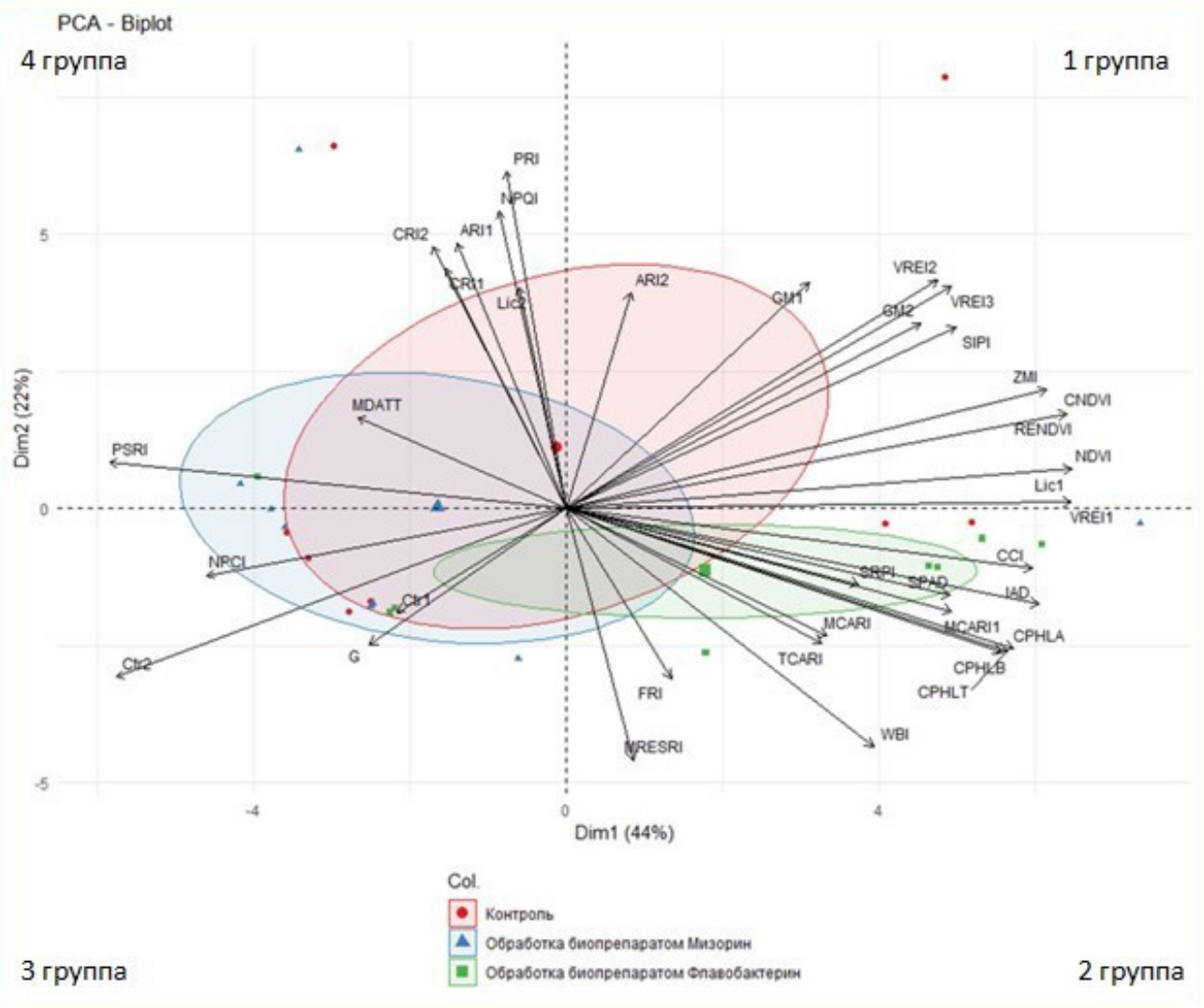


Рис. 2. Анализ главных компонент индексов спектрометра CI-710 в зависимости от применения биопрепаратов (здесь и далее – ось Dim1 показывает вклад в дисперсию первой главной компоненты, ось Dim2 – вклад в дисперсию второй главной компоненты; эллипс концентрации характеризует достоверность каждой группы)

Fig. 2. Principal component analysis of the CI-710 spectrometer indices depending on the use of biological products (here and further, the Dim1 axis shows the contribution of the first principal component to the dispersion, and the Dim2 axis shows the contribution of the second principal component to the dispersion; the concentration ellipse characterizes the statistical significance of each group)

Согласно данным биплота (см. рис. 2), все вегетационные индексы разделились на четыре группы (квадранта); угол между векторами указывает на коэффициент корреляции между индексами. В квадрант первой группы вошли индексы ARI2, GM1, GM2, VREI2, VREI3, ZMI, SIPI, CNDVI, RENDVI, NDVI, Lic1, имеющие обратную корреляцию с индексами третьей группы (G, Ctr1, Ctr2, NPCI). Индексы второй группы (VREI1, CCI, SPAD, SRPI, IAD, MCARI, MCARI1, CPHLT, CPHLB, CPHLA, WBI, FRI, TCARI, MRESRI) отрицательно коррелируют с индексами квадранта четвертой группы (PSRI, MDATT, CRI1, CRI2, ARI1, PRI, NPCI, Lic2).

Каждый вектор биплота (см. рис. 2) указывает направление резкого увеличения значений для соответствующих индексов. Так, для контрольного варианта характерны индексы Лихтенталера 1 и 2 (Lic1, Lic2), Зарко-Техады и Миллера (ZMI), а также индекс отражения антоцианина 1 (ARI1), которые свидетельствуют о стрессовом состоянии растений на данном фоне. О преждевременной дихромации свидетельствуют также индексы фотохимического отражения (PRI), отражения каротиноидов (CRI1) и антоцианов (ARI1 и ARI2); отмечается высокая изменчивость индекса поверхности листьев (SIPI).

На фоне применения биопрепаратов наблюдается увеличение содержания хлорофилла в листьях, о чем свидетельствуют индексы: по мизорину – NPCI, Ctr 1, Ctr 2, G; по флавобактерину – MCARI 1, MCARI, TCARI, CCI, CPHLA, CPHLB, CPHLT. Также на фоне флавобактерина увеличились индексы отражения флавонолов (FRI), анализа почвы и растений (SPAD) и водный индекс (WBI).

Длина вектора указывает на вклад, вносимый каждым показателем в общий анализ данных. Согласно данным биплота, все представленные индексы важны для анализа состояния растений. Наиболее важными показателями являются индекс отражения старения растений (PSRI) и индекс Картера2 (Ctr2), которые указывает на содержание хлорофилла и его сравнение с объемом каротиноидов. Наименее важны (согласно длине вектора) ин-

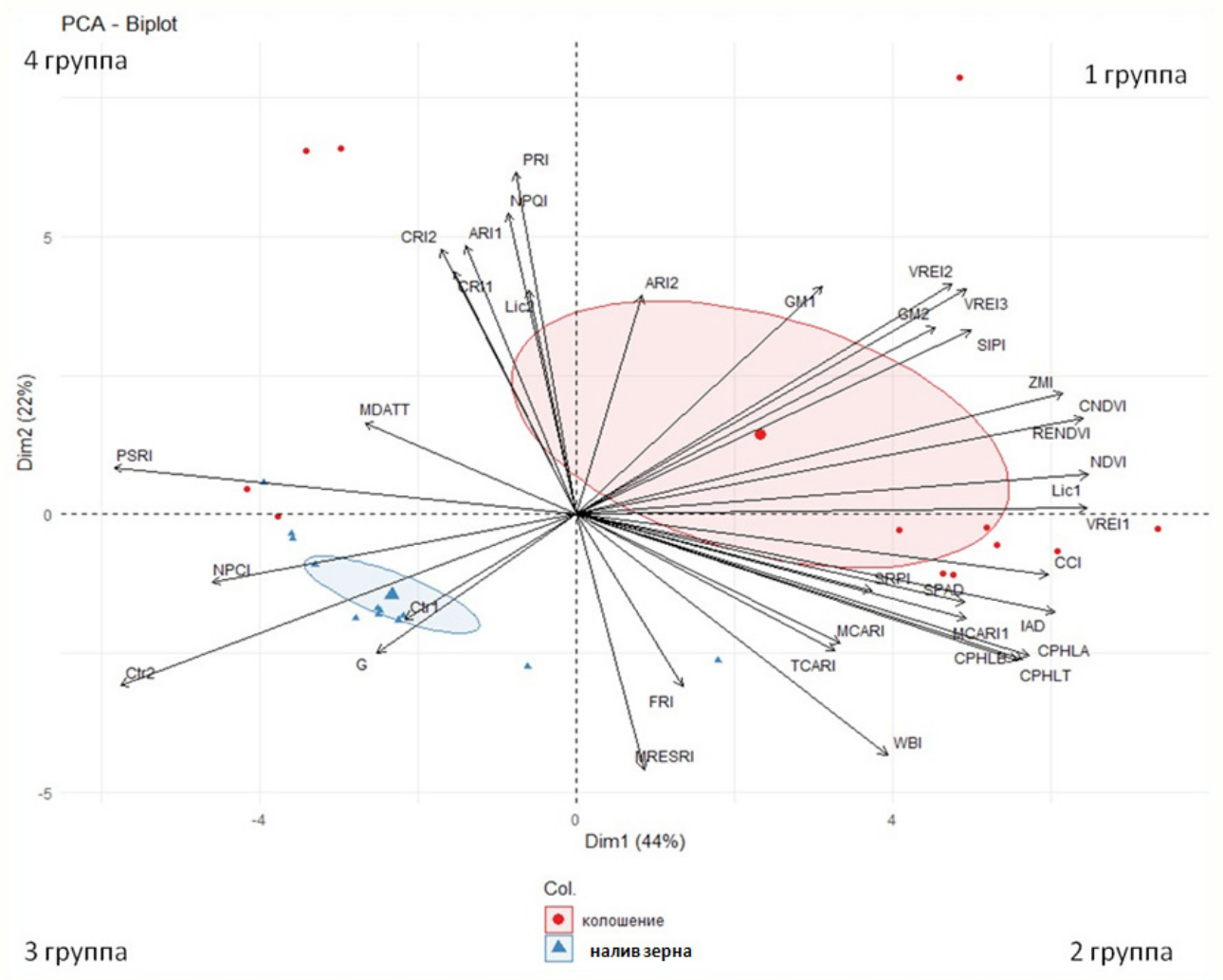


Рис. 3. Анализ главных компонент индексов спектрометра CI-710 в зависимости от фенологической фазы
Fig. 3. Principal component analysis of the CI-710 spectrometer indices depending on the phenological phase

дексы Ctr1, MDATT, Lic2, ARI2 и GM1, которые в некотором роде дублируются аналогичными индексами.

Поскольку первая компонента (Dim1) определена таким образом, что основная доля информации содержится именно в ней (дисперсия в направлении этой компоненты максимальна), и вторая компонента (Dim2) определяется аналогичным образом, то анализируя собственные значения осей (представляющих дисперсию), можно определить количество главных компонент, объясняющих исходные данные. Так, большую часть вариации первой компоненты (Dim1) объясняют индексы стрессового состояния растений (ZMI = 2,0%; Lic1 = 1,1%), оценки хлорофилла (VREI1 = 0,8%; NDVI = 1,1%; GM1 = 3,7%; GM2 = 3,2%), объем каротиноидов к объему хлорофилла (SIPI = 0,5%) и густоты растительности (CNDVI = 1,4%).

Ко второй компоненте (Dim 2) также относятся индексы оценки хлорофилла VREI2 и VREI3 (2,13 и 2,14% соответственно); к третьей (Dim3) – модифицированный индекс чувствительности к антоцианам (ARI2 = 0,9%) и ксантофилловым пигментам (PRI = 0,5%).

Согласно данным рисунка 3, в фазу колошения преобладающими являлись индексы первой группы (ARI2, GM1, GM2, VREI2, VREI3, SIPI, ZMI, CNDVI, RENDVI, NDVI, Lic1), второй (VREI1, CCI, SPAD, SRPI) и четвертой (CRI1, CRI2, ARI1, Lic2, PRI, NPCI). Для фазы налива зерна характерны индексы квадранта третьей группы (G, Ctr1, Ctr2, NPCI). Именно по перечисленным индексам можно судить о степени развития растений в указанные фенологические фазы.

Таким образом, исследование вегетационных индексов показало их увеличение по отношению к контролю на фонах с применением биопрепаратов. То есть улучшение питания растений способствует изменению метаболизма в сторону приспособления к меняющимся условиям вегетации (Essaadia et al., 2022).

Урожайность является важнейшим показателем сорта, определяющим его производственную ценность (Yusova et al., 2020).

Применение биопрепаратов ассоциативных азотфиксаторов для инокуляции семян пшеницы оказало по одним сортам положительное влияние на урожайность зерна, а по другим снизило их продуктивность. Положительный эффект от инокуляции семян мизорином был получен у пшеницы сорта ‘Омская 42’ (+0,41 т/га к контролю) (рис. 4).

Предпосевная обработка семян флавобактерином увеличивала урожайность пшеницы сорта ‘Омская 42’ на 0,64 т/га; отрицательной на инокуляцию вышеупомянутым биопрепаратом по урожайности зерна была реакция сортов ‘Тарская 12’ и ‘Омская 44’ (снижение в пределах ошибки опыта).

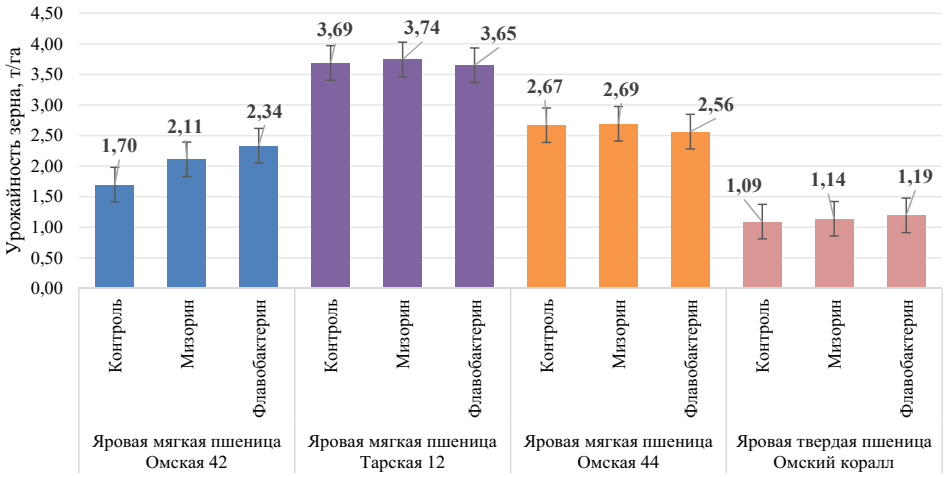


Рис. 4. Урожайность сельскохозяйственных культур в зависимости от применения биопрепаратов ($НСР_{05}$А–'Омская 42', 'Тарская 12', 'Омская 44', 'Омский Коралл' = 0,44; $НСР_{05}$В–контроль, «Мизорин», «Флавобактерин» = 0,31; $НСР_{05}$АВ–взаимодействие вариантов агрокультура × биопрепарат = 0,77)

Fig. 4. Crop yield depending on the use of biological products (SSD_{05}A–'Omskaya 42', 'Tarskaya 12', 'Omskaya 44', 'Omsky Korall' = 0.44; SSD_{05}B–control, Mizorin, Flavobacterin = 0.31; SSD_{05}AB–interaction of the variants of crop × biological product = 0.77)

Таким образом, подтвердилось мнение, что для установления эффективных ассоциативных взаимоотношений между растениями и микроорганизмами необходим тщательный подбор соответствующего штамма не только к культуре, но и к сорту (Vorobeykov et al., 2011).

Возможно, что для получения стабильного результата от применения ассоциативных штаммов бактерий требовалось внесение оптимальной дозы минеральных удобрений с целью компенсации возможных дефицитов и для стимуляции ростовых процессов растений.

Индексы TCARI и SPAD применяются для анализа содержания хлорофилла в растениях; SPAD – с поправкой на почву, что особенно актуально в наших исследованиях на различных фонах биопрепаратов. Имеются свидетельства, что концентрация пигментов хлорофилла тесно связана с фазой созревания, о чем можно судить по индексу SPAD. Индексы TCARI, SPAD, а также нормализованный индекс разницы вегетации (NDVI) являются точным предиктором фенологической стадии развития (Vincini et al., 2012; Guermazi et al., 2024).

Данные корреляционного анализа показали тесную взаимосвязь активности азотфиксации с урожайностью у всех исследуемых сортов (r = 0,83–0,93) в фазе налива зерна. Также, учитывая прямую сильную сопряженность индексов TCARI и SPAD с активностью азотфиксации (r = 0,69–0,96 и r = 0,45–0,98 соответственно) и с урожайностью (r = 0,76–0,99 и r = 0,75–0,94 соответственно) в фазе налива зерна, по ним можно судить о потенциальной урожайности сорта.

Согласно литературным источникам, метод оценки по перечисленным индексам имеет тесную взаимосвязь с лабораторными данными (Guermazi et al., 2024), является оптимальной моделью дистанционного зондирования содержания хлорофилла и имеет большое значение для управления сельскохозяйственным производством и повышения урожайности (You et al., 2012).

Заключение

Таким образом, внесенные бактерии усиливали азотфиксирующую активность в ризосфере в большинстве вариантов опыта. В условиях южной лесостепной зоны Западной Сибири установлено, что стабильно высокие показатели ассоциативной азотфиксации были в ризосфере пшеницы сортов 'Омская 42' и 'Омский Коралл', составляя 150,7–322,0 и 140,0–393,0 нМ C_2H_2/100 г почвы при интродукции бактерий рода *Arthrobacter mysorens* 7, 149,0–281,0 и 86,2–554,5 нМ C_2H_2/100 г почвы при внесении *Flavobacterium* sp. соответственно.

Для идентификации повышенной активности роста и развития растений возможно применение следующих вегетационных индексов: ***фаза колошения:*** TCARI – 27,32 (Lim. 22,6–32,2); MCARI – 106,4 (Lim. 95,2–110,7); SPAD – 40,6 (Lim. 38,2–42,0); CPHLT – 25,02 (Lim. 19,0–30,9); CPHLB – 14,5 (Lim. 12,0–19,3); CPHLA – 8,46 (Lim. 7,0–11,3); CCI – 27,5 (Lim. 24,8–31,5); ***фаза налива зерна:*** CPHLT – 10,4 (Lim. 3,1–16,1); CPHLB – 7,2 (Lim. 3,4–6,6); CPHLA – 4,7 (Lim. 3,4–6,6). По значениям индексов TCARI и SPAD можно судить о потенциальной активности азотфиксации и урожайности сорта.

Главными индексами первой компоненты Dim1 являются ZMI (2,0%), Lic1 (1,1%), VREI1 (0,8%), NDVI (1,1%), GM 1 (3,7%) GM2 (3,2%), SIPI (0,5%), CNDVI (1,4%).

Ко второй компоненте (Dim2) относятся VREI2 (2,13%) и VREI3 (2,14%); к третьей (Dim3) – ARI 2 (0,9%) и PRI (0,5%).

Индексы TCARI и SPAD тесно связаны с активностью азотфиксации (r = 0,69–0,96 и r = 0,45–0,98 соответственно) и с урожайностью (r = 0,76–0,99 и r = 0,75–0,94) в фазе налива зерна, что можно использовать для управления урожайностью.

References / Литература

Almetov N.S., Berdnikov V.V., Volkov E.G., Semenov P.N. The effectiveness of the use of associative nitrogen-fixing biologicals on cereal crop fields (Effektivnost ispolzovaniya assotsiativnykh azotfiksiruyushchikh biopreparatov na posevakh zernovykh kultur). *Byulleten Vserossiyskogo nauchno-issledovatelskogo instituta udobreniy i agropochvovedeniya im. D.N. Pryanishnikova = Bulletin of the D.N. Pryanishnikov All-Russian Research Institute of Fertilizers and Agricultural Soil Science*. 2001;(114):56. [in Russian] (Алметов Н.С., Бердников В.В., Волков Е.Г., Семе-

нов П.Н. Эффективность использования ассоциативных азотфиксирующих биопрепаратов на посевах зерновых культур. *Бюллетень Всероссийского научно-исследовательского института удобрений и агропочвоведения им. Д.Н. Прянишникова*. 2001;(114):56).

CID Bio-Science. CI-710s SpectraVue Leaf Spectrometer. Leaf spectroscopy for rapid non-destructive plant stress measurement: [website]. Available from: https://cid-inc.com/plant-science-tools/leaf-spectroscopy/ci-710-miniature-leaf-spectrometer/ [accessed Jan. 01, 2024].

Dospekhov B.A. Methodology of field trial (with fundamentals of statistical processing of research results) (Metodika polevogo opyta [s osnovami statisticheskoy obrabotki resultatov issledovaniy]). 5th ed. Moscow: Agropromizdat; 1985. [in Russian] (Доспехов Б.А. Методика полевого опыта (с основами статистической обработки результатов исследований). 5-е изд. Москва: Агропромиздат; 1985).

Essaadia A., Abdellah A., Ahmed A., Abdelouahed F., Kamal E. The normalized difference vegetation index (NDVI) of the Zat valley, Marrakech: comparison and dynamics. *Heliyon*. 2022;8(12):e12204. DOI: 10.1016/j.heliyon.2022.e12204

Glick B.R., Todorovic B., Czarny J., Cheng Z., Duan J., McConkey B. Promotion of plant growth by bacterial ACC deaminase. *Critical Reviews in Plant Sciences*. 2007;26(5-6):227-242. DOI: 10.1080/07352680701572966

Guermazi E., Wali A., Ksibi M. Combining remote sensing, SPAD readings, and laboratory analysis for monitoring olive groves and olive oil quality. *Precision Agriculture*. 2024:25(1):65-82. DOI: 10.1007/s11119-023-10058-0

Kanash E.V., Litvinovich A.V., Kovleva A.O., Osipov Yu.A., Salnikov E. Productivity and optical characteristics of three wheat (*Triticum aestivum* L.) varieties under liming and nitrogen fertilization. *Agricultural Biology*. 2018;53(1):61-71. [in Russian] (Канаш Е.В., Литвинович А.В., Ковлева А.О., Осипов Ю.А., Сальников Э. Продуктивность и оптические характеристики трех сортов пшеницы (*Triticum aestivum* L.) при известковании и внесении азотных удобрений. *Сельскохозяйственная биология*. 2018;53(1):61-71). DOI: 10.15389/agrobiology.2018.1.61rus

Kinhal V. Essential applications of leaf spectrometers. CID Bio-Science; 2022. Available from: https://cid-inc.com/blog/6-essential-applications-of-leaf-spectrometers/ [accessed Jun. 01, 2024].

Kozhevin P.A. Soil "health" indicators in soil assessment (review). *Moscow University Bulletin. Series 17. Soil Science.* 2023;78(2):16-25. [in Russian] (Кожевин П.А. Показатели почвенного «здоровья» в оценке почв (обзор). *Вестник Московского университета. Серия 17. Почвоведение*. 2023;78(2):16-25). DOI: 10.55959/MSU0137-0944-17-2023-78-2-16-25

Maxwell K., Johnson G.N. Chlorophyll fluorescence – a practical guide. *Journal of Experimental Botany*. 2000;51(345):659-668. DOI: 10.1093/jxb/51.345.659

Mineev V.G., Safrina O.S., Shabayev V.P. The effect of *Pseudomonas* bacteria on some physiological and biochemical processes in table beet plants (Vliyaniye bakteriy roda *Pseudomonas* na nekotorye fiziologo-biokhimicheskiye protsessy v rasteniyakh stolovoy svekly). *Doklady Vsesoyuznoy akademii selskokhozyaystvennykh nauk im. V.I. Lenina = Reports of the V.I. Lenin All-Union Academy of Agricultural Sciences*. 1992;(1):16-21. [in Russian] (Минеев В.Г., Сафрина О.С., Шабаев В.П. Влияние бактерий рода *Pseudomonas* на некоторые физиолого-биохимические процессы в растениях столовой свеклы. *Доклады Всесоюзной академии сельскохозяйственных наук им. В.И. Ленина*. 1992;(1):16-21).

Mudrik V.A., Luchitskaya O.A. Effect of microfertilizers activating associative nitrogen fixation on the drought and cold resistance of spring and winter wheat. *Agricultural Chemistry*. 2014;(4):70-73. [in Russian] (Мудрик В.А., Лучицкая О.А. Влияние препаратов микроудобрений, активизирующих ассоциативную азотфиксацию, на засухо- и холодоустойчивость растений яровой пшеницы. *Агрохимия*. 2014;(4):70-73).

Schott P.R. Fixation of atmospheric nitrogen in annual agrocenoses (Fiksatsiya atmosfernogo azota v odnoletnikh agrotsenozakh). Barnaul: Azbuka; 2007. [in Russian] (Шотт П.Р. Фиксация атмосферного азота в однолетних агроценозах. Барнаул: Азбука; 2007).

Shabayev V.P. Nitrogen nutrition and productivity of pea and oat plants inoculated with *Pseudomonas fluorescens* 20. *Agricultural Chemistry.* 2006;(10):28-32. [in Russian] (Шабаев В.П. Азотное питание и продуктивность растений гороха и овса при инокуляции бактерией *Pseudomonas fluorescens* 20. *Агрохимия*. 2006;(10):28-32).

Smashevsky N. Ecology of photosynthesis. *Astrakhan Bulletin for Environmental Education.* 2014;2(28):165-180. [in Russian] (Смашевский Н.Д. Экология фотосинтеза. *Астраханский вестник экологического образования*. 2014;2(28):165-180).

Souza E.M., Chubatsu L.S., Huergo L.F., Monteiro R., Camilios-Neto D., Wassem R. et al. Use of nitrogen-fixing bacteria to improve agricultural productivity. *BMC Proceedings*. 2014;8 Suppl 4:O23. DOI: 10.1186/1753-6561-8-S4-O23

The use of vegetation indices for vegetation analysis (Ispolzovaniye vegetatsionnykh indeksov dlya analiza rastitelnosti). Proxima; 2022. [in Russian] (Использование вегетационных индексов для анализа растительности. Proxima; 2022). URL: https://gisproxima.ru/ispolzovanie_vegetatsionnyh_indeksov [дата обращения: 24.01.2024].

Tikhonovich I.A., Provorov N.A. Agricultural microbiology as the basis of ecologically sustainable agriculture: fundamental and applied aspects. *Agricultural Biology.* 2011;46(3):3-9. [in Russian] (Тихонович И.А., Проворов Н.А. Сельскохозяйственная микробиология как основа экологически устойчивого агропроизводства: фундаментальные и прикладные аспекты. *Сельскохозяйственная биология*. 2011; 46(3):3-9).

Tikhonovich I.A., Zavalin A.A. Application potential of nitrogen-fixing and phytostimulating microorganisms for increasing the efficiency of the agroindustrial complex and improving the agroecological situation in Russian Federation. *Plodorodie = Fertility*. 2016;5(92):28-32. [in Russian] (Тихонович И.А., Завалин А.А. Перспективы использования азотфиксирующих и фитостимулирующих микроорганизмов для повышения эффективности агропромышленного комплекса и улучшения агроэкологической ситуации РФ. *Плодородие*. 2016;5(92):28-32).

Umarov M.M. Acetylene method for studying nitrogen fixation in soil microbiological studies (Atsetilenovy metod izucheniya azotfiksatsii v pochvenno-mikrobiologicheskikh issledovaniyakh). *Eurasian Soil Science*. 1976;(1):119-123. [in Russian] (Умаров М.М. Ацетиленовый метод изучения азотфиксации в почвенно-микробиологических исследованиях. *Почвоведение*. 1976;(1):119-123).

Umarov M.M. The associative nitrogen fixation in biosphere. *Agrochemistry and Ecology Problems*. 2009;(2):22-26. [in Russian] (Умаров М.М. Азотфиксация в ассоциациях организмов. *Проблемы агрохимии и экологии*. 2009;(2):22-26).

Umarov M.M., Kurakov A.V., Stepanov A.L. Microbiological transformation of nitrogen in soil (Mikrobiologicheskaya transformatsiya azota v pochve). Moscow: GEOS; 2007. [in Russian] (Умаров М.М., Кураков А.В., Степанов А.Л. Микробиологическая трансформация азота в почве. Москва: ГЕОС; 2007).

Vincini M., Amaducci S., Frazzi E. Sensitivity of Sentinel-2 Red-Edge bands to leaf chlorophyll concentration in winter wheat. In: L. Ouwehand (ed). *Proceedings of the First Sentinel-2 Preparatory Symposium; 23–27 April, 2012; Frascati, Italy*. Noordwijk: ESA Communications; 2012. p.12.

Vorobeykov G.A., Pavlova T.K., Kondrat S.V., Lebedev V.N., Yurgina V.S., Muratova R.R. et al. A study of associative rhizobacteria efficiency for economic plants. *Izvestia: Herzen University Journal of Humanities and Sciences*. 2011;(141):114-123. [in Russian] (Воробейков Г.А., Павлова Т.К., Кондрат С.В., Лебедев В.Н., Юргина В.С., Муратова Р.Р. и др. Исследование эффективности штаммов ассоциативных ризобактерий в посевах различных видов растений. *Известия Российского государственного педагогического университета им. А.И. Герцена*. 2011;(141):114-123).

Westhoff P. The economics of biological nitrogen fixation in the global economy. In: D.W. Emerich, H.B. Krishnan (eds). *Nitrogen Fixation in Crop Production. Vol. 52*. Madison, WI: American Society of Agronomy; 2009. p.309-328. DOI: 10.2134/agronmonogr52.c11

Yakushev V.P. Remote methods and tools in information support of precision agriculture: state and prospects (Distantsionnye metody i sredstva v informatsionnom obespechenii tochnogo zemledeliya: sostoyaniye i perspektivy). In: *Proceedings of the II All-Russian Scientific Conference with International Participation "Application of Earth Remote Sensing Tools in Agriculture"; St. Petersburg, September 26–28, 2018 (Materialy II Vserossiyskoy nauchnoy konferentsii s mezhdunarodnym uchastiyem "Primeneniye sredstv distantsionnogo zondirovaniya Zemli v selskom khozyaystve"; Sankt-Peterburg, 26–28 sentyabrya 2018 g.)*. St. Petersburg: Agrophysical Research Institute; 2018. p.3-11. [in Russian] (Якушев В.П. Дистанционные методы и средства в информационном обеспечении точного земледелия: состояние и перспективы. В кн.: *Материалы II Всероссийской научной конференции с международным участием «Применение средств дистанционного зондирования Земли в сельском хозяйстве»; Санкт-Петербург, 26–28 сентября 2018 г.* Санкт-Петербург: Агрофизический научно-исследовательский институт; 2018. С.3-11). DOI: 10.25695/agrophysica.2018.2.18484

You M.M., Chang Q.R., Tian M.L., Ban S.T., Yu J.Y., Zhang Z.R. Estimation of rapeseed leaf SPAD value based on random forest regression. *Agricultural Research in the Arid Areas*. 2019;37(1):74-81. DOI: 10.7606/j.issn.1000-7601.2019.01.10

Yusova O.A., Nikolaev P.N., Vasiukevich V.S., Aniskov N.I., Safonova I.V. Spring grain quality of Omsk oat varieties in the extreme environmental conditions. *Bulletin of NSAU (Novosibirsk State Agrarian University)*. 2020;2(55):84-96. [in Russian] (Юсова О.А., Николаев П.Н., Васюкевич В.С., Аниськов Н.И., Сафонова И.В. Уровень качества зерна Омских сортов овса ярового в контрастных экологических условиях. *Вестник НГАУ (Новосибирский государственный аграрный университет)*. 2020;2(55):84-96). DOI: 10.31677/2072-6724-2020-55-2-84-96

Zharikova E.P., Grigoriev J.Yu., Grigorieva A.L. Artificial intelligence methods for detecting water pollution. *IOP Conference Series: Earth and Environmental Science*. 2022;988:022082. DOI: 10.1088/1755-1315/988/2/022082

Zlotnikov A.K. Rhizosphere nitrogen-fixing association of *Bacillus firmus – Klebsiella terrigena* and its effect on spring barley during inoculation (Rizosfernaya azotfiksiruyushchaya assotsiatsiya *Bacillus firmus – Klebsiella terrigena* i yeye vliyaniye na yarovoy yachmen pri inokulyatsi) [dissertation]. Moscow: Moscow State University; 1998. [in Russian] (Злотников А.К. Ризосферная азотфиксирующая ассоциация *Bacillus firmus – Klebsiella terrigena* и ее влияние на яровой ячмень при инокуляции: дис. … канд. биол. наук. Москва: Московский государственный университет; 1998). URL: https://www.dissercat.com/content/rizosfernaya-azotfiksiruyushchaya-assotsiatsiya-bacillus-firmus-klebsiella-terrigena-i-ee-vl [дата обращения: 03.06.2024].

Информация об авторах

Наталья Николаевна Шулико, кандидат сельскохозяйственных наук, заведующая лабораторией, Омский аграрный научный центр, 644012 Россия, Омск, пр. Королева, 26, shuliko@anc55.ru, https://orcid.org/0000-0001-5641-434X

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

Алина Андреевна Киселёва, младший научный сотрудник, Омский аграрный научный центр, 644012 Россия, Омск, пр. Королева, 26, veybender@anc55.ru, https://orcid.org/0000-0002-5089-3703

Елена Васильевна Тукмачева, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, Омский аграрный научный центр, 644012 Россия, Омск, пр. Королева, 26, tukmacheva@anc55.ru, https://orcid.org/0000-0002-1312-3881

Вадим Станиславович Юсов, кандидат сельскохозяйственных наук, заведующий лабораторией, Омский аграрный научный центр, 644012 Россия, Омск, пр. Королева, 26, vs_ysov@rambler.ru, https://orcid.org/0000-0002-4159-3872

Екатерина Владимировна Кубасова, кандидат сельскохозяйственных наук, старший научный сотрудник, Омский аграрный научный центр, 644012 Россия, Омск, пр. Королева, 26, kubasova@anc55.ru, https://orcid.org/0009-0003-3166-0028

Ирина Анатольевна Корчагина, кандидат сельскохозяйственных наук, старший научный сотрудник, Омский аграрный научный центр, 644012 Россия, Омск, пр. Королева, 26, korchagina@anc55.ru, https://orcid.org/0000-0001-5188-7148

Артем Юрьевич Тимохин, кандидат сельскохозяйственных наук, заведующий лабораторией, Омский аграрный научный центр, 644012 Россия, Омск, пр. Королева, 26, timokhin@anc55.ru, https://orcid.org/0000-0002-5120-4068

Information about the authors

Natalia N. Shuliko, Cand. Sci. (Agriculture), Head of a Laboratory, Omsk Agricultural Scientific Center, 26 Koroleva Ave., Omsk 644012, Russia, shuliko@anc55.ru, https://orcid.org/0000-0001-5641-434X

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

Alina A. Kiselyova, Associate Researcher, Omsk Agricultural Scientific Center, 26 Koroleva Ave., Omsk 644012, Russia, veybender@anc55.ru, https://orcid.org/0000-0002-5089-3703

Elena V. Tukmacheva, Cand. Sci. (Biology), Leading Researcher, Omsk Agricultural Scientific Center, 26 Koroleva Ave., Omsk 644012, Russia, tukmacheva@anc55.ru, https://orcid.org/0000-0002-1312-3881

Vadim S. Yusov, Cand. Sci. (Agriculture), Head of a Laboratory, Omsk Agricultural Scientific Center, 26 Koroleva Ave., Omsk 644012, Russia, vs_ysov@rambler.ru, https://orcid.org/0000-0002-4159-3872

Ekaterina V. Kubasova, Cand. Sci. (Agriculture), Senior Researcher, Omsk Agricultural Scientific Center, 26 Koroleva Ave., Omsk, 644012, Russia, kubasova@anc55.ru, https://orcid.org/0009-0003-3166-0028

Irina A. Korchagina, Cand. Sci. (Agriculture), Senior Researcher, Omsk Agricultural Scientific Center, 26 Koroleva Ave., Omsk, 644012, Russia, korchagina@anc55.ru, https://orcid.org/0000-0001-5188-7148

Artem Yu. Timokhin, Cand. Sci. (Agriculture), Head of a Laboratory, Omsk Agricultural Scientific Center, 26 Koroleva Ave., Omsk 644012, Russia, timokhin@anc55.ru, https://orcid.org/0000-0002-5120-4068

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 03.07.2024; одобрена после рецензирования 06.10.2024; принята к публикации 03.12.2024.
The article was submitted on 03.07.2024; approved after reviewing on 06.10.2024; accepted for publication on 03.12.2024.

КОЛЛЕКЦИИ МИРОВЫХ ГЕНЕТИЧЕСКИХ РЕСУРСОВ КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ ДЛЯ РАЗВИТИЯ ПРИОРИТЕТНЫХ НАПРАВЛЕНИЙ СЕЛЕКЦИИ

Научная статья
УДК 633.11«321»:631.527.33:632.4
DOI: 10.30901/2227-8834-2024-4-94-106

CC BY

Результаты комплексного изучения образцов яровой пшеницы коллекции ВИР по селекционно ценным признакам

Л. В. Волкова[1], О. С. Амунова[1], А. В. Харина[1], Е. В. Зуев[2]

[1] *Федеральный аграрный научный центр Северо-Востока им. Н. В. Рудницкого, Киров, Россия*

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

Автор, ответственный за переписку: Оксана Сергеевна Амунова, yuzhnoe5@mail.ru

Актуальность. Основной стратегией создания коммерческих сортов, обладающих высокой урожайностью и комплексной устойчивостью к неблагоприятным факторам, является привлечение новых источников и доноров адаптивно значимых и хозяйственно ценных признаков. Уникальными генными комплексами могут обладать географически отдаленные и стародавние сорта; их потенциал требует изучения в конкретных почвенно-климатических условиях.
Материалы и методы. Материал исследования – 24 образца яровой мягкой пшеницы, включенные в коллекцию ВИР с 1928 по 2015 г. Для характеристики образцов использована система балльной оценки селекционно ценных признаков. Учитывали продолжительность вегетации и межфазных периодов, урожайность, устойчивость к полеганию, высоту растений, продуктивную кустистость, продуктивность главного колоса, массу 1000 зерен, содержание белка в зерне, содержание хлорофилла в листьях. Сорта, обладающие комплексом признаков, определяли по сумме баллов. Оценивали также устойчивость к распространенным в Кировской области болезням.
Результаты. Выявлена сопряженность урожайности с селекционно ценными признаками, показаны изменения корреляционных связей в зависимости от метеоусловий. Выделены источники ценных признаков. Эффективность генов устойчивости к мучнистой росе *Pm4b*, *Pm5* и септориозу *Stb2*, *Stb6*, *Stb9* против местных популяций патогенов не установлена. Отмечена эффективность гена *Pm1* и нескольких *Lr*-генов. Установлен положительный тренд повышения индекса интенсивности сортов (ИИС), созданных за 90-летний временной промежуток.
Заключение. Для создания в Кировской области новых высокоинтенсивных иммунных сортов выделен исходный материал, характеризующийся комплексом ценных хозяйственно-биологических признаков.

Ключевые слова: *Triticum aestivum* L., сорт, источники, продуктивность, устойчивость, болезни

Благодарности: работа выполнена в рамках государственного задания по проектам FNWE-2022-0007 Федерального аграрного научного центра Северо-Востока им. Н. В. Рудницкого и FGEM-2022-0009 Федерального исследовательского центра Всероссийского института генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова (ВИР).
Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы.

Для цитирования: Волкова Л.В., Амунова О.С., Харина А.В., Зуев Е.В. Результаты комплексного изучения образцов яровой пшеницы коллекции ВИР по селекционно ценным признакам. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2024;185(4):94-106. DOI: 10.30901/2227-8834-2024-4-94-106

© Волкова Л.В., Амунова О.С., Харина А.В., Зуев Е.В., 2024

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

Original article
DOI: 10.30901/2227-8834-2024-4-94-106

The results of a comprehensive study of spring wheat accessions from the VIR collection according to their breeding characteristics

Lyudmila V. Volkova[1], Oksana S. Amunova[1], Anastasiya V. Kharina[1], Evgeny V. Zuev[2]

[1] *Federal Agricultural Research Center of the North-East named N.V. Rudnitsky, Kirov, Russia*

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

Corresponding author: Oksana S. Amunova, yuzhnoe5@mail.ru

Background. The main strategy for the development of commercial cultivars with high yields and complex resistance to unfavorable factors is to attract new sources and donors of traits important for adaptability and agronomic use. Geographically distant cultivars as well as landraces may have unique sets of genes, so their potential requires studying under specific soil and climate conditions.
Materials and methods. Twenty-four spring bread wheat accessions, included in the VIR collection in the period from 1928 to 2015, served as the material for the study. A scoring system for important breeding traits was used to characterize them. The following indicators were measured: the duration of the growing season and interphase periods, yield, lodging resistance, plant height, productive tillering, productivity of the main ear, weight of 1000 grains, protein content in grain, and chlorophyll content in leaves. Cultivars with a set of traits were identifying using the sum of points. Resistance to leaf and ear diseases common for Kirov Province was assessed.
Results. Correlations between yield and traits important for breeding were observed, and the changes in correlation links depending on weather conditions were shown. Sources of valuable traits were identified. The effectiveness of the powdery mildew resistance genes *Pm4b* and *Pm5*, and *Septoria* resistance genes *Stb2*, *Stb6* and *Stb9* was not ascertained against local pathogen populations. The effectiveness of the *Pm1* gene and several *Lr*-genes was observed. A positive trend of increasing the intensity index of cultivars (IIC) developed over a 90-year period was established.
Conclusion. Source material for breeding new high-intensity immune cultivars in Kirov Province was selected for a set of valuable agronomic and biological characteristics.

Keywords: *Triticum aestivum* L., cultivar, scoring, sources, productivity, resistance, diseases

Acknowledgements: the study was conducted within the framework of the state tasks assigned to Federal Agricultural Research Center of the North-East named N.V. Rudnitsky, Project FNWE-2022-0007, and the N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources (VIR), Project FGEM-2022-0009.
The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work.

For citation: Volkova L.V., Amunova O.S., Kharina A.V., Zuev E.V. The results of a comprehensive study of spring wheat accessions from the VIR collection according to their breeding characteristics. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2024;185(4):94-106. DOI: 10.30901/2227-8834-2024-4-94-106

Введение

Российская Федерация входит в число лидеров по производству и экспорту зерна пшеницы; на сегодняшний день его импортируют более 100 стран мира. Валовой сбор зерна за последние пять лет вырос с 74,5 до 104,4 млн т, а экспорт превысил отметку 40,0 млн т. По данным Росстата, в 2023 г. доля посевных площадей, занятых пшеницей, достигла 36,5% и составила 29,8 млн га (https://rosstat.gov.ru/storage/mediabank/Posev_2023.xlsx), но несмотря на высокие показатели, потенциал этой отрасли в полной мере еще не используется. Одна из главных причин – нестабильная урожайность, обусловленная природно-климатическими условиями как основных, так и вспомогательных зерносеющих регионов. Для дальнейшего устойчивого развития сельского хозяйства необходимо продолжить технологическую модернизацию отрасли, в том числе путем внедрения новых конкурентоспособных сортов.

Современные сорта характеризуются слабым генетическим разнообразием, наблюдается тенденция к дальнейшему его снижению (Dobrotvorskaya et al., 2004). Генетическое сходство сортов, созданных в рамках региональных селекционных программ, может иметь нежелательные последствия из-за однообразной восприимчивости к патогенам (Orlova, Baechtold, 2019). Стратегия создания сортов, обладающих высокой урожайностью и комплексной устойчивостью к неблагоприятным биотическим и абиотическим факторам среды, реализуется путем привлечения новых источников и доноров адаптивно значимых и хозяйственно ценных признаков (Davydova, Kazachenko, 2013; Piskarev et al., 2018). Многие полученные в результате длительного естественного или искусственного отбора генотипы из разных стран и континентов хорошо приспособлены к условиям произрастания в России и могут служить важным звеном в рекомбинантной селекции. Вовлечение в селекционный процесс потенциала географически отдаленных, а также местных стародавних сортов, обладающих уникальными генными комплексами (Evdokimov et al., 2022), способствует улучшению сортового разнообразия яровой пшеницы.

Источниками генов хозяйственно ценных признаков считаются рабочие, национальные и международные коллекции. Коллекция генетических ресурсов растений ВИР является крупнейшим в России собранием (генетическим банком) мирового разнообразия растений. Использование ассортимента образцов пшеницы коллекции ВИР позволяет расширить полиморфизм исходного селекционного материала и способствует созданию сортов с требуемыми параметрами.

В связи с особенностями природных условий Кировской области (Perevedentsev et al., 2010) селекционерам необходимо учитывать продолжительность вегетационного периода, поскольку возделывание раннеспелых сортов позволяет экономить на средствах защиты растений и снижать затраты на досушивание зерна. В последние годы все большее распространение получают интенсивные агротехнологии, повышающие спрос на низкорослые сорта с высоким потенциалом урожайности, устойчивые к полеганию и болезням. Ограниченный рост соломины позволяет перераспределить продукты биосинтеза в пользу генеративных органов растения, увеличить продуктивность колоса, повысить коэффициент кущения (Korobeynikov et al., 2020). Однако, по данным собственных исследований (Volkova et al., 2018; Amunova et al., 2022), в Волго-Вятском регионе, характеризующемся достаточным уровнем увлажнения, наиболее высокую урожайность формируют высокорослые генотипы с хорошо развитой биомассой, при этом слабое варьирование признака «высота стебля» по годам предопределяет стабильность урожайности (Ivanova, Volkova, 2019). Для преодоления отрицательной связи между высотой растений и урожайностью необходимы дополнительные исследования, включающие поиск необходимых источников и доноров. Считается, что рост урожайности сортов новой селекции сопровождается улучшением характеристик фотосинтеза, таких как количество хлорофилла в листьях и удлинение сроков функционирования фотосинтетического аппарата (Priadkina, 2018), следовательно изучение пигментного комплекса с целью выявления доноров высокого содержания зеленого пигмента также весьма актуально. Кроме этого, важными характеристиками исходного материала является устойчивость к болезням. Согласно анализу фитосанитарного состояния посевов яровых культур (Sheshegova, 2015), в Кировской области среди листовых болезней пшеницы преобладают бурая ржавчина, мучнистая роса, септориоз, а в последние годы отмечено проявление пиренофороза (желтая пятнистость листьев); широко распространены корневые гнили, пыльная головня и фузариоз колоса. Таким образом, поиск источников ценных признаков определяется приоритетными направлениями современной селекции – высоким потенциалом урожайности, оптимальной высотой растений, устойчивостью к полеганию, скороспелостью, фотосинтетической активностью, качеством зерна, устойчивостью к распространенным в регионе патогенам.

Цель работы – выявление генотипов с комплексом селекционно ценных признаков в образцах яровой мягкой пшеницы различного эколого-географического происхождения из коллекции ВИР для использования в качестве исходного материала в селекции.

Материалы и методы

Исследования проводили на опытном поле Федерального аграрного научного центра Северо-Востока им. Н.В. Рудницкого (г. Киров) в 2021–2023 гг. Почва участка дерново-подзолистая среднесуглинистая, pH = 4,8, содержание P_2O_5 – 191, K_2O – 130 мг/кг (по Кирсанову), содержание гумуса – 2,02% (по Тюрину). Посев проводили в двупольном севообороте «яровая пшеница – чистый пар» в оптимальные сроки в двукратной повторности на делянках площадью 1,0 м^2 с нормой высева 500 всхожих семян на 1 м^2. Объектом изучения служили 24 образца мягкой яровой пшеницы, в том числе стандарты – среднеранний сорт ‘Баженка’ и среднеспелый сорт ‘Каменка’, поступившие в разные годы из коллекции Федерального исследовательского центра Всероссийского института генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова (ВИР). Некоторые образцы, согласно литературным источникам (Krivchenko et al., 1988; Sochalova, Piskarev, 2017), содержали гены устойчивости к возбудителям пыльной и твердой головни *Ustilago tritici* (Pers.) Jens. (*Ut*) и *Tilletia caries* (DC.) Tul. & C. Tul. (*Bt*), бурой, желтой листовой и стеблевой ржавчины: *Puccinia triticina* Erikss. (*Lr*), *Puccinia striiformis* Westend. (*Yr*) и *Puccinia graminis* Pers. (*Sr*), мучнистой росы *Erysiphe graminis* f. sp. *tritici* Marchal (*Pm*), септориоза *Zymoseptoria tritici* (Roberge ex Desm.) Quaedvl. & Crous (*Stb*) (табл. 1).

Таблица 1. Паспортные данные сортов яровой мягкой пшеницы из коллекции ВИР, взятых в исследование
Table 1. Passport data of the studied spring bread wheat accessions from the VIR collection

Номер по каталогу ВИР / VIR catalogue No.	Название / Name	Происхождение / Origin	Год включения / Year of inclusion	Генеалогия / Pedigree	Гены устойчивости / Resistance genes	Авторы / Authors
64870	‘Баженка’	Россия	2009	(‘Тулайковская Юбилейная’ × ‘Приокская’) × ‘Иргина’	–	–
68171	‘Каменка’	Россия, Беларусь		‘Kwattro’ × ‘Banti’	–	–
22132	‘Red Bobs’	Канада	1928	отбор из сорта ‘Bobs’	*Ut1, Sr7b, Sr10*	Nielsen, 1977; Luig, 1983; McIntosh, 1983
25019	‘Diamant’	Швеция	1929	Kolben/Hallands (landrace)	–	–
25665	‘Hope’	США	1929	Yaroslav Emmer/Marquis	*Lr14a, Lr22b, Sr1, Sr9d, Sr7b, St17, Sr18, Pm5*	McIntosh, 1983; Ausemus et al., 1946; Luig, 1983; McIntosh, 1983; McIntosh, 1973
26950	‘Norka’	США	1930	отбор из сорта твердой пшеницы ‘Кубанка’	*Lr1, Lr20, Sr15, Sr18, Pm1*	McIntosh, 1973; Luig, 1983; McIntosh, 1983; McIntosh, 1973
31235	‘Heines Kolben’	Германия	1935	отбор из сорта ‘Saumur-de-Mars’	*Yr6, Stb6*	Yellow rust trials project, 1973; Chartrain et al., 2005
33219	‘Thatcher’	США	1936	Marquis/lumilo//Marquis/ Kanred	*Lr22b, Sr5, Sr9g, Sr12, Sr16*	Dyck, 1979 Luig, 1983; McIntosh, 1983
33252	‘Apex’	Канада	196	H-44-24/3(Double Cross) Marquis/lumilo//Kanred/ Marquis4/2*Marquis	*Sr9g, Sr5, Sr12*	Luig, 1983; McIntosh, 1983
34057	‘Baart’	США	1936	-	*Bt7*	Schaller, 1960
43132	‘Centenario’	Бразилия	1960	отбор из местного бразильского сорта	–	–
44983	‘Bowie’	США	1965	Renacimiento/Kenya C10862	*Lr1, Lr14b, Sr6*	Dyck, Samborski, 1970; Luig, 1983; McIntosh, 1983
45795	‘Nainari S-60’	Мексика	1967	Supremo/Mentana//Gabo 55/3/Thatcher/Queretano// Kentana/5/Gabo 55, P-4160-6H-3Y-2C	*Sr9b, Sr11*	Luig, 1983; McIntosh, 1983
46608	‘Janus’	Германия	1969	Von Rumkers Fruhreifer Dickkopf/Rumkers Erli// Rumkers Erli/Hope/3/Von Rumkers Fruhreifer Dickkopf	*Sr10*	Luig, 1983; McIntosh, 1983
47064	‘Nova Prata’	Бразилия	1969	Veranopolis/Trapeano	*Stb2*	Liu et al., 2012
48759	‘Sicco’	Нидерланды	1973	Ring//Opal/Selkirk	*Pm5*	Bennett, 1984
48992	‘Solo’	Германия	1973	Halle MH-6706-47/ Hohenheimer 25F	*Pm4b*	McIntosh, 1973

Таблица 1. Окончание
Table 1. The end

Номер по каталогу ВИР / VIR catalogue No.	Название / Name	Происхождение / Origin	Год включения / Year of inclusion	Генеалогия / Pedigree	Гены устойчивости / Resistance genes	Авторы / Authors
54214	'Т 9111'	Норвегия	1975	–	–	–
60584	'Sinton'	Канада	1976	Manitou/CT 262 (CT 262= Thatcher*6/Kenya Farmer//6*Lee/ Kenya Farmer)	*Lr13*	McIntosh, 1983
59449	'Tonic'	Великобритания	1987	RPB 87/73*RPB 94/73	*Stb9*	Chartrain et al., 2009
64981	'Triso'	Германия	2006	Kadett/Weihenstephan Stamm	*Pm5, Pm1, Pm4a*	–
66407	'Сударыня'	Беларусь	2015	('Kontessa' × 'Banti') × 'Quattro'	–	–
66411	'Йолдыз'	Россия	2015	Люба/Славянка Сибири	–	–
66421	'Ласка'	Беларусь	2015	–	–	–

Многие изучаемые образцы являются источниками уникального комплекса генов, поскольку образованы от традиционных и стародавних сортов из разных стран мира. Так, 'Red Bobs' был получен отбором из австралийского сорта 'Bobs', а 'Centenario' – из местного бразильского сорта, 'Norka' – из популяции твердой пшеницы 'Кубанка' с Северного Кавказа. Образцы 'Hope', 'Thatcher' и 'Apex' имеют общего родителя – канадский сорт 'Marquis', весьма популярный в свое время из-за высокой урожайности и отличного качества хлеба. Сорт 'Marquis', в свою очередь, был получен путем скрещивания калькуттской твердой пшеницы с высококачественным сортом 'Red Fife' – первым из названных в Канаде сортов, являющимся в 1860–1900 гг. промышленным стандартом. Образцы 'Thatcher' и 'Apex', содержащие гены устойчивости к стеблевой ржавчине, имели общий источник 'Kanred' (США), отобранный из популяции пшеницы 'Turkey' с учетом устойчивости к болезням и как наиболее приспособленный к местным условиям сорт. Сорт 'Thatcher' знаменит своей высокой адаптивностью и хорошим качеством зерна: в 1953 г. в Канаде его посевы составляли примерно 70% занятых под пшеницу площадей. Сорт 'Diamant' создан с участием сорта 'Kolben' (Швеция), полученного, в свою очередь, путем отбора из популяции с широким генетическим разнообразием. Сорт 'Heines Kolben', выделенный из французского сорта 'Saumur de Mars', долгое время служил источником устойчивости и качества зерна для сортов немецкой селекции (Orlova, Baechtold, 2019).

Анализ структурных элементов продуктивности и учет урожая проводили согласно методическим указаниям ВИР (Gradchaninova et al., 1985). Содержание белка определяли с помощью анализатора зерна «Инфраскан-4200» (ЭКАН, Россия). Для выявления сортов с ценными селекционными признаками использовали 9-балльную систему выраженности количественных признаков (Zuev et al., 1999). Высокие значения признаков «продолжительность периода "всходы – колошение"», «продуктивная кустистость», «число зерен с колоса», «масса зерна с колоса», «масса 1000 зерен», «устойчивость к полеганию», «урожайность» и «содержание белка в зерне» соответствовали 9 баллам, низкие – 1 баллу. Для признаков «продолжительность периода "всходы – восковая спелость"» и «высота стебля», наоборот, больший балл соответствовал минимальным значениям. Ранжирование источников селекционно ценных признаков устанавливали по среднему за трехлетний период баллу. Сорта, обладающие комплексом (двумя и более) ценных признаков, определялись суммой средних баллов этих признаков. Индекс интенсивности сорта (ИИС) определяли по формуле: In × Y / L, где In – устойчивость к полеганию, балл; Y – урожайность, г/м^2; L – высота стебля, см.

Для оценки состояния пигментного комплекса в фазу колошения отбирали пробы листьев (20 полностью сформированных флаговых листьев). В лабораторных условиях в 3-кратной аналитической повторности на спектрофотометре UVmini-1240 производства SHIMADZU Corporation (Japan) при длинах волн 470,0, 644,8 и 661,6 нм определяли содержание фотосинтетических пигментов, извлекаемых 100-процентным ацетоном согласно методике H. K. Lichtenthaler, C. Bushmann (2001), после чего рассчитывали содержание хлорофиллов, их сумму (*Chl a* + *Chl b*) на единицу сухой массы листа.

Устойчивость сортов пшеницы к листовым болезням изучали на естественном фоне. Степень поражения бурой ржавчиной и мучнистой росой оценивали в год эпифитотийного развития болезней (2023) (Geshele, 1978). Учет степени поражения септориозом листьев проводили по модифицированной шкале Сари-Прескотта (Pyzhikov et al., 1989). Устойчивость к пыльной головне оценивали на искусственном фоне путем подсчета пораженных растений, развившихся из семян после заражения цветков суспензией популяций спор (1 г на 1 л воды), взятых с районированных сортов, при помощи шприца

в жаркую сухую погоду (Krivchenko, 1978). Данные лабораторных и полевых исследований подвергали статистической обработке с использованием пакетов программ Microsoft Office Excel 2007. Достоверность коэффициентов фенотипической (r – за отдельные годы) и генотипической (r_g – по средним трехлетним значениям) корреляций оценивали при уровнях значимости $p \le 0,05$ и $p \le 0,01$.

Результаты

Вегетация растений пшеницы в 2021 г. проходила в условиях повышенных среднесуточных температур и дефицита влаги, особенно в начальный период развития. Наблюдали снижение полевой всхожести, зерновой и биологической продуктивности. Условия 2022 г. в целом были благоприятными для формирования высокого урожая и качественного зерна, но сухая и жаркая погода в период налива негативно повлияла на крупность зерновки. Метеоусловия вегетационного периода 2023 г. характеризовались дефицитом влаги в межфазный период «всходы – колошение», что отрицательно повлияло на продуктивность колоса. Избыток осадков в период налива и созревания привел к полеганию растений неустойчивых сортов и развитию грибных болезней. Средняя за три года продолжительность вегетационного периода составила 79–84 суток (у стандартов ‘Баженка’ и ‘Каменка’ – 80 и 82 суток соответственно). К среднеранней группе (вегетационный период до 80 суток) отнесены шесть сортов: ‘Diamant’, ‘Norka’, ‘Solo’, ‘Sinton’, ‘Сударыня’ и ‘Ласка’ (7,0–8,3 балла), остальные шестнадцать сортов сформировали среднеспелую группу (табл. 2).

Средняя урожайность зерна варьировала от 136,4 г/м^2 (1,0 балл) у сорта ‘Nova Prata’ до 394,6 г/м^2 (9,0 баллов) у сорта ‘Йолдыз’. Средняя урожайность стандарта ‘Баженка’ составила 223,7 г/м^2 (3,7 балла), стандарта ‘Каменка’ – 252,7 г/м^2 (4,3 балла). Достаточно высокой урожайностью (5,7 балла) характеризовались среднеранний сорт ‘Ласка’ (286,7 г/м^2), среднеспелые сорта ‘Janus’ и ‘Sicco’ – 277,5 и 296,6 г/м^2, а также ‘Tonic’ и ‘Норе’ – 248,4 и 270,9 г/м^2 (5,0 баллов). Высокая урожайность коллекционных образцов определялась в основном продуктивностью главного колоса (числом зерен и массой зерна с колоса), соответственно r_g = 0,68 и 0,69 (значимо при $p \le 0,01$). Выявлены сорта, сочетающие наиболее высокие показатели данных признаков: среднеранние ‘Сударыня’ и ‘Ласка’ с суммой 19,1 и 21,7 балла соответственно (у стандарта ‘Баженка’ – 13,7 балла) и среднеспелый сорт ‘Йолдыз’ с суммой баллов, равной 24,4 (у стандарта ‘Каменка’ – 16,3 балла).

Считается, что увеличение периода формирования вегетативных органов способствует повышению урожайности. В наших исследованиях выявлено, что связь между урожайностью и продолжительностью периода «всходы – колошение» была слабой положительной (r = 0,29–0,35) в годы с дефицитом осадков в этот межфазный период (2021 и 2023), а в год с избыточным увлажнением (2022) такая связь отсутствовала (r = –0,02). Возможно, это превышение урожайности достигается за счет более позднего начала колошения, требующего для запуска фазы большей суммы активных температур, что позволяет позднеспелым сортам избегать ранней засухи. Продолжительность межфазного периода «всходы – колошение» в зависимости от сорта варьировала от 40 до 46 суток, или 2,3–9,0 баллов, с минимальным значением у сорта ‘Nainari S-60’ и максимальным у сорта ‘Heines Kolben’. Высокие значения признака отмечены у сортов ‘Tonic’, ‘Triso’ и ‘Йолдыз’ (44–46 суток, или 7,0–9,0 баллов). Особую ценность для Кировской области представляют ранние сорта с продолжительным периодом «всходы – колошение», возделывание которых позволяет сокращать сроки уборки зерна и расходы на его досушивание. Сочетание данных признаков обнаружено у сорта ‘Ласка’: сумма баллов по продолжительности периодов «всходы – колошение», «всходы – восковая спелость» и урожайности составила 19,7 (у группового стандарта – 16,4 балла).

Максимальный коэффициент продуктивной кустистости отмечен у среднеспелого сорта ‘Bowie’ – 1,73 стебл. (7,7 балла), при этом у стандарта ‘Каменка’ величина признака составила 1,30 стебл. (2,3 балла). В среднеспелой группе высокой продуктивной кустистостью характеризовались сорта ‘Норе’, ‘Baart’, ‘Sicco’ (1,57–1,60 стебл., или 6,3 балла), высокую урожайность при этом формировали ‘Bowie’, ‘Sicco’ и ‘Норе’ (с суммой баллов 11,3–12,0, у стандарта – 6,6 балла). В среднеранней группе высокий коэффициент продуктивной кустистости отмечен у сорта ‘Solo’ – 1,53 стебл. (6,3 балла), величина признака у группового стандарта – 1,13 стебл. (1,7 балла).

Крупность зерна, косвенно выраженная признаком «масса 1000 зерен», существенной роли в повышении урожайности не играла, коэффициент корреляции между признаками в 2021–2023 гг. варьировал в пределах r = 0,08–0,24. Интерес для селекции представляют сорта, сочетающие высокие значения признаков «масса 1000 зерен» и «содержание белка», обеспечивающие одновременно пищевую, кормовую ценность зерна и выход продукции после подработки. Источниками крупнозерности могут служить образцы ‘Baart’, ‘Nainari S-60’ и ‘Йолдыз’ с массой 1000 зерен 42,7–44,2 г (7,7 балла). К высокобелковым отнесены сорта ‘Norka’, ‘Baart’, ‘Centenario’, ‘Bowie’, ‘Nainari S-60’, ‘Nova Prata’, ‘Solo’ и ‘Sinton’ с содержанием белка 15,0–16,9% (7,0–9,0 баллов). Выделены образцы, сочетающие два ценных признака: среднеранний сорт ‘Solo’ с суммой баллов 14,0 (у стандарта ‘Баженка’ – 6,7 балла), среднеспелые ‘Nainari S-60’, ‘Baart’ и ‘Centenario’ с суммой баллов 14,0–16,7 (у стандарта ‘Каменка’ – 8,6 балла).

Достоверная отрицательная корреляция между содержанием белка и урожайностью (r_g = –0,71 при $p \le 0,01$) создает трудности в поиске источников, сочетающих высокие значения этих признаков. Тем не менее удалось выделить образцы, обладающие совокупностью оптимальных значений: это среднеранние ‘Norka’ и ‘Sinton’ с суммой баллов 10,7 (у стандарта – 7,4 балла) и среднеспелые ‘Bowie’ и ‘Nainari S-60’ с соответствующей суммой 11,3 и 12,7 балла (у стандарта – 6,6 балла).

Корреляция между признаками «урожайность» и «высота стебля» в 2021–2023 гг. в выборке из 24 сортов варьировала в пределах r = 0,21–0,33, усиливаясь в год с недостатком влаги в фазу колошения (критический для пшеницы период развития), что согласуется с работами других авторов (Timoshenkova, Samuilov, 2011; Tsybenov, Biltuyev, 2016; Piskarev, 2018). При оценке сортов следует обращать внимание не столько на высоту стебля, сколько на стабильность проявления признака в различных экологических условиях. Наименьшая за годы исследования изменчивость высоты стебля отмечена у стандартов ‘Баженка’ и ‘Каменка’, сортов ‘Diamant’, ‘Heines Kolben’ и ‘Nova Prata’ (CV = 4,2–8,8% при среднем значении в опыте CV = 14,1%). Наиболее стабильными по урожайности, кроме стандартов, были сорта ‘Heines Kolben’, ‘Йолдыз’, ‘Tonic’, ‘Janus’ и ‘Centanario’ (CV = 8,3–23,6% при среднем значении в опыте CV = 29,7%). Корреляция

Таблица 2. **Характеристика коллекционных сортов мягкой яровой пшеницы по селекционно ценным признакам, средний балл за 2021–2023 гг.**

Table 2. **Characterization of the studied spring bread wheat cultivars according to their traits of breeding value, average score for 2021–2023**

Название сорта / Cultivar name	Продолжительность периода / Duration of the period		Урожайность / Yield	Устойчивость к полеганию / Lodging resistance	Высота растений / Plant height	Продуктивная кустистость / Productive tillering	Число зерен с колоса / Number of grains per ear	Масса зерна с колоса / Grain weight per ear	Масса 1000 зерен / 1000 grain weight	Содержание белка / Protein content
	всходы – восковая спелость / from sprouting to waxy ripeness	всходы – колошение / from sprouting to ear emergence								
Среднеранняя группа										
‘Баженка’ (стандарт)	7,0	5,7	3,7	8,3	6,3	1,7	5,0	5,0	3,0	3,7
‘Diamant’	8,3	5,0	3,7	7,0	1,0	2,3	6,3	4,3	2,3	5,0
‘Norka’	7,0	4,3	3,7	7,7	3,0	2,3	4,3	3,0	1,7	7,0
‘Solo’	7,0	5,0	2,3	7,7	6,3	6,3	4,3	4,3	7,0	7,0
‘Sinton’	7,0	4,3	3,7	8,3	5,7	1,7	4,3	3,7	2,3	7,0
‘Сударыня’	7,0	4,3	3,7	9,0	7,0	2,3	7,7	7,7	5,0	2,3
‘Ласка’	7,7	6,3	5,7	9,0	7,7	1,0	8,3	7,7	2,3	1,7
Среднеспелая группа										
‘Каменка’ (стандарт)	5,0	6,3	4,3	9,0	6,3	2,3	5,7	6,3	6,3	2,3
‘Red Bobs’	5,7	3,7	1,7	7,7	5,7	2,3	4,3	3,0	1,7	5,0
‘Hope’	5,7	6,3	5,0	7,7	3,7	6,3	5,0	3,7	3,0	5,0
‘Heines Kolben’	1,7	9,0	3,7	7,7	1,0	1,0	4,3	5,7	5,7	3,0
‘Thatcher’	5,7	4,3	3,0	7,7	6,3	3,7	5,7	5,0	3,7	5,7
‘Apex’	6,3	5,7	4,3	7,7	5,7	1,7	5,0	5,0	3,0	5,0
‘Baart’	5,0	5,7	3,0	7,7	5,0	6,3	2,3	3,0	7,7	6,3
‘Centenario’	6,3	3,7	1,7	7,0	3,7	4,3	1,0	1,0	5,7	9,0
‘Bowie’	5,7	5,0	4,3	7,0	2,3	7,7	5,7	3,7	3,0	7,0
‘Nainari S-60’	6,3	2,3	3,7	9,0	7,7	3,7	4,3	5,7	7,7	9,0
‘Janus’	5,0	5,7	5,7	8,3	4,3	2,3	5,7	5,0	1,7	4,3
‘Nova Prata’	4,3	4,3	1,0	8,3	7,7	1,7	1,7	1,0	2,3	9,0
‘Sicco’	6,3	3,7	5,7	7,0	5,0	6,3	5,7	5,0	4,3	3,7
‘T 9111’	6,3	4,3	4,3	8,3	6,3	3,0	6,3	5,7	1,0	4,3
‘Tonic’	2,3	7,7	5,0	9,0	9,0	1,7	4,3	4,3	5,7	3,0
‘Triso’	6,3	7,0	4,3	9,0	8,3	1,0	4,3	4,3	3,0	2,3
‘Йолдыз’	4,3	7,0	9,0	7,7	3,0	1,7	7,7	7,7	7,7	1,0

между стабильностью проявления высоты стеблей и стабильностью урожайности была близка к высокой (r = 0,58 при p ≤ 0,01), следовательно для местных экологических условий необходим поиск сортов, сочетающих эти ценные признаки. Расчет ИИС позволил выявить такие сорта (рис. 1).

На рисунке 1 сорта расположены согласно году включения в каталог ВИР (с 1928 по 2015). Наблюдается устойчивый тренд увеличения ИИС в среднем с 20 до 35 единиц. У современных сортов 'Сударыня', 'Йолдыз', 'Ласка' и 'Каменка' значения ИИС находятся в пределах 33,8–41,3 ед. Из ранее созданных сортов высокие значения ИИС (32,1–40,5 ед.) отмечены у 'Nainari S-60', 'Janus', 'Т 9111', 'Tonic' и 'Triso'. Наиболее ценными для селекции можно считать образцы 'Каменка', 'Йолдыз', 'Janus' и 'Tonic', у которых высокие значения ИИС сочетаются с высокой стабильностью урожайности. Указанные источники рекомендуются для создания высокоадаптивных сортов, позволяющих применять высокие дозы минеральных удобрений.

Проведенная диагностика позволила выделить сорта пшеницы, характеризующиеся высоким содержанием хлорофилла (*Chl a* + *Chl b*) во флаговых листьях: это среднеспелые сорта 'Centenario' и 'Heines Kolben' и среднеранний сорт 'Ласка' (17,25–17,83 мг/г сухого вещества при среднем значении в опыте 15,86 мг/г; у стандартов 'Каменка' и 'Баженка' – 13,49 и 13,71 мг/г соответственно) (рис. 2).

Корреляционная связь суммарного хлорофилла и урожайности не была стабильна по годам, варьировала в пределах r = 0,11–0,43*, усиливаясь до достоверных значений во влажный с продолжительным репродуктивным периодом год. Время и место создания сортов, как показано линией тренда, не повлияло на величину признака «*Chl a + Chl b*». Отсутствие положительной динамики количества хлорофилла в листьях за 90-летний период селекционной работы позволяет предположить, что данный резерв повышения потенциальной продуктивности не до конца использован и целенаправленный отбор в этом направлении может быть весьма перспективным.

Изучение коллекционных образцов включало также оценку их устойчивости к распространенным в Кировской области болезням (табл. 3).

У всех образцов пшеницы в разной степени отмечена гибель растений в результате поражения корневыми

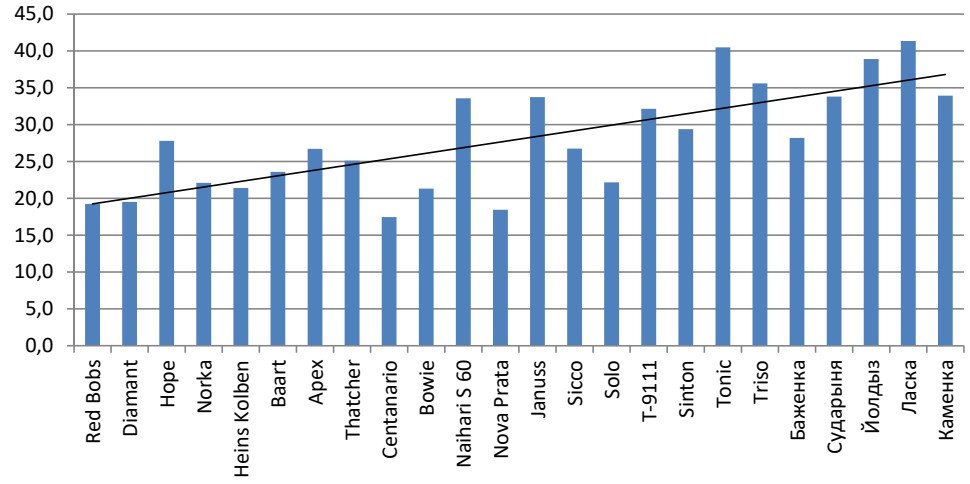


Рис. 1. Индекс интенсивности (ИИС) у коллекционных сортов яровой мягкой пшеницы, среднее за 2021–2023 гг.

Fig. 1. The intensity indexes (IIC) of the studied spring bread wheat cultivars, average for 2021–2023

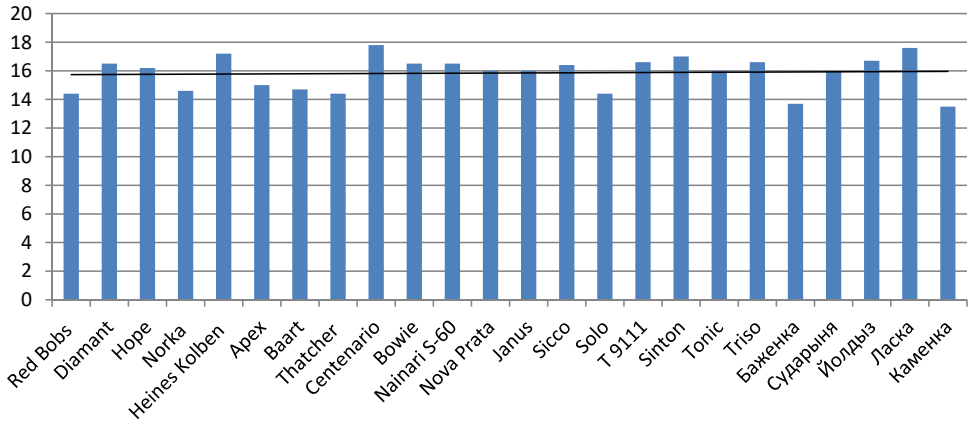


Рис. 2. Сумма *Chl a* и *Chl b* в фазу колошения (мг/г сухого вещества) во флаговых листьях коллекционных сортов яровой мягкой пшеницы, среднее за 2022–2023 гг.

Fig. 2. The sums of *Chl a* and *Chl b* in the ear emergence phase (mg/g dry weight) in the flag leaves of the studied spring bread wheat cultivars, average for 2021–2023

Таблица 3. Иммунологическая характеристика коллекционных сортов яровой мягкой пшеницы (максимальные значения за 2021–2023 гг.)

Table 3. Immunological characterization of the studied spring bread wheat cultivars (maximum values for 2021–2023)

Название сорта / Cultivar name	Корневые гнили, е. ф., шт./м²* / Root rots, NIP, pcs./m²*	Степень поражения болезнями / Disease damage rate, %							
		Мучнистая роса, е. ф. / Powdery mildew, NIP	Бурая ржавчина, е. ф. / Leaf rust, NIP	Пиренофороз, е. ф. / Yellow leaf spot, NIP	Пыльная головня, и. ф. / Loose smut, AIP	Фузариоз колоса, е. ф. / *Fusarium* ear blight, NIP	Септориоз колоса, е. ф. / *Septoria tritici* ear blotch, NIP	Септориоз листьев в фазу / *Septoria tritici* leaf blotch in the phase of	
								2–3 листьев, и. ф. / 2–3 leaves, AIP	молочной спелости, е. ф. / milky ripeness, NIP
‘Баженка’ стандарт	3,5	12,5	5,0	12,5	45,5	5,0	5,0	64,1	35,0
‘Каменка’ стандарт	15,5	0,0	0,0	5,4	73,6	3,5	5,0	73,3	24,8
‘Red Bobs’	3,5	12,8	7,5	8,8	28,6	0,0	2,5	67,2	55,0
‘Diamant’	4,0	12,5	7,5	5,0	86,7	5,0	0,0	34,0	50,0
‘Hope’	4,0	37,5	12,1	17,5	73,7	2,5	5,0	52,2	44,2
‘Norka’	4,0	11,0	1,0	5,0	60,0	5,0	0,0	38,3	51,7
‘Heines Kolben’	6,0	12,5	7,5	6,3	53,8	5,0	0,0	54,8	55,0
‘Apex’	6,5	20,0	1,0	8,8	69,2	8,8	7,9	69,8	45,8
‘Baart’	5,5	35,0	1,0	7,5	88,4	2,5	0,0	47,4	43,4
‘Thatcher’	4,5	10,5	0,0	4,0	0,0	10,0	3,5	78,3	45,8
‘Centenario’	8,0	18,3	0,0	5,0	75,0	5,0	5,0	33,8	35,8
‘Bowie’	8,0	15,0	0,0	15,0	0,0	0,0	0,0	69,2	50,0
‘Nainari S 60’	6,5	22,8	0,0	15,0	85,7	6,0	0,0	20,0	22,0
‘Janus’	7,5	11,3	0,0	7,5	63,6	4,5	0,0	44,4	34,2
‘Nova Prata’	2,5	8,8	0,0	5,0	87,5	0,0	5,0	49,8	26,7
‘Solo’	2,5	32,0	4,4	12,5	0,0	10,5	3,5	53,8	61,7
‘Sicco’	5,0	32,5	1,0	27,5	11,1	7,5	0,0	50,7	56,7
‘T 9111’	5,5	11,0	5,0	6,7	75,0	0,0	0,0	51,8	51,7
‘Sinton’	16,5	17,5	0,0	5,0	0,0	5,0	5,0	39,9	59,2
‘Tonic’	12,5	2,0	3,0	0,0	23,5	0,0	0,0	51,0	36,7
‘Triso’	9,0	5,0	4,5	2,0	92,3	0,0	0,0	46,2	51,7
‘Сударыня’	11,5	5,0	1,0	3,5	66,7	5,0	0,0	40,8	49,2
‘Йолдыз’	3,5	8,8	5,0	0,0	0,0	2,5	10,4	63,5	28,3
‘Ласка’	9,0	17,5	2,0	17,5	55,6	6,0	0,0	48,8	53,3
Сорт-индикатор	16,5	37,5	12,1	27,5	92,3	10,5	10,4	78,3	61,7

Примечание: е. ф. – естественный фон; и. ф. – искусственный фон; * – количество погибших растений

Note: NIP – natural infection pressure; AIP – artificial infection pressure; * – number of dead plants

гнилями. При максимальном проявлении болезни, отмеченном в 2022 г., среднее количество погибших растений в опыте составило 7,3 шт./м^2. Данный показатель варьировал от 2,5 шт./м^2 у сортов 'Nova Prata' и 'Solo' до 16,5 шт./м^2 у сорта 'Sinton'. Сильное проявление болезни отмечено у стандартного сорта 'Каменка' – 15,5 шт./м^2. У стандарта 'Баженка' болезнь проявилась слабо – 3,5 шт./м^2.

Степень поражения сортов мучнистой росой варьировала от 0 до 37,5%. Стандарт 'Каменка' проявил иммунитет к этой болезни, гены устойчивости которого пока не определены; у стандарта 'Баженка' величина признака составила 12,5%. К устойчивым отнесены образцы, у которых степень поражения листьев в провокационном 2023 г. не превышала 10,0%: 'Nova Prata', 'Tonic', 'Triso', 'Сударыня' и 'Йолдыз'. Нужно отметить, что гены устойчивости к мучнистой росе *Pm4b* (в генотипе сорта 'Solo') и *Pm5* (в генотипах сортов 'Sicco' и 'Hope'), согласно данным таблицы 1, оказались неэффективны против местной популяции возбудителя. На потерю устойчивости к заболеваниям у сортов, несущих гены *Pm5*, указывают и другие исследователи (Sochalova, Piskarev, 2017). Отмечена эффективность гена *Pm1* в сортах 'Norka' и 'Triso' – максимальное поражение соответствовало 11,0 и 5,0%.

В последнее десятилетие в посевах яровой пшеницы Кировской области наблюдается слабое поражение растений бурой ржавчиной. У изучаемых образцов в провокационном 2023 г. степень поражения не превышала 12,1%, все образцы характеризовались как устойчивые. У сортов, содержащих *Lr*-гены ('Norka', 'Thatcher', 'Bowie', 'Nainari S-60'), признаков болезни не отмечено. Исключение составил сорт 'Hope' с генами *Lr14a*, *Lr22b*.

Максимальная за годы исследований степень поражения пиренофорозом выявлена у сорта 'Sicco' (27,5%). Сорта 'Diamant', 'Norka', 'Thatcher', 'Centenario', 'Nova Prata', 'Sinton', 'Triso', 'Йолдыз' и 'Tonic' характеризовались как высокоустойчивые (0–5% поражения листа).

Средняя доля пораженных пыльной головней колосьев за 2022 и 2023 г. соответствовала 31,5 и 44,6%, у сорта-индикатора – 44,4 и 92,3%. Выделено 5 иммунных сортов – 'Йолдыз', 'Bowie', 'Sinton', 'Thatcher' и 'Solo' – и один слабовосприимчивый – 'Sicco'. Сорт 'Red Bobs' с геном устойчивости *Ut1* показал среднюю восприимчивость к местному штамму возбудителя болезни.

Степень поражения фузариозом колоса у образцов из коллекции варьировала от 0 до 10,5%. Признаков поражения не выявлено у 'Red Bobs', 'Bowie', 'Т 9111', 'Tonic', 'Triso' и 'Nova Prata'.

Степень поражения листьев септориозом, фиксируемым в фазу молочной спелости на естественном фоне эпифитотийного 2023 г., изменялась от 22,0% у сорта 'Nainari S-60' до 61,7% у сорта 'Solo'. К средневосприимчивым (степень поражения до 26,0%) отнесен стандарт 'Каменка', остальные сорта характеризовались восприимчивостью к болезни. Изучение устойчивости к септориозу в фазу 2–3 листьев на инфекционном фоне показало, что минимальное поражение листьев также обнаружено у растений сорта 'Nainari S-60'. Необходимо отметить, что у сортов 'Heines Kolben', 'Nova Prata' и 'Tonic' *Stb*-гены устойчивости к возбудителю *Zymoseptoria tritici* оказались неэффективны, поскольку в местном патокомплексе преобладали штаммы *Parastagonospora nodorum* (E. Müll.) Hedjar. (Bakulina et al., 2022). Септориоз колоса проявился только в 2023 г. при высоком распространении септориоза листьев. Он был выявлен у 11 из 24 образцов, процент поражения находился в пределах от 2,5% у сорта 'Red Bobs' до 10,4% у сорта 'Йолдыз'.

В результате иммунологической оценки выявлены сорта, устойчивые к трем и более болезням: 'Nova Prata' (корневые гнили, мучнистая роса, пиренофороз и фузариоз колоса), 'Triso' (мучнистая роса, пиренофороз, фузариоз и септориоз колоса), 'Norka' (мучнистая роса, бурая ржавчина, пиренофороз и септориоз колоса), 'Thatcher' (бурая ржавчина, пиренофороз и пыльная головня), 'Bowie' (бурая ржавчина, пыльная головня, фузариоз и септориоз колоса) и 'Nainari S-60' (бурая ржавчина, септориоз листьев и колоса).

Заключение

Оценка сортов яровой мягкой пшеницы коллекции ВИР по комплексу селекционно ценных признаков позволила выделить источники, необходимые для селекции культуры в Кировской области. Выделены среднеранние сорта 'Diamant' (к-25019), 'Norka' (к-26950), 'Solo' (к-48992), 'Sinton' (к-60584), 'Ласка' (к-66421), 'Сударыня' (к-66407), а также сорта, сочетающие высокую урожайность зерна с оптимальной продолжительностью межфазных периодов, – 'Йолдыз' (к-66411) и 'Ласка'. К перспективным для селекции на высокую урожайность отнесены 'Ласка', 'Sicco' (к-48759), 'Hope' (к-25665), 'Tonic' (к-59449), 'Йолдыз' и 'Janus' (к-46608), причем у трех последних стабильность признака проявилась в контрастных условиях среды. Высокая продуктивность колоса отмечена у сортов 'Йолдыз', 'Ласка' и 'Сударыня'. Источниками ценных признаков с урожайностью на уровне или выше группового стандарта стали среднеспелые сорта 'Bowie' (к-44983), 'Sicco' и 'Hope' (продуктивная кустистость), 'Baart' (к-34057), 'Nainari S-60' (к-45795) и 'Йолдыз' (масса 1000 зерен), 'Nainari S-60', 'Bowie' и 'Norka' (содержание белка в зерне), 'Heines Kolben' (к-31235) (содержание хлорофилла во флаговых листьях), а также среднеранние сорта 'Sinton' (содержание белка) и 'Ласка' (содержание хлорофилла во флаговых листьях). Для создания новых высокоинтенсивных сортов определены источники, сочетающие высокую урожайность, устойчивость к полеганию и оптимальную высоту стебля: 'Сударыня', 'Йолдыз', 'Ласка', 'Каменка' (к-68171), 'Nainari S-60', 'Janus', 'Т 9111', 'Tonic' и 'Triso' (к-64981). Для селекции на иммунитет определены доноры устойчивости к доминирующим в регионе возбудителям, а также источники комплексной устойчивости. В результате корреляционного анализа выявлены положительная сопряженность урожайности со многими ценными признаками и изменение силы связей в зависимости от метеоусловий. Установлен положительный тренд повышения индекса интенсивности сорта в зависимости от хронологии его создания, что говорит об эффективности селекции в этом направлении.

Reference / Литература

Amunova O.S., Volkova L.V., Mamaeva A.V. Results of the study of spring soft wheat samples from the VIR collection according to adaptively significant and economically valuable characteristics. *Taurida Herald of the Agrarian Sciences*. 2022;2(30):8-21. [in Russian] (Амунова О.С., Волкова Л.В., Мамаева А.В. Результаты изучения образцов мягкой яровой пшеницы из коллекции ВИР по адаптивно значимым и хозяйственно ценным признакам. *Таврический вестник аграрной науки*. 2022;2(30):8-21).

Ausemus E.R., Harrington J.B., Reitz L.P., Worzella W.W. A summary of genetic studies in hexaploid and tetraploid

wheat. *Journal of the American Society of Agronomy*. 1946;38(12):1082-1099.

Bakulina A.V., Popyvanov D.V., Kharina A V. Study of the properties of local isolates *of Parastagonospora nodorum*. *Theoretical and Applied Ecology*. 2022;(3):212-218. [in Russian] (Бакулина А.В., Попыванов Д.В., Харина А.В. Изучение свойств местных изолятов фитопатогенного гриба *Parastagonospora nodorum*. *Теоретическая и прикладная экология*. 2022;(3):212-218). DOI: 10.25750/1995-4301-2022-3-212-218

Bennett F.G.A. Resistance to powdery mildew in wheat: a review of its use in agriculture and breeding programmes. *Plant Pathology*. 1984;33(3):279-300. DOI: 10.1111/j.1365-3059.1984.tb01324.x

Chartrain L., Brading P.A., Brown J.K.M. Presence of the *Stb6* gene for resistance to septoria tritici blotch (*Mycosphaerella graminicola*) in cultivars used in wheat-breeding programmes worldwide. *Plant Pathology*. 2005;54(2):134-143. DOI: 10.1111/j.1365-3059.2005.01164.x

Chartrain L., Sourdille P., Bernard M., Brown J.K.M. Identification and location of *Stb9*, a gene for resistance to septoria tritici blotch in wheat cultivars Courtot and Tonic. *Plant Pathology*. 2009;58(3):547-555. DOI: 10.1111/j.1365-3059.2008.02013.x

Davydova N.V., Kazachenko A.O. Features of starting material selection for spring soft wheat selective breeding in the Central Nechernozemie (Nonblack Soil Zone). *Bulletin of Altai State Agricultural University*. 2013;5(103):5-9. [in Russian] (Давыдова Н.В., Казаченко А.О. Особенности подбора исходного материала для селекции яровой пшеницы в условиях Центрального Нечерноземья. *Вестник Алтайского ГАУ*. 2013;5(103):5-9).

Dobrotvorskaya T.V., Martynov S.P., Pukhalskyi V.A. Trends in genetic diversity change of spring bread wheat cultivars released in Russia in 1929–2003. *Russian Journal of Genetics*. 2004;40(11):1245-1257. DOI: 10.1023/B:RUGE.0000048667.39464.54

Dyck P.L., Samborski D.J. Adult-plant leaf rust resistance in PI 250413, an introduction of common wheat. *Canadian Journal of Plant Science*. 1979;59(2):329-332. DOI: 10.4141/cjps79-053

Dyck P.L., Samborski D.J. The genetics of two alleles for leaf rust resistance at the *Lr14* locus in wheat. *Canadian Journal Genetic and Cytology*. 1970;12(4):689-694. DOI: 10.1139/g70-091

Evdokimov M.G., Yusov V.S., Kiryakova M.N., Meshkova L.V., Pakhotina I.V., Glushakov D.A. Promising genetic sources for the creation of varieties of durum spring wheat in Western Siberia. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2022;26(7):609-621. DOI: 10.18699/VJGB-22-75

Federal State Statistics Service: [website]. [in Russian] (Федеральная служба государственной статистики: [сайт]). URL: https://rosstat.gov.ru/storage/mediabank/Posev_2023.xlsx [дата обращения: 15.01.2024].

Fuchs E., Stubbs P.W., Vecht H. Report on the yellow rust trials project. Wageningen: Instituut Plantenziektenkundig Onderzoek; 1973.

Geshele E.E. Fundamentals of phytopathological evaluation in plant breeding (Osnovy fitopatologicheskoy otsenki v selektsii rasteniy). 2nd ed. Moscow; 1978. [in Russian] (Гешеле Э.Э. Основы фитопатологической оценки в селекции растений. 2-е изд. Москва; 1978).

Gradchaninova O.D., Filatenko A.A, Rudenko M.I. Study of the wheat collection: guidelines (Izucheniye kollektsii pshenitsy: metodicheskiye ukazaniya). Leningrad: VIR; 1985. [in Russian] (Градчанинова О.Д., Филатенко А.А., Руденко М.И. Изучение коллекции пшеницы: методические указания. Ленинград: ВИР; 1985).

Ivanova I.Yu., Volkova L.V. Variability of economically valuable traits of spring wheat and their contribution to productivity stabilization. *Agricultural Science Euro-North-East*. 2019;20(6):567-574. [in Russian] (Иванова И.Ю., Волков Л.В. Изменчивость хозяйственно ценных признаков яровой пшеницы и их вклад в стабилизацию урожайности. *Аграрная наука Евро-Северо-Востока*. 2019;20(6):567-574). DOI: 10.30766/2072-9081.2019.20.6.567-574

Korobeynikov N.I., Valekzhanin V.S., Penner I.N. Breeding of intensive short-stem varieties of common spring wheat in the Altai Krai. *Achievements of Science and Technology of AIC*. 2020;34(7):62-67. [in Russian] (Коробейников Н.И., Валекжанин В.С., Пеннер И.Н. Результаты селекции короткостебельных сортов мягкой яровой пшеницы интенсивного типа в Алтайском крае. *Достижения науки и техники АПК*. 2020;34(7):62-67). DOI: 10.24411/0235-2451-2020-10710

Krivchenko V.I. Studying the resistance of cereal crops and the racial composition of the pathogens of smut diseases: guidelines (Izucheniye ustoychivosti zernovykh kultur i rasovogo sostava vozbuditeley golovnevykh bolezney: metodicheskiye ukazaniya). Leningrad: VIR; 1978. [in Russian] (Кривченко В.И. Изучение устойчивости зерновых культур и расового состава возбудителей головнёвых болезней: методические указания. Ленинград: ВИР; 1978).

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 boleznyam). Leningrad: VIR; 1988. [in Russian] (Кривченко В.И., Одинцова И.Г., Макарова Н.А. Каталог мировой коллекции ВИР. Выпуск 453. Сорта зерновых культур с известными генами устойчивости к грибным болезням. Ленинград: ВИР; 1988).

Lichtenthaler H.K., Buschmann C. Chlorophylls and carotenoids: measurement and characterization by UV-VIS spectroscopy. In: R.E. Wrolstad, T.E. Acree, H. An, E.A. Decker, M.H. Penner, D.S. Reid, S.J. Schwartz, C.F. Shoemaker, P. Sporns (eds). *Current Protocols in Food Analytical Chemistry*. New York, NY: John Wiley and Sons; 2001. F4.3.1-F4.3.8. DOI: 10.1002/0471142913.faf0403s01

Liu Y., Zhang L., Thompson I.A., Goodwin S.B., Ohm H. Molecular mapping re-locates the *Stb2* gene for resistance to *Septoria tritici* blotch derived from cultivar Veranopolis on wheat chromosome 1BS. *Euphytica*. 2012;190(1): 145-156. DOI: 1007/s10681-012-0796-8

Luig N.H. A survey of virulence genes in wheat stream rust, *Puccinia graminis* f. sp. *tritici*. Berlin: Parey; 1983.

McIntosh R.A. Catalogue of gene symbols for wheat. In: E.R. Sears, L.M.S. Sears (eds). *Proceedings of the Fourth International Wheat Genetics Symposium, held at the University of Missouri, Columbia, Missouri, USA, August 6–11, 1973*. Columbia, MO: University of Missouri; 1973. p.912-918.

McIntosh R.A. Catalogue of gene symbols for wheat (1983 edition). In: S. Sakamoto (ed.). *Proceedings of the Sixth International Wheat Genetics Symposium: held at Kyoto, Japan, November 28 – December 3, 1983*. Kyoto: Kyoto University; 1983. p.1197-1255.

Nielsen J. Inheritance of virulence of loose smut of wheat, *Ustilago tritici*, on the differential cultivars Renfrew, Florence × Aurore, Kota, and Little Club. *Canadian Journal of Botany*. 1977;55(3):260-263. DOI: 10.1139/b77-036

Orlova E.A., Baechtold N.P. Characteristics of the gene pool of spring wheat (*Triticum aestivum* L.) for resistance to loose smut in the forest-steppe of Western Siberia. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2019;23(5):551-558. [in Russian] (Орлова Е.А., Бехтольд Н.П. Характеристика генофонда яровой мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) по устойчивости к пыльной головне в условиях лесостепи Западной Сибири. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2019;23(5):551-558). DOI: 10.18699/VJ19.524

Perevedentsev Yu.P., Frenkel M.O., Shaimardanov M.Z. Present-day changes in climate conditions and resources in Kirov Province (Sovremennye izmeneniya klimaticheskikh usloviy i resursov Kirovskoy oblasti). Kazan: Kazan State University; 2010. [in Russian] (Переведенцев Ю.П., Френкель М.О., Шаймарданов М.З. Современные изменения климатических условий и ресурсов Кировской области. Казань: Казанский государственный университет; 2010).

Piskarev V.V., Zuev E.V., Brykova A.N. Sources for the breeding of soft spring wheat in the conditions of Novosibirsk region. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2018;22(7):784-794. [in Russian] (Пискарев В.В., Зуев Е.В., Брыкова А.Н. Исходный материал для селекции яровой мягкой пшеницы в условиях Новосибирской области. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2018;22(7):784-794). DOI: 10.18699/VJ18.422

Priadkina H.A. Pigments, efficiency of photosynthesis and winter wheat productivity. *Plant Varieties Studying and Protection*. 2018;14(1):97-108. [in Russian] (Прядкина Г.А. Пигменты, эффективность фотосинтеза и продуктивность пшеницы. *Plant Varieties Studying and Protection*. 2018;14(1):97-108). DOI: 10.21498/2518-1017.14.1.2018.126524

Pyzhikov G.V., Sanina A.A., Suprun L.M., Kurakhtanova T.I., Gogaeva T.I., Meparishvili S.U., Antsiferova L.V., Kuznetsov N.S., Ignatov A.N., Kuzmichev A.A. Methods for assessing the resistance of breeding material and wheat varieties to septoriosis (Metody otsenki ustoychivosti selektsionnogo materiala i sortov pshenitsy k septoriozu). Moscow; 1989. [in Russian] (Пыжиков Г.В., Санина А.А., Супрун Л.М., Курахтанова Т.И., Гогаева Т.И., Мепаришвили С.У., Анциферова Л.В., Кузнецов Н.С., Игнатов А.Н., Кузьмичев А.А. Методы оценки устойчивости селекционного материала и сортов пшеницы к септориозу. Москва; 1989).

Schaller C.W., Holton C.S., Kendrick E.L. Inheritance of the second factor for resistance to bunt, *Tilletia caries* and *T. foetida*, in the wheat variety Martin. *Agronomy Journal*. 1960;52(5):280-282. DOI: 10.2134/agronj1960.00021962005200050013x

Sheshegova T.K. Analysis of a phytosanitary condition of sowing of spring grain crops in the Kirov region (analytical review). *Agricultural Science Euro-North-East*. 2015;5(48):10-14. [in Russian] (Шешегова Т.К. Анализ фитосанитарного состояния посевов яровых зерновых культур в Кировской области (аналитический обзор). *Аграрная наука Евро-Северо-Востока*. 2015;5(48):10-14). DOI: 10.30766/2072-9081.2015.48.5.10-14

Sochalova L.P., Piskarev V.V. Resistance of varieties of spring soft wheat to agents of infections under conditions of changing climate of Western Siberia. *Achievements of Science and Technology of AIC*. 2017;31(2):21-25. [in Russian] (Сочалова Л.П., Пискарев В.В. Устойчивость сортов яровой мягкой пшеницы к возбудителям инфекционных заболеваний в условиях изменяющегося климата Западной Сибири. *Достижения науки и техники АПК*. 2017;31(2):21-25).

Timoshenkova T.A., Samuilov F.D. Yield dependence of modern varieties of spring wheat and its morphology in the steppe of Orenburg Cis-Ural region. *Vestnik of Kazan State Agrarian University*. 2011;6(3):154-158. [in Russian] (Тимошенкова Т.А., Самуилов Ф.Д. Зависимость продуктивности современных сортов яровой пшеницы от их морфологических особенностей в условиях степи Оренбургского Предуралья. *Вестник Казанского государственного аграрного университета*. 2011;6(3):154-158).

Tsybenov B., Biltuyev A. Connection yielding capacity of spring wheat with elements of productivity in arid conditions Buryatia. *Vestnik gosudarstvennogo agrarnogo universiteta Severnogo Zauralya = Bulletin of Northern Trans-Urals State Agricultural University*. 2016;2(33):87-93. [in Russian] (Цыбенов Б.Б., Билтуев А.С. Связь урожайности яровой пшеницы с элементами продуктивности в аридных условиях Бурятии. *Вестник государственного аграрного университета Северного Зауралья*. 2016;2(33):87-93).

Volkova L., Amunova O., Lisitsyn E. Influence of environment on development of quantitative traits and action of genetics systems in spring soft wheat. *Izvestia of Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences*. 2018;20(2-2):192-197. [in Russian] (Волкова Л.В., Амунова О.С., Лисицын Е.М. Влияние внешних условий на развитие количественных признаков и работу генетических систем яровой мягкой пшеницы. *Известия Самарского научного центра Российской академии наук*. 2018;20(2-2):192-197).

Zuev E.V., Lyapunova O.A., Brykova A.N., Surganova L.D., Nikiforov M.N., Razumova I.I., Plotnikova L.N., Potokina S.A., Borodina R.A., Ivanova O.A., Kozhushko N.N., Zhukova A.Z., Chmeleva Z.V., Klimentyeva N.F. Catalogue of the VIR global collection. Issue 708. The pattern of variability in early-ripening spring bread wheat accessions under various ecogeographic conditions (Kharakter izmenchivosti skorospelykh obraztsov yarovoy myagkoy pshenitsy v razlichnykh ekologo-geograficheskikh usloviyakh). St. Petersburg: VIR; 1999. [in Russian] (Зуев Е.В., Ляпунова О.А., Брыкова А.Н., Сурганова Л.Д., Никифоров М.Н., Разумова И.И., Плотникова Л.Н., Потокина С.А., Бородина Р.А., Иванова О.А., Кожушко Н.Н., Жукова А.З., Чмелева З.В., Климентьева Н.Ф. Каталог мировой коллекции ВИР. Выпуск 708. Характер изменчивости скороспелых образцов яровой мягкой пшеницы в различных эколого-географических условиях. Санкт-Петербург: ВИР; 1999).

Информация об авторах

Людмила Владиславовна Волкова, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, заведующая лабораторией, Федеральный аграрный научный центр Северо-Востока им. Н.В. Рудницкого, 610007 Россия, Киров, ул. Ленина, 166а, volkovkirov@mail.ru, https://orcid.org/0000-0002-0837-8425

Оксана Сергеевна Амунова, кандидат биологических наук, научный сотрудник, Федеральный аграрный научный центр Северо-Востока им. Н.В. Рудницкого, 610007 Россия, Киров, ул. Ленина, 166а, yuzhnoe5@mail.ru, https://orcid.org/0000-0001-8560-840X

Анастасия Владимировна Харина, кандидат сельскохозяйственных наук, научный сотрудник, Федеральный аграрный научный центр Северо-Востока им. Н.В. Рудницкого, 610007 Россия, Киров, ул. Ленина, 166а, priemnaya@fanc-sv.ru, https://orcid.org/0000-0002-0554-5814

Евгений Валерьевич Зуев, кандидат сельскохозяйственных наук, ведущий научный сотрудник, и. о. заведующего отделом, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Большая Морская, 42, 44, ezuev@vir.nw.ru, https://orcid.org/0000-0001-9259-4384

Information about the authors

Lyudmila V. Volkova, Cand. Sci. (Biology), Senior Researcher, Head of a Laboratory, Federal Agricultural Research Center of the North-East named N.V. Rudnitsky, 166a Lenina St., Kirov 610007, Russia, volkovkirov@mail.ru, https://orcid.org/0000-0002-0837-8425

Oksana S. Amunova, Cand. Sci. (Biology), Researcher, Federal Agricultural Research Center of the North-East named N.V. Rudnitsky, 166a Lenina St., Kirov 610007, Russia, yuzhnoe5@mail.ru, https://orcid.org/0000-0001-8560-840X

Anastasiya V. Kharina, Cand. Sci. (Agriculture), Researcher, Federal Agricultural Research Center of the North-East named N.V. Rudnitsky, 166a Lenina St., Kirov 610007, Russia, priemnaya@fanc-sv.ru, https://orcid.org/0000-0002-0554-5814

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, ezuev@vir.nw.ru, https://orcid.org/0000-0001-9259-4384

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 06.03.2024; одобрена после рецензирования 10.09.2024; принята к публикации 03.12.2024.
The article was submitted on 06.03.2024; approved after reviewing on 10.09.2024; accepted for publication on 03.12.2024.

КОЛЛЕКЦИИ МИРОВЫХ ГЕНЕТИЧЕСКИХ РЕСУРСОВ КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ ДЛЯ РАЗВИТИЯ ПРИОРИТЕТНЫХ НАПРАВЛЕНИЙ СЕЛЕКЦИИ

Научная статья
УДК 633.16:631.527
DOI: 10.30901/2227-8834-2024-4-107-117

CC BY

Исходный материал для селекции голозерного ячменя в Северо-Западном регионе РФ

К. А. Лукина[1], И. Г. Лоскутов[1, 2], В. И. Хорева[1], О. Н. Ковалева[1]

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

[2] *Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, Россия*

Автор, ответственный за переписку: Ксения Андреевна Лукина, k.lukina@vir.nw.ru

Актуальность. Ячмень (*Hordeum vulgare* L.) – наиболее скороспелая и пластичная зерновая культура с большим разнообразием форм. Внутри культурного вида ячменя выделяют группы пленчатых и голозерных разновидностей. В настоящее время вновь возродился интерес к голозерному ячменю, благодаря свободному отделению цветковых чешуй от зерновки при обмолоте и повышенному содержанию биохимических компонентов. Однако селекционная работа с голозерным ячменем в России еще сильно уступает пленчатому.

Материал и методика. Изучение голозерного ячменя проведено на экспериментальном поле научно-производственной базы «Пушкинские и Павловские лаборатории ВИР» в 2021–2023 гг. В качестве объекта исследования изучали набор из 271 образца двурядного (115 образцов) и многорядного (156 образцов) голозерного ячменя коллекции ВИР различного эколого-географического происхождения по продолжительности вегетационного периода, урожайности и содержанию белка.

Результаты. На основе полевого и лабораторного изучения дана агробиологическая характеристика образцов и выделены источники по отдельным хозяйственно ценным признакам (скороспелость, урожайность, высокое качество зерна) и их комплексу в условиях Северо-Западного региона РФ. Показано разнообразие голозерных форм ячменя различного происхождения по всем изученным признакам.

Заключение. В качестве исходного материала для селекции на скороспелость выделено 12 ультраскороспелых и 53 скороспелых образца, к высокоурожайным отнесено 10 двурядных и 10 шестирядных образцов, 8 двурядных и 15 шестирядных голозерных образцов характеризуются наиболее высоким содержанием белка (более 20%). Для данного набора образцов определены корреляционные связи по изученным показателям. Выделенный исходный материал будет передан в ведущие селекционные центры страны для создания новых сортов с желаемыми признаками.

Ключевые слова: коллекция ВИР, скороспелость, урожайность, содержание белка, селекция

Благодарности: работа выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования РФ по теме № 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: Лукина К.А., Лоскутов И.Г., Хорева В.И., Ковалева О.Н. Исходный материал для селекции голозерного ячменя в Северо-Западном регионе РФ. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2024;185(4):107-117. DOI: 10.30901/2227-8834-2024-4-107-117

© Лукина К.А., Лоскутов И.Г., Хорева В.И., Ковалева О.Н., 2024

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

Original article
DOI: 10.30901/2227-8834-2024-4-107-117

Source material for naked barley breeding in the Northwest of the Russian Federation

Kseniia A. Lukina[1], Igor G. Loskutov[1, 2], Valentina I. Khoreva[1], Olga N. Kovaleva[1]

[1] *N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, St. Petersburg, Russia*

[2] *St. Petersburg State University, St. Petersburg, Russia*

Corresponding author: Kseniia A. Lukina, k.lukina@vir.nw.ru

Background. Barley (*Hordeum vulgare* L.) is the earliest in maturity and most flexible cereal crop, with a wide variety of forms. There are the groups of covered and naked varieties within the cultivated barley species. The interest in naked barley has currently re-emerged due to easy separation of floral glumes from the kernel during threshing and increased content of biochemical components. However, breeders in Russia are still paying much less attention to naked barleys that they do to covered ones.
Materials and methods. In 2021–2023, 271 naked barley accessions from the VIR collection were studied in the experimental field of Pushkin and Pavlovsk Laboratories of VIR. The set included two-row (115 accessions) and six-row (156 accessions) barleys of various ecogeographic origin. Their growing season duration, yield, and protein content were analyzed.
Results. Field and laboratory studies resulted in making agrobiological descriptions of the accessions and identifying sources of individual agronomic traits (earliness, high yield, and good grain quality) and their combinations under the conditions of the Russian Northwest. The diversity of naked barleys of various origin was shown for all the studied traits.
Conclusion. Twelve ultra-early and 53 early naked barley accessions were selected as potential sources of earliness for breeders. Ten two-row and 10 six-row accessions were identified as high-yielding, while 8 two-row and 15 six-row accessions had the highest protein content (above 20%). Correlations among the studied traits were specified for the studied set of naked barleys. The selected source material will be offered to the leading breeding centers of Russia for the development of new cultivars with desired traits.

Keywords: VIR collection, earliness, yield, protein content, breeding

Acknowledgments: this work was carried out within the framework of the state task assigned by the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation, Topic 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: Lukina K.A., Loskutov I.G., Khoreva V.I., Kovaleva O.N. Source material for naked barley breeding in the Northwest of the Russian Federation. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2024;185(4):107-117. DOI: 10.30901/2227-8834-2024-4-107-117

Введение

Ячмень (*Hordeum vulgare* L.) является одной из старейших одомашненных культур, которая занимает четвертое место в мире по распространению среди зерновых и широко используется как культура кормового, пищевого и пивоваренного направлений. Внутри культурного вида ячменя выделяют группы пленчатых и голозерных разновидностей (Lukyanova et al., 1990).

В настоящее время вновь возник интерес к голозерному ячменю, в том числе в России. Главной особенностью голозерного ячменя является то, что зерновки не срастаются с цветковыми чешуями и при обмолоте легко отделяются, тем самым облегчая переработку зерна, и не теряют свои питательные компоненты во время обрушивания. Также отмечается, что зерновки голозерного ячменя отличаются повышенным содержанием белка и незаменимых аминокислот (лизина, фенилаланина, метионина и треонина), жиров, β-глюканов и других биохимических компонентов, обладающих антиоксидантной активностью (Tsandekova et al., 2002; Aniskov et al., 2015). Это делает его потенциальным источником для производства диетической ячменной муки и крупы с целью расширения ассортимента функциональных продуктов питания (Liu et al., 2018; Kaur et al., 2019; Lukinac, Jukić, 2022).

Селекция пленчатого ячменя в России, странах Европы и Америки преобладает. Однако сорта голозерного ячменя встречаются во всех зонах возделывания, преимущественно в горных районах. Наиболее он распространен в Юго-Восточной Азии (Китай, Япония, Южная Корея), Северо-Восточной Африке (Эфиопия, Эритрея), в горных районах Центральной и Южной Азии (Памир, Тибет, Таджикистан, Монголия, Непал и Индия) (Lukyanova et al., 1990). В России посевы голозерного ячменя незначительны из-за факторов, ограничивающих его распространение (Tetyannikov, Bome, 2020). В Северо-Западном регионе ячмень является главной зернофуражной культурой и занимает 63% зернового клина (Lapshuk, Vasyaev, 2013), однако полностью представлен пленчатыми сортами.

В РФ работы по селекции голозерного ячменя активно проводятся в Омском аграрном научном центре, Федеральном исследовательском центре Красноярском научном центре СО РАН, филиале Института цитологии и генетики СО РАН, Сибирском федеральном научном центре агробиотехнологий РАН. В настоящее время в Государственном реестре селекционных достижений, допущенных к использованию, находится уже восемь сортов голозерного ячменя: ‘Омский Голозерный 1’ (2004), ‘Оскар’ (2007), ‘Омский Голозерный 2’ (2008), ‘Нудум 95’ (2010), ‘Омский Голозерный 4’ (2020), ‘Ергенинский Голозерный’ (2020), ‘Дева’ (2023), ‘Ручей’ (2023) (State Register…, 2023). Несмотря на то что в Госреестре начали появляться голозерные сорта, степень проработанности материала по голозерным образцам еще сильно уступает пленчатому ячменю.

На современном этапе развития сельского хозяйства именно сорт является самым эффективным и наиболее доступным средством повышения урожайности и качества зерна, энергосбережения, увеличения рентабельности и конкурентоспособности аграрного производства. Для создания новых сортов сельскохозяйственных растений, обладающих комплексом ценных признаков, высокой урожайностью и высоким качеством продукции в разнообразных условиях среды, требуется хорошо изученный исходный материал. Коллекция генетических ресурсов ячменя ВИР насчитывает более 1200 голозерных образцов, собранных со всего мира, и представлена местными формами, староместными и современными сортами, а также селекционными линиями. Данные образцы могут стать основным источником исходного материала для создания высокоурожайных сортов голозерного ячменя с ценным комплексом свойств.

Цель данной работы – изучение мирового разнообразия голозерных форм ячменя из коллекции ВИР и выделение исходного материала для селекции сортов ячменя с зерновой продуктивностью и качеством продукции в Северо-Западном регионе РФ.

Материалы и методы

Изучали набор из 271 образца двурядного (115 образцов) и многорядного (156 образцов) голозерного ячменя коллекции ВИР различного эколого-географического происхождения. В состав набора вошли местные формы, генетические линии, староместные и современные сорта. Для сравнительной характеристики основных хозяйственно ценных признаков подобрали 30 современных сортов пленчатого ячменя, районированных в РФ, в том числе два пленчатых стандарта, районированных на Северо-Западе страны: ‘Белогорский’ (к-22089) и ‘Суздалец’ (к-30314). Для определения скороспелости сравнение проводили с сортом ‘Potra’ (к-26209). В качестве стандартов для голозерных сортов использовали районированные в Сибири сорта ‘Омский Голозерный 4’ (к-31419) и ‘Нудум 95’ (к-31125).

Изучение голозерного ячменя проведено в 2021–2023 гг. на экспериментальном поле научно-производственной базы (НПБ) «Пушкинские и Павловские лаборатории ВИР». Почвы опытного поля дерново-подзолистые, легкосуглинистые, легкие по механическому составу, имеют хорошую воздухопроницаемость и низкую влагоемкость. Предшественник ячменя в севообороте – картофель.

Образцы высевали на делянках площадью 1 м^2. Наблюдение и оценку осуществляли с использованием «Методических указаний по изучению и сохранению мировой коллекции ячменя и овса» (Loskutov et al., 2012). Определяли продолжительность периода вегетации и отдельных фаз вегетации и массу зерна с делянки.

Погодные условия периода вегетации 2021–2023 гг. были разнообразными и отличались от средних многолетних показателей (табл. 1). Так, 2021 г. характеризовался высокой температурой на протяжении всего периода вегетации и засухой, что оказало значительное влияние на высоту растений, формирование зерновок и привело к череззернице колосьев и низкой урожайности. Погодные условия 2022–2023 гг. были благоприятны для роста и развития ячменя и практически мало отличались от средних многолетних.

Биохимический анализ проводили в отделе биохимии и молекулярной биологии ВИР. Определение белка, крахмала выполнено методом измерения спектральных характеристик образцов в ближнем ИК-диапазоне электромагнитного излучения с помощью заводских калибровок на приборе Inframatic 1241 Grain Analyzer, Foss (Швеция).

Определение белка в образцах с черным цветом зерновки проведено по методу Кьельдаля на приборе «Анализатор белка по Кьельдалю» (UDK 159, Velp Scientifica, Италия). Определение крахмала в образцах с черным

Таблица 1. Метеорологическая характеристика периода вегетации (Санкт-Петербург, Пушкин, 2021–2023 гг.)
Table 1. Weather conditions during the growing seasons (Pushkin, St. Petersburg, 2021–2023)

Месяц / Month	Средняя температура воздуха, °C / Mean air temperature, °C			Средняя многолетняя температура воздуха / Long-term mean air temperature	Сумма осадков, мм / Total precipitation, mm			Средняя многолетняя сумма осадков / Long-term mean total precipitation
	2021	2022	2023		2021	2022	2023	
Май / May	12,1	10,0	11,9	11,5	139,4	25,6	16,7	47,0
Июнь / June	21,4	17,6	17,3	16,1	22,1	47,0	47,9	69,0
Июль / July	23,1	19,9	18,5	19,1	50,3	75,5	95,0	84,0
Август / August	16,9	20,6	19,9	17,4	135,1	112,6	48,5	87,0

цветом зерновки осуществлено поляриметрическим методом Эверса с использованием автоматического поляриметра/сахариметра SAC-1 (Япония).

Статистический анализ результатов выполнен с помощью дисперсионного и корреляционного анализов по Б. А. Доспехову с использованием программного продукта STATISTICA 10 (Dospekhov, 2012).

Результаты

Продолжительность вегетационного периода – важное биологическое свойство ячменя, в значительной степени определяющее его продуктивность. Погодные условия 2021–2023 гг. оказывали существенное влияние ($p < 0,05$) на продолжительность вегетационного периода для голозерного ячменя (рис. 1). Продолжительность вегетационного периода в 2021 г. составила 58–88 дней (CV = 9,4%), в 2022 г. – 61–89 дней (CV = 7,6%) и в 2023 г. – 60–112 дней (CV = 9,7%). Продолжительность периода вегетации за три года изучения у образцов голозерного ячменя варьировала от 58 до 112 дней (CV = 9,9%): межфазный период «всходы – колошение» – от 26 до 68 дней (CV = 12,7%), период «колошение – созревание» – от 24 до 58 дней (CV = 23,5%). В 2021 г. в период роста и развития ячменя наблюдалась сильная засуха, что отразилось на продолжительности вегетации; для некоторых образцов наступило раннее созревание (в среднем на 5–7 дней раньше, чем в 2022–2023 гг.). Однако это позволило выделить наиболее адаптивные по данному признаку сорта, продолжительность вегетационного периода у которых колебалась в пределах 2–3 дней.

В изучаемом наборе голозерного ячменя выделены разные группы спелости. К ультраскороспелым (60–63 дня) относятся 12 образцов, скороспелым (64–66 дней) – 53 образца, раннеспелым (67–72 дня) – 143 образца, среднеспелым (73–78 дней) – 46 образцов, позднеспелым (более 79 дней) – 17 образцов. Среди данного набора голозерного ячменя в условиях Северо-Запада преобладает группа раннеспелых образцов.

Продолжительность вегетационного периода для 30 пленчатых образцов за три года в среднем составила 72 дня (CV = 9,5%): межфазный период «всходы – колошение» – 43 дня (CV = 12,7%), период «колошение – созревание» – 30 дней (CV = 22,0%). Среди пленчатого ячменя преобладала группа раннеспелых и среднеспелых образцов.

Наиболее интересными для Северо-Западного региона являются скороспелые образцы, так как короткий пе-

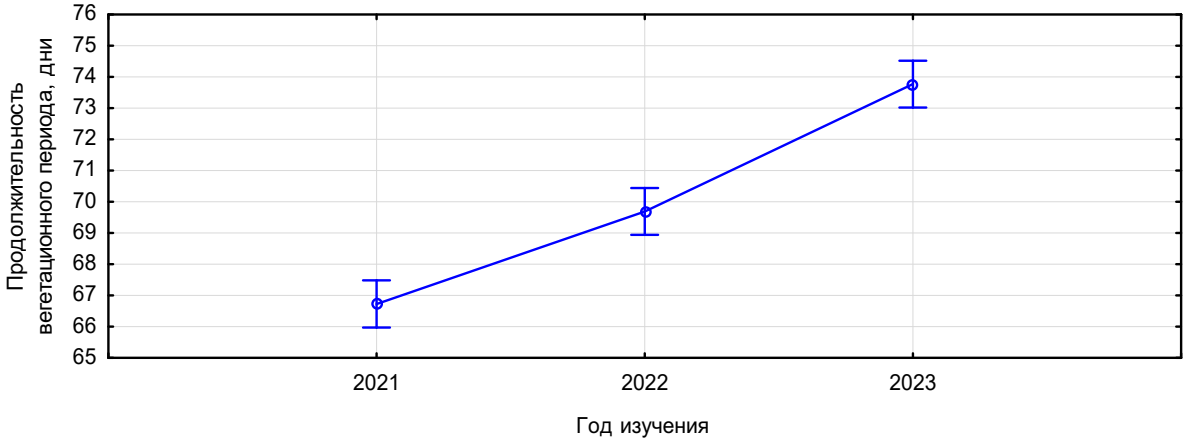


Рис. 1. Изменчивость признака «продолжительность вегетационного периода» у голозерного ячменя в разные года изучения (Санкт-Петербург, Пушкин, 2021–2023 гг.)
Fig. 1. Variability of the growing season duration for naked barley accessions in different years of the study (Pushkin, St. Petersburg, 2021–2023)

риод вегетации позволяет избежать сильного развития заболеваний и воздействия неблагоприятных погодных условий в период уборки. За три года изучения выделено 53 образца с периодом вегетации на уровне скороспелого сорта 'Potra' и 12 ультраскороспелых образцов: 'Shantung' (к-12272, var. *coeleste*) и N1060 (к-15950, var. *coeleste*) из Китая, N 167 (к-11070, var. *coeleste*) и N 995 (к-11073, var. *coeleste*) из Приморского края, 'Кибцел' (Ленинградская обл., var. *coeleste*), 'Таринский' (к-16885, Свердловская обл., var. *coeleste*), местный (к-9425, Республика Коми, var. *coeleste*), местный (к-28184, Йемен, var. *viride*), EP 79-L 92 (к-28684, Германия, var. *duplialbum*), 'Nec Falla' (к-25862, Италия, var. *coeleste*), Abyssinian 1102 (к-22784, var. *nigrinudum*) и местный (к-25008, var. *dupliatrum*) из Эфиопии. Большая часть ультраскороспелых образцов представлена линиями и староместными сортами.

Однофакторный дисперсионный анализ показал значимое влияние географического происхождения на продолжительность вегетационного периода в условиях Северо-Западного региона РФ ($p < 0,05$). Наиболее скороспелыми показали себя образцы из России, Африки и Передней Азии, а самый длинный вегетационный период наблюдался у образцов из Южной Америки. Рядность колоса значимо не повлияла на фазы и продолжительность вегетационного периода. Дисперсионный анализ главных эффектов показал значимое влияние на продолжительность вегетационного периода ($p < 0,05$) условий среды и генотипа. Наибольший вклад внес фактор «генотип» (54,1%), доля влияние фактора «среда» составила 17,6%, взаимодействие факторов «генотип × среда» внесло 28,1% от общей вариабельности вегетационного периода, ошибка составила 0,2%.

Зерновая продуктивность – наиболее важное свойство сорта, являющееся целью всего сельскохозяйственного производства. В Северо-Западном регионе РФ главное направление в селекции, от которого будет зависеть перспектива возделывания ячменя, связано, прежде всего, с повышением общего потенциала продуктивности данной культуры в сочетании с укороченным периодом вегетации. Трудность селекции в данном регионе усложняется тем, что здесь лимитированы основные факторы среды: тепло и, в некоторой степени, минеральное питание. Средняя урожайность голозерных образцов в 2021 г. составила 137 г/м^2 (CV = 54,1%), в 2022 г. – 253 г/м^2 (CV = 36,8%), в 2023 г. – 233 г/м^2 (CV = 58,1%). Средняя урожайность у пленчатых образцов в 2021 г. составила 237 г/м^2 (CV = 52,1%), в 2022 г. – 396 г/м^2 (CV = 27,9%), в 2023 г. – 453 г/м^2 (CV = 34,7%).

За три года изучения выделены образцы голозерного ячменя, урожайность которых была на уровне пленчатых стандартов (табл. 2). Наиболее урожайными показали себя шестирядные голозерные образцы преимущественно из России и Азии. Урожайность некоторых образцов не уступает пленчатым районированным сортам, что говорит об их потенциальной возможности стать источниками продуктивности в Северо-Западном регионе.

Таблица 2. Источники голозерного ячменя с высокой урожайностью (Санкт-Петербург, Пушкин, 2021–2023 гг.)
Table 2. Sources of high yield among naked barley accessions (Pushkin, St. Petersburg, 2021–2023)

№ по каталогу ВИР / VIR catalogue No.	Образец / Accession	Происхождение / Origin	Урожайность, г/м^2 / Yield, g/m^2	
			Среднее за три года / Mean for three years	Размах варьирования / Range of variation
Шестирядные голозерные				
31419	'Омский Голозерный 4' (st)	Россия, Омская обл.	236	169–287
22089	'Белогорский' (st)	Россия, Ленинградская обл.	407	271–619
3519	'Orqe nue petite'	Франция	337*	226–397
31522	'H.C. Hankeye'	Канада	348*	270–481
6099	Местный	Афганистан	370*	312–432
9537	Местный сд-2	Россия, Архангельская обл.	420	251–670
4306	Местный	Россия, Архангельская обл.	437	220–716
3664	'Nackt kleine'	Германия	450	235–636
17948	Местный	Россия, Ленинградская обл.	454	341–648
4736	'Неведомый'	Россия, Кировская обл.	471	282–704
18118	'Пайтовский Голозерный'	Россия, Архангельская обл.	482	281–748
16623	24	Россия, Псковская обл.	483	358–674

Таблица 2. Окончание
Table 2. The end

№ по каталогу ВИР / VIR catalogue No.	Образец / Accession	Происхождение / Origin	Урожайность, г/м² / Yield, g/m²	
			Среднее за три года / Mean for three years	Размах варьирования / Range of variation
Двурядные голозерные				
31125	'Нудум 95' (st)	Россия, Челябинская обл.	245	156–327
30314	'Суздалец' (st)	Россия, Московская обл.	322	149–443
22784	Abyssinian 1102	Эфиопия	280*	235–332
26947	CF-115	Франция	329	150–435
30919	'Омский Голозерный 1'	Россия, Омская обл.	339	102–575
31049	'Bear'	США	340*	290–371
16448	'Колхозный 7'	Россия, Ленинградская обл.	341	231–458
20928	'Nackta'	Германия	345	104–467
31520	'Казацький'	Украина	346	270–430
26742	Beerhadaka	Япония	365	139–494
16535	–	Россия, Ставропольский край	375	238–554
21694	'Голозерный 1'	Россия, Свердловская обл.	377	271–580
$НСР_{0,5}$ / $LSD_{0.5}$			10,96	

Примечание: * – образцы с повышенной адаптивностью
Note: * – accessions with increased adaptability

Наиболее урожайными оказались образцы скороспелые, раннеспелые и среднеспелые, средняя урожайность которых достигала 206–222 г/м². Позднеспелые и ультраскороспелые образцы в условиях Северо-Запада менее урожайные.

Двухфакторный анализ главных эффектов (генотип и год) показал значимость влияния на урожайность обоих факторов ($p < 0,05$). Наибольший вклад внес фактор «генотип» (46,7%), от условий года зависело 18,9% общей вариабельности урожайности. Показано достоверное различие голозерных и пленчатых образцов (рис. 2). Однако такое сильное различие у пленчатых и голозерных образцов можно объяснить не только по признаку пленчатости, но и тем, что в группу голозерных образцов входило большое количество местных форм и старомест-ных сортов, а в группу пленчатых – современные районированные сорта.

За три года изучения отмечена корреляционная зависимость между группами спелости и урожайностью. Урожайность имеет положительную корреляцию с периодом «всходы – колошение» ($r = 0,63$) и отрицательную с периодом «колошение – созревание» ($r = –0,71$) для группы ультраскороспелых образцов. Для скороспелой группы отмечены такие же корреляционные зависимости, но менее сильные ($r = 0,31$ и $r = –0,38$). У позднеспелых образцов выявлена корреляция урожайности с периодом «колошение – созревание» ($r = –0,53$) и с продолжительностью вегетационного периода ($r = –0,40$). Для раннеспелых, среднеспелых не отмечено таких зависимостей.

Биохимический состав зерна ячменя может значительно изменяться в зависимости от места выращивания и погодных условий. Совместно с отделом биохимии и молекулярной биологии ВИР изучено содержание белка и крахмала у голозерных образцов ячменя. Содержание белка в 2021 г. варьировало от 13,1 до 24,6% (CV = 10,8%), в 2022 г. – от 9,6 до 23,7% (CV = 14,2%), в 2023 г. – от 11,9 до 23,2% (CV = 10,9%). Содержание крахмала в 2021 г. колебалось от 45,9 до 65,8% (CV = 6,5%), в 2022 г. – от 47,6 до 65,3% (CV = 6,4%), в 2023 г. – от 50,1 до 66,9% (CV = 4,9%). В среднем наибольшее содержание белка отмечено в 2021 г., что, вероятно, связано с повышенной температурой и недостатком влаги в момент налива зерна.

Показано, что достоверное влияние на содержание белка и крахмала оказывают погодные условия, генотип, пленчатость зерна ($p < 0,05$) (рис. 3). У пленчатых образцов содержание белка в 2021 г. варьировало от 12,4 до

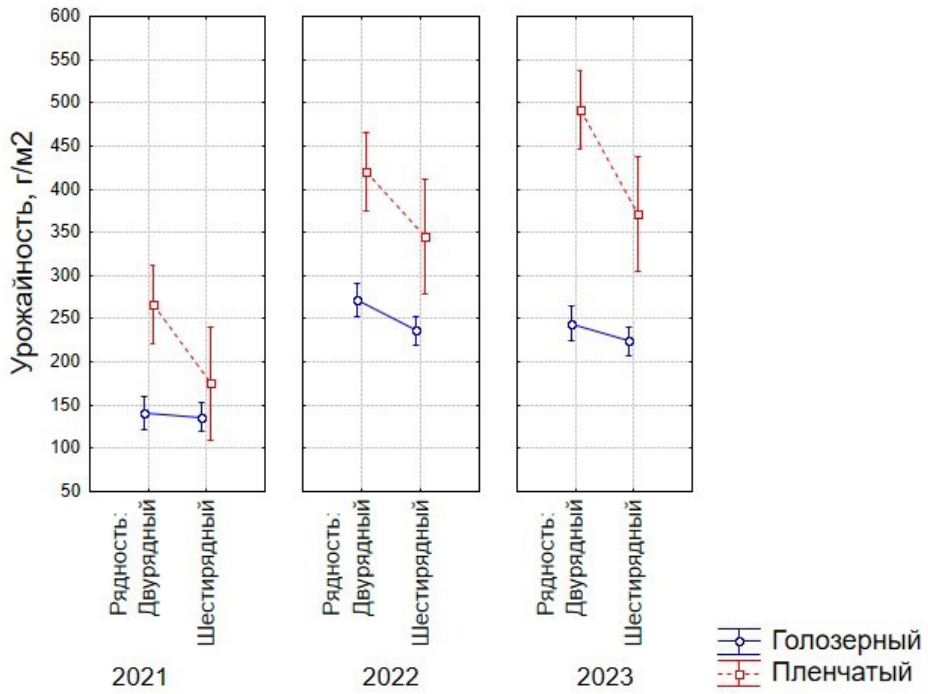


Рис. 2. Изменчивость урожайности двурядного и шестирядного пленчатого и голозерного ячменя в разные года изучения (Санкт-Петербург, Пушкин, 2021–2023 гг.)

Fig. 2. Yield variability in two-row and six-row covered and naked barleys in different years of the study (Pushkin, St. Petersburg, 2021–2023)

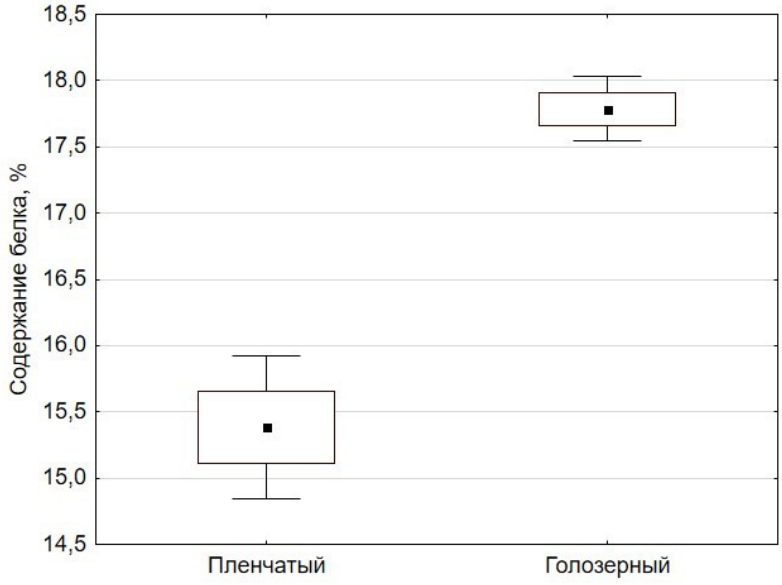


Рис. 3. Изменчивость содержания белка в зерновках пленчатого и голозерного ячменя (Санкт-Петербург, Пушкин, 2021–2023 гг.)

Fig. 3. Variability of protein content in the grain of covered and naked barleys (Pushkin, St. Petersburg, 2021–2023)

18,9% (CV = 9,9%), в 2022 г. – от 12,7 до 18,6% (CV = 10,7%), в 2023 г. – от 13,9 до 18,7% (CV = 9,2%).

Выделены образцы, характеризующиеся наиболее высоким содержанием белка (более 20%) за три года изучения (табл. 3). Высокобелковые образцы относятся преимущественно к шестирядной группе из Азии и могут выступать как источники улучшения качества зерна.

Однофакторный дисперсионный анализ показал, что разные группы спелости не влияют на содержание белка в зерне голозерного ячменя. Однако для некоторых групп выявлены корреляционные связи. Содержание белка коррелирует с периодом «всходы – колошение» и периодом «колошение – созревание» для скороспелых ($r = -0,49$; $r = 0,38$) и ультраскороспелых ($r = -0,49$; $r = 0,49$) образцов. Также для группы позднеспелых тесная положительная корреляция обнаружена между содержанием белка и периодом «колошение – созревание» ($r = 0,72$), для группы среднеспелых это связь составляет $r = 0,39$. По результатам исследования установлено, что при

создании голозерных сортов ячменя с повышенным содержанием белка необходимо укорачивать период «всходы – колошение» и удлинять период «колошение – созревание».

Образцы с различной окраской зерновки различались по содержанию белка ($p < 0,05$). Наибольшее содержание наблюдается у образцов с черной окраской (рис. 4).

Для создания в условиях Северо-Запада РФ урожайных сортов с высоким качеством зерна необходимо учитывать период вегетации. В работе показано, что уменьшение продолжительности межфазного периода «всходы – колошение» отрицательно коррелирует с урожайностью и положительно – с содержанием белка. Противоположная ситуация наблюдается для периода «колошение – созревание». Поэтому изучение коллекции голозерных образцов позволит выявить новые источники для селекционных программ. Среди изученного материала голозерного ячменя выделены по комплексу признаков (укороченный вегетационный период, высокая урожайность, повышенное содержание белка) девять образцов (табл. 4).

Таблица 3. Источники голозерного ячменя с высоким содержанием белка
(Санкт-Петербург, Пушкин, 2021–2023 гг.)

Table 3. Sources of high protein content among naked barley accessions (Pushkin, St. Petersburg, 2021–2023)

№ по каталогу ВИР / VIR catalogue No.	Образец / Accession	Происхождение / Origin	Разновидность / Variety	Содержание белка, % / Protein content, %	Содержание крахмала, % / Starch content, %
Двурядные голозерные					
5411	‘Белый Голозерный’	Болгария	*nudum*	20,2 ± 0,7	54,4 ± 2,3
18374	–	Россия, Дагестан	*nudum*	20,2 ± 0,1	54,7 ± 3,3
18703	‘Jet’	Австралия	*nigrinudum*	20,3 ± 0,8	50,6 ± 2,3
15029	Местный	Россия, Дагестан	*nudum*	20,5 ± 0,9	50,8 ± 2,6
17951	Местный	Грузия	*nudum*	20,6 ± 0,1	52,3 ± 1,8
29719	Ethionia EP 76	Эфиопия	*neogenes*	20,5 ± 1,5	50,9 ± 0,5
16574	–	Россия, Северная Осетия	*nudum*	20,9 ± 0,4	51,7 ± 1,0
25816	Select Bifar	США	*viride*	23,7 ± 0,9	51,2 ± 3,6
Шестирядные голозерные					
19496	‘Marumi’	Япония	*revelatum*	20,2 ± 0,5	52,9 ± 0,8
11088	‘Shiroseto’	Япония	*brevisetum*	20,4 ± 1,3	53,9 ± 2,3
25803	‘Orfeo’	Италия	*duplinigrum*	20,4 ± 1,0	50,2 ± 4,3
28641	S-269	Мексика	*coeleste*	20,5 ± 0,6	55,9 ± 1,4
11609	–	Япония	*nudipyramidatum*	21,3 ± 0,6	52,7 ± 0,9
31069	IG 24550	Пакистан	*coeleste*	20,8 ± 0,1	54,1 ± 3,4
21455	Hotoka N 1	Япония	*coeleste*	20,9 ± 0,7	53,4 ± 1,7
3038	Местный	Туркменистан	*revelatum*	21,0 ± 0,3	51,7 ± 1,7
3260	‘Soggia’	Судан	*coeleste*	21,1 ± 1,4	52,3 ± 3,5
22574	Местный	Монголия	*trifurcatum*	21,2 ± 0,5	54,0 ± 2,4
18758	Barley Wheat	ЮАР	*cornutum*	21,3 ± 2,3	52,3 ± 2,2
6094	Местный	Афганистан	*coeleste*	21,3 ± 1,1	52,8 ± 1,8
14292	Местный	Таджикистан	*himalayense*	21,4 ± 1,4	51,4 ± 2,0
11087	‘Genpachi’	Япония	*revelatum*	21,5 ± 1,8	52,8 ± 2,0
20291	‘Nakatehadaka’	Япония	*subnudipyramidatum*	21,8 ± 1,4	51,0 ± 0,9
			$НСР_{0,5}$/ $LSD_{0.5}$	0,68	1,72

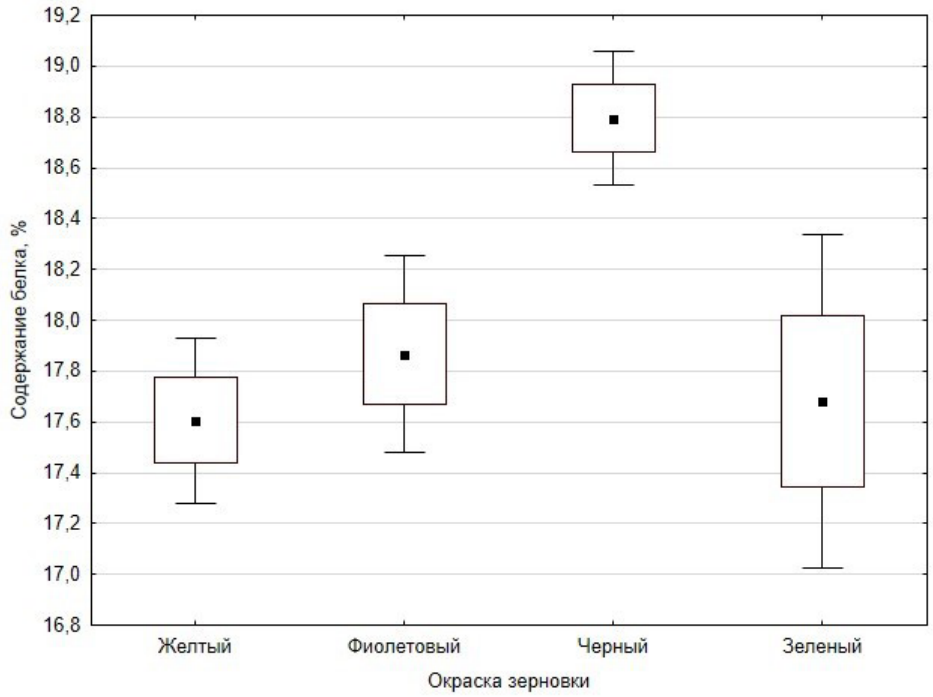


Рис. 4. Изменчивость содержания белка в зерновках голозерного ячменя в зависимости от окраски зерновки (Санкт-Петербург, Пушкин, 2021–2023 гг.)

Fig. 4. Variability of protein content in the grain of naked barley depending on grain color (Pushkin, St. Petersburg, 2021–2023)

Таблица 4. Источники голозерного ячменя по комплексу ценных признаков (Санкт-Петербург, Пушкин, 2021–2023 гг.)

Table 4. Naked barley sources for a set of useful traits (Pushkin, St. Petersburg, 2021–2023)

№ по каталогу ВИР / VIR catalogue No.	Образец / Accession	Происхождение / Origin	Разновидность / Variety	Продолжительность вегетационного периода, дни / Growing season duration, days	Урожайность, г/м² / Yield, g/m²	Содержание белка, % / Protein content, %
4526	Местный	Россия, Ивановская обл.	*nudum*	63,7 ± 1,5	297,7 ± 79,2	18,2 ± 0,2
10573		Индия	*nudum*	69,0 ± 5,1	293,0 ± 51,0	18,9 ± 0,2
16448	‘Колхозный 7’	Россия, Ленинградская обл.	*nudum*	63,7 ± 0,9	341,3 ± 65,6	18,4 ± 0,8
16535		Россия, Ставропольский край	*nudum*	65,7 ± 1,9	375,3 ± 93,5	18,4 ± 0,3
19109	Местный	Индия	*nudum*	64,7 ± 1,9	304,7 ± 80,5	19,0 ± 0,7
21694	‘Голозерный 1’	Россия, Свердловская обл.	*nudum*	69,0 ± 3,0	376,7 ± 107,0	17,3 ± 0,7
26742	Beerhadaka	Япония	*nudum*	73,0 ± 0,6	365,0 ± 113,4	17,4 ± 0,5
30284	‘Namoi’	Австралия	*nudum*	65,3 ± 1,7	286,0 ± 28,3	18,5 ± 0,4
31228	‘Ахіллес’	Украина	*nudum*	75,7 ± 5,9	294,3 ± 53,6	17,9 ± 1,0

Заключение

Проведено изучение набора голозерных ячменей из коллекции ВИР различного эколого-географического происхождения в 2021–2023 гг. на полях НПБ «Пушкинские и Павловские лаборатории ВИР». На основе полевого и лабораторного изучения дана агробиологическая характеристика набора и выделены источники по отдельным хозяйственно ценным признакам (скороспелость, урожайность, высокое качество зерна) и их комплексу в условиях Северо-Западного региона РФ.

В качестве исходного материала для селекции на скороспелость выделено 12 ультраскороспелых и 53 скороспелых образца, большая часть из которых представлена линиями, местными формами и староместными сортами. Наиболее скороспелыми показали себя образцы из России, Африки и Передней Азии, а самый длинный вегетационный период наблюдался для образцов из Южной Америки. К высокоурожайным отнесено 10 двурядных и 10 шестирядных голозерных образцов, которые преимущественно относятся к группе скороспелых, раннеспелых и среднеспелых. Наиболее урожайными показали себя шестирядные голозерные образцы, в основном из России и Азии. Выделено 8 двурядных и 15 шестирядных голозерных образцов, характеризующихся наиболее высоким содержанием белка (более 20%). Высокобелковые образцы относятся главным образом к шестирядной группе из Азии и могут выступать как источники улучшения качества зерна для кормовых и пищевых целей. Также отмечено, что наибольшее содержание белка наблюдается у образцов с черной окраской зерновки. По комплексу всех трех признаков (укороченный вегетационный период, урожайность и повышенное содержание белка) выделено 9 образцов.

Статистическая обработка данных показала достоверное влияние генотипа и среды на все изучаемые признаки. Также выявлены корреляционные связи между урожайностью и межфазными периодами «всходы – колошение» и «колошение – созревание», между содержанием белка и межфазными периодами «всходы – колошение» и «колошение – созревание».

Коллекция голозерного ячменя ВИР является потенциальным источником хозяйственно ценных признаков для селекции и требует дальнейшего изучения. Выделенный исходный материал среди голозерного ячменя может передаваться в ведущие селекционные центры страны для создания новых сортов с желаемыми признаками.

References / Литература

Aniskov N.I., Popolzukhin P.V., Nikolayev P.N., Safonova I.V. Agrobiological value of Omskiy Golozerny 1 and Omskiy Golozerny 2 cultivars of spring barley. *Siberian Herald of Agricultural Science*. 2015;6(247):24-29. [in Russian] (Аниськов Н.И., Поползухин П.В., Николаев П.Н., Сафонова И.В. Агробиологическая ценность сортов ярового ячменя Омский голозерный 1 и Омский голозерный 2. *Сибирский вестник сельскохозяйственной науки*. 2015;6(247):24-29).

Dospekhov B.A. Methodology of field trial with fundamentals of statistical processing of research results (Metodika polevogo opyta s osnovami statisticheskoy obrabotki rezultatov issledovaniy). Moscow: Kniga po trebovaniyu; 2012. [in Russian] (Доспехов Б.А. Методика полевого опыта с основами статистической обработки результатов исследований. Москва: Книга по требованию; 2012).

Kaur H., Shaveta S., Kaur S., Sharma V., Kaur K. Hulless barley: a new era of research for food purposes. *Journal of Cereal Research*. 2019;11(2):114-124. DOI: 10.25174/2249-4065/2019/83719

Lapshuk V.A., Vasyaev G.V. Problems of the grain market in the Northwest region of Russia (Problemy rynka zerna v Severo-Zapadnom regione Rossii). In: *Proceedings of the International Congress "Agrorus" (Materialy Mezhdunarodnogo kongressa "Agrorus")*. St. Petersburg; 2013. p.157-160. [in Russian] (Лапшук В.А., Васяев Г.В. Проблемы рынка зерна в Северо-Западном регионе России. В кн.: *Материалы Международного конгресса «Агрорусь»*. Санкт-Петербург; 2013. С.157-160).

Liu J., Li Q., Zhang Y., Deng X., Deng G., Tang Y. et al. Nutritional components, textural properties, and *in vitro* starch hydrolysis of steamed hulless barley bread. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology*. 2018;24(5):1073-1080. DOI: 10.19675/j.cnki.1006-687x.2017.09005

Loskutov I.G., Kovaleva O.N., Blinova E.V. Methodological guidelines for studying and maintaining the global collection of barley and oat. St. Petersburg: VIR; 2012. [in Russian] (Лоскутов И.Г., Ковалева О.Н., Блинова Е.В. Методические указания по изучению и сохранению мировой коллекции ячменя и овса. Санкт-Петербург: ВИР, 2012).

Lukinac J., Jukić M. Barley in the production of cereal-based products. *Plants*. 2022;11(24):3519. DOI: 10.3390/plants11243519

Lukyanova M.V., Trofimovskaya A.Y., Gudkova G.N., Terentieva I.A., Jarosh N.P. Cultivated Flora of the USSR. Vol. 2, Pt 2. Barley (Yachmen). V.D. Kobylyansky, M.V. Lukyanova (eds). Leningrad: Agropromizdat; 1990. [in Russian] (Лукьянова М.В., Трофимовская А.Я., Гудкова Г.Н., Терентьева И.А., Ярош Н.П. Культурная флора СССР. Т. 2, ч. 2. Ячмень / под ред. В.Д. Кобылянского, М.В. Лукьяновой. Ленинград: Агромпроиздат; 1990).

State Register for Selection Achievements Admitted for Usage (National List). Vol. 1 "Plant varieties" (official publication). Moscow: Rosinformagrotech; 2023. [in Russian] (Государственный реестр селекционных достижений, допущенных к использованию. Т. 1. «Сорта растений» (официальное издание). Москва: Росинформагротех; 2023). URL: https://gossortrf.ru/publication/reestry.php [дата обращения: 25.06.2024].

Tetyannikov N.V., Bome N.A. Sources of characters useful for breeding in hulless barley. *Proceedings on Applied Botany, Genetics, and Breeding*. 2020;181(3):49-55. [in Russian] (Тетянников Н.В., Боме Н.А. Источники ценных признаков для селекции голозерного ячменя. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2020;181(3):49-55). DOI: 10.30901/2227-8834-2020-3-49-55

Tsandekova O.L., Neverova O.A., Zaushintsena A.V. Comparative characteristics of some indicators of nutritional value in the grain of early barley (Sravnitelnaya kharakteristika nekotorykh pokazateley pitatelnoy tsennosti zerna skorospelykh yachmeney). *Zernovoye khozyaystvo = Grain Farming*. 2002;(7):18-19. [in Russian] (Цандекова О.Л., Неверова О.А., Заушинцена А.В. Сравнительная характеристика некоторых показателей питательной ценности зерна скороспелых ячменей. *Зерновое хозяйство*. 2002;(7):18-19).

Информация об авторах

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

Игорь Градиславович Лоскутов, доктор биологических наук, доцент, 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, профессор, Санкт-Петербургский государственный университет, 199034 Россия, Санкт-Петербург, Университетская наб., 7–9, i.loskutov@vir.nw.ru, https://orcid.org/0000-0002-9250-7225

Валентина Ивановна Хорева, 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, horeva43@mail.ru, https://orcid.org/0000-0003-2762-2777

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

Information about the authors

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

Igor G. Loskutov, Dr. Sci. (Biology), Associate Professor, 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, Professor, St. Petersburg State University, 7–9 Universitetskaya Emb., St. Petersburg 199034, Russia, i.loskutov@vir.nw.ru, https://orcid.org/0000-0002-9250-7225

Valentina I. Khoreva, Cand. Sci. (Biology), Leading Researcher, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, horeva43@mail.ru, https://orcid.org/0000-0003-2762-2777

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

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 15.08.2024; одобрена после рецензирования 08.10.2024; принята к публикации 03.12.2024.
The article was submitted on 15.08.2024; approved after reviewing on 08.10.2024; accepted for publication on 03.12.2024.

ГЕНЕТИКА КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ И ИХ ДИКИХ РОДИЧЕЙ

Научная статья
УДК 633.174:575.1.2:577.1.2
DOI: 10.30901/2227-8834-2024-4-118-129

CC BY

Генетическое разнообразие образцов кафрского сорго из коллекции ВИР по кафирин-кодирующим локусам

Н. В. Алпатьева, И. Н. Анисимова, М. К. Рязанова, В. В. Васипов, Р. А. Абдуллаев, О. И. Романова, Е. Е. Радченко

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

Автор, ответственный за переписку: Ирина Николаевна Анисимова, irina_anisimova@inbox.ru

Актуальность. Сорго – характеризующаяся высокой засухоустойчивостью универсальная культура, широко возделываемая во всем мире. Его зерно имеет ценный биохимический состав и используется в качестве фуража, а также как продукт питания. Благодаря уникальной структуре запасных белков эндосперма – кафиринов – включение сорговой муки в тесто перспективно для получения компонентов диетического питания. Изучение разнообразия образцов кафрского сорго из коллекции ВИР по биохимическим и морфологическим признакам зерна и полиморфным ДНК-маркерам как возможных доноров для получения стерильных линий и закрепителей стерильности актуально.
Материалы и методы. Шестнадцать образцов кафрского сорго фенотипировали по морфологическим признакам зерна, составу электрофоретических спектров кафиринов, а также генотипировали с помощью специфичных для генов этих белков ПЦР-маркеров. Фенотип зрелых зерен оценивали по цвету семенной оболочки, а также соотношению толщин стекловидного и мучнистого слоев эндосперма на срезах. Белки разделяли с помощью электрофореза в полиакриламидном геле. В ПЦР-анализе использовали SSR-маркеры, сцепленные с генами β- и γ-кафиринов, а также STS-маркер кодирующего участка гена δ-кафирина.
Результаты и выводы. Образцы изученной выборки различались по окраске зерна и структуре эндосперма. Три образца характеризовались значительной толщиной стекловидного слоя, остальные – мучнистым либо частично стекловидным эндоспермом. Не выявлено отличий между образцами по электрофоретическим спектрам кафиринов. В то же время образцы характеризовались высоким уровнем полиморфизма фрагментов, амплифицированных с праймерами, фланкирующими микросателлитные последовательности, сцепленные с генами β- и γ-кафиринов. Два варианта STS-маркера, отличавшихся по последовательности, обнаружены при амплификации с праймерами, специфичными для участка гена, кодирующего δ-кафирин. Изученные образцы дифференцированы после обработки результатов с помощью метода анализа главных координат (PCoA).

Ключевые слова: *Sorghum caffrorum*, эндосперм, β-, γ- и δ-кафирины, электрофорез, ПЦР, маркеры, полиморфизм

***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: Алпатьева Н.В., Анисимова И.Н., Рязанова М.К., Васипов В.В., Абдуллаев Р.А., Романова О.И., Радченко Е.Е. Генетическое разнообразие образцов кафрского сорго из коллекции ВИР по кафирин-кодирующим локусам. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2024;185(4):118-129. DOI: 10.30901/2227-8834-2024-4-118-129

© Алпатьева Н.В., Анисимова И.Н., Рязанова М.К., Васипов В.В., Абдуллаев Р.А., Романова О.И., Радченко Е.Е., 2024

GENETICS OF CULTIVATED PLANTS AND THEIR WILD RELATIVES

Original article
DOI: 10.30901/2227-8834-2024-4-118-129

Genetic diversity of kaffir sorghum accessions from the VIR collection in kafirin-encoding loci

Natalia V. Alpatieva, Irina N. Anisimova, Maria K. Ryazanova, Vladimir V. Vasipov, Renat A. Abdullaev, Olga I. Romanova, Evgeny E. Radchenko

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

Corresponding author: Irina N. Anisimova, irina_anisimova@inbox.ru

Background. Sorghum is a universal, highly drought-resistant crop, widely cultivated throughout the world. Sorghum grain has a valuable biochemical composition and is utilized in both food and feed production. Due to the unique structure of endosperm storage proteins, kafirins, adding sorghum flour to dough is promising for producing dietetic nutrition components. Employing polymorphic DNA markers to study the diversity of kaffir sorghum accessions from the VIR collection as potential donors of biological and morphological traits in their grain is relevant for the development of sterile lines and sterility maintainers.
Materials and methods. Sixteen kaffir sorghum accessions were phenotyped according to morphological features and kafirin electrophoretic banding patterns in their grain, and genotyped using PCR markers specific for kafirin-encoding genes. The phenotype of mature grains was assessed by seed coat color as well as by the thickness ratio between the vitreous and farinaceous endosperm layers on grain cuts. Proteins were fractionated by polyacrylamide gel electrophoresis. The SSR markers linked to the genes for β- and γ-kafirins, and the STS marker of the coding region of the δ-kafirin gene were used in the PCR analysis.
Results and conclusions. The studied accessions differed in grain color and endosperm structure. Three accessions demonstrated a significant thickness of the vitreous layer, while the others had a farinaceous or partially vitreous endosperm. No differences were found among the accessions in the kafirin electrophoretic banding patterns. Meanwhile, the accessions manifested highly polymorphic fragments amplified with primers flanking microsatellite sequences linked to the β- and γ-kafirin genes. Two different versions of the STS marker were detected after amplification with the primers specific to the δ-kafirin-coding gene region. The studied accessions were differentiated using the principal coordinates analysis (PCoA).

Keywords: *Sorghum caffrorum*, endosperm, β-, γ- and δ-kafirins, electrophoresis, PCR, markers, polymorphism

Acknowledgements: the study was carried out within the framework of the state task according to the thematic 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: Alpatieva N.V., Anisimova I.N., Ryazanova M.K., Vasipov V.V., Abdullaev R.A., Romanova O.I., Radchenko E.E. Genetic diversity of kaffir sorghum accessions from the VIR collection in kafirin-encoding loci. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2024;185(4):118-129. DOI: 10.30901/2227-8834-2024-4-118-129

Введение

Сорго (*Sorghum bicolor* (L.) Moench) – универсальная культура, широко возделываемая во всем мире. Сорго является многоцелевой культурой. Значительная часть зерна идет для промышленной переработки на муку и крупу, а также спирт, крахмал и патоку (https://www.fao.org/statistics/en). В России сорго в основном используется на фураж (силос, зеленый корм, сено, выпас), а также для производства бумаги, дубильных и красящих веществ, веников, щеток и т. п.

Существует несколько классификаций сорго, основанных на таксономических признаках (Snowden, 1935; Jakushevsky, 1969, Ivanyukovich, Doronina, 1980). По классификации Е. Я. Якушевского выделяют 4 хозяйственные группы сорго: зерновое, сахарное, веничное и травянистое. Наибольшим разнообразием отличается зерновое сорго, которое является самым древним по происхождению. Огромное разнообразие этой группы делится на 5 видов, которые приурочены к отдельным эколого-географическим очагам (центрам) формообразования в Африке и Азии.

Сорго зерновое гвинейское (*S. guineense* (Stapf) Jakuschev.), иногда называемое голозерное, характерно для стран Западной Африки; сорго зерновое кафрское (*S. caffrorum* (Beauv.) Jakuschev.) происходит из Южной Африки; сорго зерновое негритянское (*S. bantuorum* Jakuschev.) наиболее разнообразно в странах Центральной и Восточной Экваториальной Африки; сорго зерновое хлебное (*S. durra* (Forsk.) Jakuschev.) происходит, прежде всего, из стран Северо-Восточной Африки, Ближнего и Среднего Востока, а сорго зерновое китайское (*S. chinense* Jakuschev.), или гаолян, характеризуется наиболее широким разнообразием в странах Восточной Азии (Jakushevsky, 1969).

В ряде стран Африки и Азии, характеризующихся засушливым климатом, сорго является основной продовольственной культурой, а в России используется преимущественно на фуражные цели. Сорго превосходит кукурузу по составу аминокислот и витаминов группы В, что позволяет рассматривать его как перспективный источник кормов для птицы (Kurbonov, Khaitov, 2023). В последние годы возрос интерес к сорго как пищевому растению. Добавление муки сорго к пшеничной муке улучшает физико-химические показатели теста (Antimonov et al., 2021). В селекции зернового сорго большое значение имеет цвет зерна: наиболее востребованными являются белозерные формы, однако, в связи с возросшим интересом к антиоксидантам, увеличивается интерес и к сортам с «окрашенным» зерном.

Зерно сорго содержит различные биоактивные вещества; в экспериментах подтверждено их положительное влияние для профилактики ряда неинфекционных заболеваний. В перикарпии зерновки в значительных количествах обнаружены пищевые волокна, фенольные компоненты (3-дезокси-антоцианидины), танины, поликозанолы. Зародыш богат липидами, жирорастворимыми витаминами, витаминами группы В и минералами. Вещества, определяющие питательную ценность соргового зерна, находятся в эндосперме, на долю которого приходится 75–85%. В состав эндосперма входят углеводы, белки, комплекс витаминов В и микроэлементы (De Morais Cardoso et al., 2017; Mawouma et al., 2022). Питательная ценность зерна определяется высоким содержанием крахмала (70–75%), белка (9–15%), жира (3,5%), а также наличием 17 незаменимых аминокислот (Antimonov et al., 2021).

Сорго отличается от многих зерновых культур (пшеница, рожь, ячмень) уникальной структурой запасных белков эндосперма, благодаря чему продукты с включением сорговой муки могут быть использованы в безглютеновых диетах. Главные запасные белки зерна сорго – кафирины – относятся к группе проламинов. Их содержание в белковой фракции эндосперма достигает 70–80% (Belton et al., 2006). Название «проламин», предложенное Т. Б. Осборном (Osborne, 1924), связано с высоким содержанием пролина и глутамина. Во фракции кафирина они составляют 30% от общего количества аминокислотных остатков (Belton et al., 2006). Из-за сходства с зеинами по физико-химическим свойствам субъединицы главных запасных белков зерна сорго первоначально классифицировали как α-, β-, γ- и δ-кафирины (Shull et al., 1991). В более поздних исследованиях показано, что кафирины отличаются от зеинов большей гидрофобностью и преобладанием α-спиральных вторичных структур. Согласно современной номенклатуре, выделяют следующие фракции кафиринов, различающихся по последовательностям и молекулярной массе: α-кафирин 1 (Mr ~ 25 кДа), α-кафирин 2 (25 кДа), β-кафирин (19 кДа), γ-кафирин 1 (27 кДа), γ-кафирин 2 (50 кДа) и δ-кафирин (18 кДа) (El'konin et al., 2016; Elkonin et al., 2019). Подобно зеинам кукурузы, кафирины локализованы на эндоплазматическом ретикулюме эндосперма в сферических белковых тельцах с гранулами крахмала внутри. Зрелые зерна сорго, как и зерна кукурузы, имеют схожий состав эндосперма: стекловидный на периферии с непрозрачной мучнистой центральной областью. Твердый стекловидный слой защищает зерновку от насекомых, грибов и механических повреждений во время сбора урожая. Именно в стекловидном слое содержание проламинов выше, чем во внутреннем мучнистом слое (Wu et al., 2013; Holding, 2014).

Кафирины классов β и γ локализованы в периферической части этих структур, а кафирины α и δ находятся во внутреннем районе (Shull et al., 1991; Shewry, Halford, 2002; Wong et al., 2009; Wu et al., 2013; El'konin et al., 2016). Кафирины β и γ обогащены остатками цистена, которые образуют дисульфидные связи и блокируют протеолитическим ферментам доступ к α-кафиринам (Wong et al., 2009). Синтез β, γ и δ контролируется единичными локусами, тогда как α-кафирины кодируются мультигенными семьями. Например, в одном локусе на хромосоме 5 референсного генома BTx623 картированы 20 генов α-кафиринов, возникших путем дупликаций (Xu, Messing, 2008). Гены β-, γ- и δ-кафиринов локализованы на хромосомах 9, 2 и 10 генома сорго. Изучен полиморфизм последовательностей этих генов, разработаны молекулярные маркеры для идентификации аллельных вариантов (Laidlaw et al., 2010).

На практике запасные белки широко используют для изучения внутривидового полиморфизма и идентификации сортов пшеницы, ржи, ячменя, кукурузы и других культивируемых злаков (Konarev et al., 2000). Для оценки генетического разнообразия образцов сорго применяют как электрофоретический анализ кафиринов в полиакриалмидном геле (в разных модификациях, позволяющих разделять молекулы белка в зависимости от их длины, заряда или вторичной структуры), так и полиморфные ДНК-маркеры (Chamba et al., 2005; Laidlaw et al., 2010; Li et al., 2018; Aniskina et al., 2019).

Цель настоящей работы – структурирование выборки образцов кафрского сорго по комплексу признаков: окраска семенной оболочки, стекловидность/мучнистость семян, профиль суммарной фракции запасных белков и вариабельность ДНК-маркеров генов β-, γ- и δ-кафиринов.

Материал и методы

Материал

Материалом для исследования послужила рандомизированная выборка из 16 образцов кафрского сорго (*S. caffrorum*) коллекции ВИР разного происхождения. Анализировали семена, репродуцированные в теплицах научно-производственной базы «Пушкинские и Павловские лаборатории ВИР» (Санкт-Петербург, г. Пушкин) в 2022 г. (табл. 1). В работе использовали также стерильную линию Низкорослое 81с (ЦМС A1 milo) и линию 929-3 – восстановитель фертильности пыльцы, отобранную из образца хлебного сорго (*S. durra*) Джугара белая (к-929, западный Китай).

Фенотипирование зерен кафрского сорго

Цвет зерновки оценивали визуально. Для определения толщины стекловидного эндосперма делали поперечные и продольные срезы зерновки, фотографировали с помощью микроскопа Zeiss Stereo Discovery V8, затем проводили их анализ. Толщину стекловидного слоя измеряли в миллиметрах в нескольких точках на срезах. Контролями служили линии Низкорослое 81с (мучнистый, непрозрачный эндосперм с тонким слоем стекловидного эндосперма) и 929-3 (стекловидный эндосперм с незначительными вкраплениями мучнистого слоя).

Электрофоретический анализ кафиринов

Кафирины извлекали из половинок отдельных зерновок. Для анализа брали 2–3 зерновки каждого образца. Каждую половинку измельчали, полученную муку переносили в пробирку типа Eppendorf объемом 1,5 мл и добавляли 80 мкл 65-процентного изопропанола и 8 мкл β-меркаптоэтанола. Смесь перемешивали и оставляли на рабочем столе при комнатной температуре на 40 мин, затем пробы центрифугировали при 12 000 об./мин, отбирали 40 мкл супернатанта и смешивали с 60 мкл 10М мочевины (Khomutnikova, 1992).

Электрофорез проводили по методике Л. А. Хомутниковой (Khomutnikova, 1992) в пластинах полиакриламидного геля в ацетатном буфере (0,013М уксусная кислота, pH 3,1). Использовали приборы для вертикального электрофореза с размером стекол 120 × 120 × 1 мм. Гелевая пластина содержала 7,5% акриламида, 7 М мочевины и 5% уксусной кислоты. В каждую лунку геля наносили

Таблица 1. Изученные образцы сорго из коллекции ВИР
Table 1. Sorghum accessions from the VIR collection used in this study

№ по каталогу ВИР / VIR catalogue No.	Образец * / Accession *	Происхождение / Origin
	929-3	Китай
	Низкорослое 81с	Украина
161	Sunrise caffir	США
198	Red Kaffir	США
239	White Kaffir Corn	США
244	Blackhull Kaffir	США
245	Blackhull Kaffir	США
251	Sunrise kaffir	США
295	Китайское	США
584	Red Kaffir	США
679	Red Blackhull Kaffir	США
684	Кафрское розовое	США
1217	Blackhull Kaffir	Южная Африка
1611	Red Kaffir	США
1764	Blackhull White Kaffir Corn	Южная Африка, Трансвааль
1786	Розовое кафрское	Волгоградская область
3023	Tehas Kafir	Бразилия
3561	Sorghum Blackhull Kaffir	США

Примечание: * – названия образцов приведены в соответствии с каталогом ВИР
Note: * – accession names are given in accordance with the VIR catalogue

по 25 мкл белкового экстракта. Электрофорез проводили в течение 4,5 ч. Первые 40 мин электрофорез вели при 100 В, затем устанавливали напряжение 600 В, которое поддерживали до окончания электрофореза. После электрофореза белки фиксировали и окрашивали в красителе по П. Дж. Ригетти и Ф. Киллеми (Righetti, Chillemi, 1978) (0,075% Coomassi G-250 в 12,5-процентной трихлоруксусной кислоте) в течение 24–48 ч, а по истечении времени окрашивания фон от красителя отмывали дистиллированной водой. Визуализацию гелей проводили в гель-документирующей системе ChemiDoc (Bio-Rad).

Выделение ДНК, ПЦР и электрофорез ампликонов в полиакриламидном (ПААГ) или агарозном гелях

ДНК выделяли индивидуально из двух-трех растений SDS-буфером, pH 7,5 (Dorokhov, Kloke, 1997) с модификациями, подробное описание которых представлено в методических указаниях (Anisimova et al., 2018). Для генотипирования использовали праймеры к микросателлитным повторам во фланкирующих последовательностях генов β- и γ-кафиринов, а также праймеры к STS-маркеру кодирующей (транслируемой) последовательности гена δ-кафирина (Laidlaw et al., 2010). Последовательности олигонуклеотидов, условия ПЦР и ожидаемая длина ампликонов, а также хромосомная локализация анализируемых генов представлены в таблице 2. ПЦР проводили в 25 мкл смеси, содержавшей 2–3 мМ $MgCl_2$, 0,2 мМ каждого из dNTPs, 200 нМ каждого праймера, 1 е. а. Taq ДНК полимеразы («Диалат», Москва) и около 50 нг геномной ДНК. ПЦР проводили на приборе MiniAmp Plus (Thermo Fisher Scientific, США). Прямые праймеры к микросателлитным повторам были мечены флуоресцентными красителями («Евроген», Москва). Фрагменты ПЦР с флуоресцентной меткой анализировали на генетическом анализаторе «Нанофор-05» («Синтол», Россия) в ПААГ. Длину фрагмента определяли с помощью маркера ММ (С-450, «Синтол»). Перед началом анализа фрагменты денатурировали в течение 5 мин при 95°С. Амплифицированные фрагменты гена δ-кафирина окрашивали в растворе бромистого этидия, анализировали в 1,5-процентном агарозном геле и секвенировали.

Секвенирование фрагментов кодирующей последовательностей δ-кафирина

Нуклеотидные последовательности ампликонов, полученных с помощью праймеров dKaf, определяли на генетическом анализаторе «Нанофор-05», используя набор реагентов для секвенирования ДНК по методу Сенгера GenSeq согласно инструкции фирмы-производителя («Синтол», Россия).

Статистический анализ

Структурирование изучаемой выборки образцов из коллекции ВИР по наличию/отсутствию у них амплифицированных фрагментов проводили с помощью анализа главных координат (PCoA) (Price et al., 2006; Peakall, Smouse, 2012) в программе GenAlEx 6.5. Данные молекулярного скрининга были представлены в виде бинарной матрицы, где 0 – отсутствие, а – наличие ампликона определенного размера.

Результаты

В зависимости от окраски семенной оболочки зерно изучаемых образцов было дифференцировано на красное (к-198, к-295, к-584, к-1611), розовое (к-161, к-239, к-244, к-245, к-679, к-684, к-1217, к-1764, к-1786, к-3023, к-3561) и белое (к-251). Толщина стекловидного слоя у образцов к-295, к-1217 и к-3561 была значительной и достигала 1 мм при диаметре зерновки около 2 мм. Сходное строение имел стекловидный эндосперм линии хлебного сорго 929-3 с единичными вкраплениями мучнистого эндосперма (рис. 1, табл. 3). У остальных образцов эндосперм был мучнистым (толщина стекловидного слоя не превышала 0,5 мм) либо частично стекловидным (толщина слоя составила 0,6–0,8 мм).

По результатам электрофореза в ПААГ, pH 3,1 (Khomutnikova, 1992), все образцы кафрского сорго и стерильная линия Низкорослое 81с характеризовались одинаковыми спектрами кафиринов. Вариабельность интенсивности компонентов в спектрах к-244 и к-245 можно объяснить различиями в выполненности анализируемых зерен. Выявлено восемь четко идентифицируемых компонентов и несколько минорных. Уникальный электрофоретический профиль белков имела лишь линия хлебного сорго 929-3 (рис. 2).

Таким образом, с помощью электрофоретического анализа кафиринов не удалось выявить различия между образцами кафрского сорго. Поэтому дальнейший анализ проводили с использованием ДНК-маркеров, сцепленных с генами кафиринов: SSR-маркеры генов β- и γ-кафиринов, а также STS-маркер, локализованный в кодирующей области гена δ-кафирина. У изученных образцов наблюдали высокий уровень полиморфизма фрагментов, амплифицированных с праймерами, фланкирующими микросателлитные последовательности, сцепленные с генами β- и γ-кафиринов. Так, полиморфизм SSR-маркера bKAF_SSR1, фланкирующего стартовый кодон гена β-кафирина, обусловлен числом повторов мотива (CT) SSR-маркеров. У референсных последовательностей CP137843.1 и CP137833.1 этот фрагмент имеет длину 206 и 208 пн соответственно, а в исследованном пуле образцов найдено 9 вариантов длиной 202, 212, 214, 218, 220, 224, 226, 228 и 242 пн (см. табл. 3). Вариабельность другого маркера этого гена – bKAF_SSR2, локализованного на расстоянии около 3000 пн от терминирующего кодона, – определяется числом повторов (TACA). В референсных последовательностях длина фрагментов составляет 240 пн и 220 пн, тогда как среди образцов кафрского сорго найдено 7 вариантов меньшей длины и с меньшим числом повторов: 142, 158, 182, 186, 190, 206 и 210 пн (см. табл. 3).

Полиморфизм маркера гена γ-кафирина gKAF_SSR, расположенного на расстоянии примерно 10 000 пн от терминирующего кодона гена, определяется числом микросателлитных повторов (AT). В референсных последовательностях CP137836.1 и CP137826.1 длина фрагмента составляет соответственно 189 пн и 187 пн, а у исследуемых образцов найдено 4 варианта: 193, 197, 199 и 201 пн (см. табл. 3).

Полиморфизм STS-маркера dKaf (см. табл. 2), позволяющего дифференцировать 3 варианта последовательности гена δ-кафирина у сорго (Laidlaw et al., 2010), определяется наличием двух инсерций в кодирующем районе общей длиной 39 пн и нескольких SNP. У образцов к-161, к-679, к-1217, к-1764, к-3023 и к-3561 амплифицирован фрагмент гена длиной 642 пн, то есть найден аллель, кодирующий белок длиной 135 аминокислот. У образцов к-198, к-239, к-244, к-245, к-251, к-295, к-584, к-684, к-1611 и к-1786 длина ампликона составляла 681 пн (рис. 3). По результатам секвенирования фрагменты оказались идентичны последовательности

Таблица 2. **Праймеры к микросателлитным повторам во фланкирующих последовательностях генов β- и γ-кафиринов и кодирующей последовательности гена δ-кафирина (Laidlaw et al., 2010)**

Table 2. **Primers to microsatellite repeats within the flanking sequences of the *β*- and *γ*-kafirin genes, and the coding sequence of *δ*-kafirin (Laidlaw et al., 2010)**

Ген / Gene	Локализация / Localization	Праймер / Primer	Последовательность (5′ → 3′) / Sequence (5′ → 3′)	Условия ПЦР / Conditions of PCR		Длина фрагмента в референсных последовательностях / GenBank: / Fragment length in reference sequences / GenBank:
				Концентрация $MgCl_2$ в ПЦР-смеси, мМ / Concentration of $MgCl_2$ in the PCR mixture	t° отжига / Annealing temperature	
δ-кафирин	Ch10	dKaf_F	GCCAAGTCATCCAGCTTATCCAGC	3 мМ	53°C°	642 пн / CP137844.1 681 пн /GU732411.1 681 пн / GU732412.1
		dKaf_R	GAGTCACATGCGATGGCATGTCAAC			
β-кафирин	Ch9	bKAF_SSR1_F	CGAGCCCAAGGTACCATCT	2 мМ	59°C°	206 пн / CP137843.1 208 пн /CP137833.1
		bKAF_SSR1_R	AACCTCCCTCCCCTTTGTAA			
β-кафирин	Ch9	bKAF_SSR2_F	AAGGGGCTGTGCAAGCTAT	2 мМ	55°C°	240 пн / CP137843.1 220 пн /CP137833.1
		bKAF_SSR2_R	TCAGAGAGTTGGTGAGGAAAA			
γ-кафирин	Ch2	gKAF_SSR_F	TGCTATTCGTTTGATCACCTATG	2 мМ	55°C°	189 пн / CP137836.1 187 пн /CP137826.1
		gKAF_SSR_R	GTGGCCTTGTGGTCACTTTT			



Рис. 1. Фенотипическое разнообразие зерен кафрского сорго

(– черта внизу = 1 мм и применяется ко всем изображениям)

Fig. 1. Phenotypic diversity of kaffir sorghum grains.

(– the line at the bottom = 1 mm, and is applicable to all images)

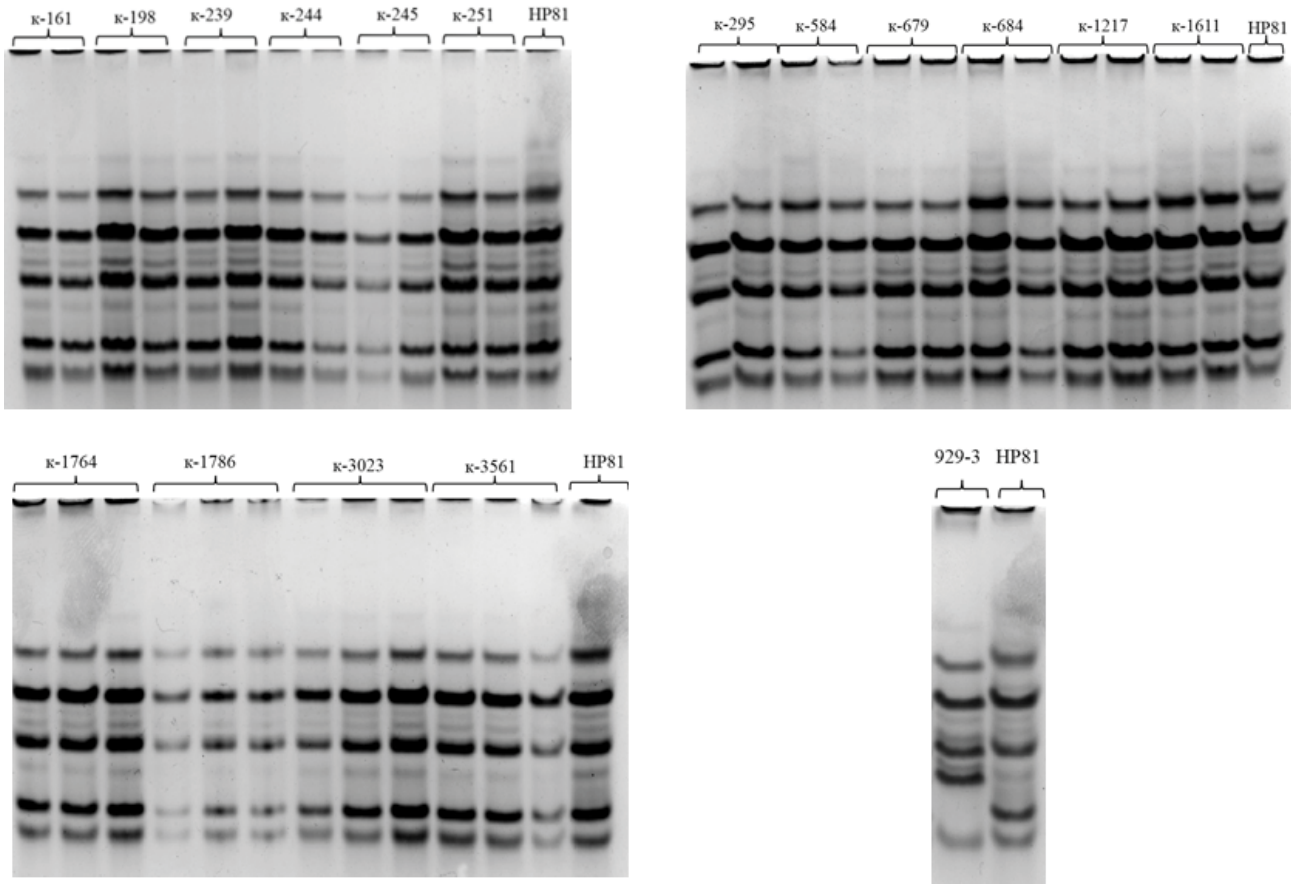


Рис. 2. Электрофоретические спектры кафиринов 16 образцов кафрского сорго
(линия 929-3 – восстановитель фертильности пыльцы; HP81 – стерильная линия Низкорослое 81с)

Fig. 2. Electrophoretic banding patterns of kafirins from 16 kaffir sorghum accessions
(929-3 – pollen fertility restorer; HP81 – sterile line Nizkorosloe 81c)

Таблица 3. Разнообразие образцов кафрского сорго по цвету зерновки, толщине стекловидного слоя эндосперма и молекулярным маркерам

Table 3. Diversity of kaffir sorghum accessions in grain color, vitreous endosperm layer thickness, and molecular markers

№ по каталогу ВИР / VIR catalogue No.	Образец / Accession	Размер ПЦР продукта, полученного с помощью праймеров: / Size of the PCR product amplified with the primers:				Цвет зерна / Grain color	Толщина стекловидного слоя, мм / Vitreous layer thickness, mm
		bKAF SSR1	bKAF SSR2	gKAF SSR	dKaf		
	Низкорослое 81с	220	158	197	681	красный	0,4–0,5
	929-3	202	206	201	642	белый	0,4–1,0
161	Sunrise caffir	212	206	197	642	розовый	0,3–0,6
198	Red Kaffir	224	141	197	681	красный	0,1–0,2
239	White Kaffir Corn	220	158	199	681	белый	0,2-0,5
244(а)*	Blackhull Kaffir	224	158	197	681	розовый	0,5–0,7
244(б)*	Blackhull Kaffir	220	158	197	681		
245(а)*	Blackhull Kaffir	218	158	197	681	розовый	0,2–0,5
245(б)*	Blackhull Kaffir	220	158	197	681		
251	Sunrise kaffir	214	206	197	681	белый	0,1–0,2
295	Китайское	228	182	193	681	красный	0,2–1,0
584(а)*	Red Kaffir	228	186	193	681	красный	0,1–0,3
584(б)*	Red Kaffir	228	182	193	681		
679	Red Blackhull Kaffir	220	158	199	642	розовый	0,2–0,4
684(а)*	Кафрское розовое	228	182	193	681	розовый	0,1–0,4
684(б)*	Кафрское розовое	242	182	193	681		
1217	Blackhull Kaffir	222	158	199	642	розовый	0,3–1,0
1611	Red Kaffir	228	190	193	681	красный	0,2–0,4
1764	Blackhull White Kaffir Corn	220	158	199	642	розовый	0,3–0,7
1786	Розовое кафрское	228	182	193	681	розовый	0,2–0,4
к-3023	Tehas Kafir	226	158	199	642	розовый	0,4–0,7
к-3561	Sorghum Blackhull Kaffir	222	158	199	642	розовый	0,4-1,0

Примечание: (а) и (б)* – отдельные растения в гетерогенных образцах

Note: (а) and (б)* – individual plants of heterogeneous accessions

GenBank:GU732411, а предполагаемая белковая последовательность длиной 148 аминокислот имела характерные для этого варианта δ-кафирина вставки аминокислот ALP и PMMMRPTMMP. Два варианта белка существенно различаются по аминокислотному составу прежде всего тем, что более «длинный» вариант имеет 6 дополнительных остатков незаменимой аминокислоты метионина (рис. 4). Последовательность, идентичная GU732412.1 и обозначенная H. K. C. Laidlaw с соавторами как аллель 3 (Laidlaw et al., 2010), в исследованных образцах не обнаружена.

После обработки данных молекулярного скрининга с помощью метода главных координат PCoA удалось дифференцировать почти все изучаемые образцы кафрского сорго. Образцы к-244, к-245, к-584 и к-684 оказались гетерогенными, причем во всех случаях растения различались по вариантам SSR-маркеров, сцепленных с геном β-кафирина. Напротив, идентичные профили ДНК-маркеров имели все растения образцов к-1786, к-295 и одно растение образца к-684, а также к-3561 и к-1217. Предсказуемо линия 929-3 отличалась от всех изученных образцов, тогда как стерильная линия Низкорослое 81с, при создании которой кафрское сорго использовали в качестве отцовской формы, имела профиль маркеров, идентичный таковому растений гетерогенных образцов к-245 и к-244 (рис. 5).

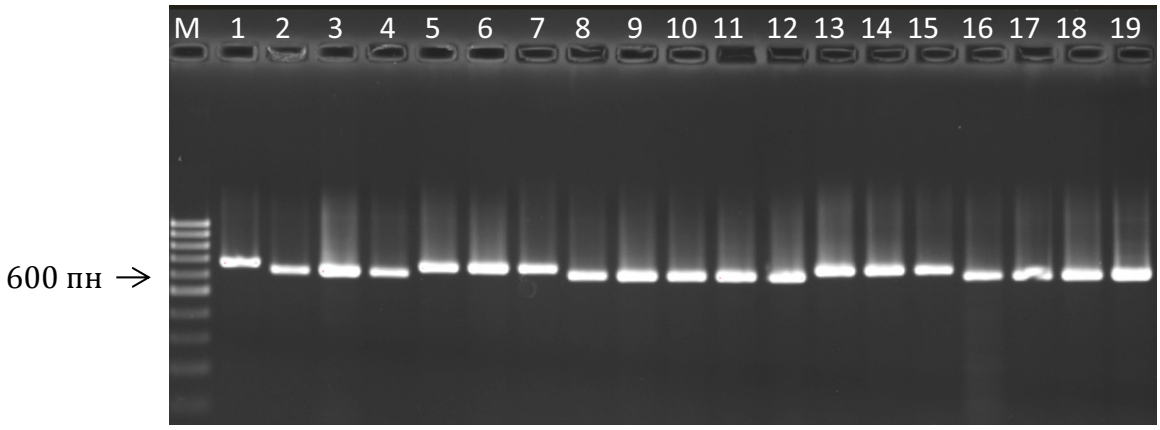


Рис. 3. Электрофореграмма фрагментов гена δ-кафирина, амплифицированных у образцов кафрского сорго:
1 – к-584; **2–4** – к-679; **5–7** – к-684; **8–12** – к-1217; **13–15** – к-1611; **16–19** – к-1764;
М – маркер молекулярного веса ДНК

Fig. 3. Electrophoregram of *δ*-kafirin gene fragments amplified from kaffir sorghum accessions: 1 – к-584; **2–4** – к-679; **5–7** – к-684; **8–12** – к-1217; **13–15** – к-1611; **16–19** – к-1764; M – DNA molecular weight marker

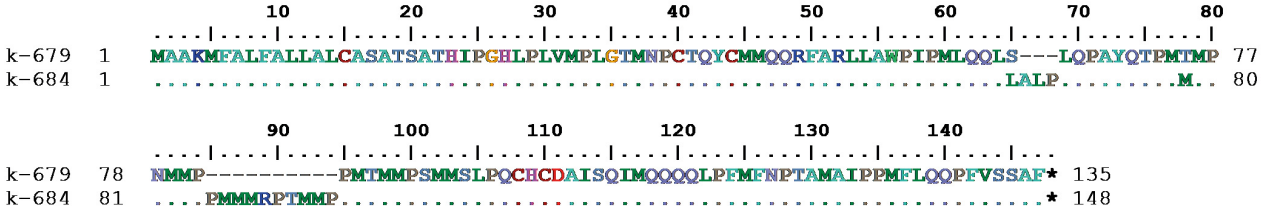


Рис. 4. Выравнивание предполагаемых аминокислотных последовательностей δ-кафиринов из образцов кафрского сорго к-679 и к-684

Fig. 4. Alignment of translated *δ*-kafirin amino acid sequences from kaffir sorghum accessions k-679 and k-684

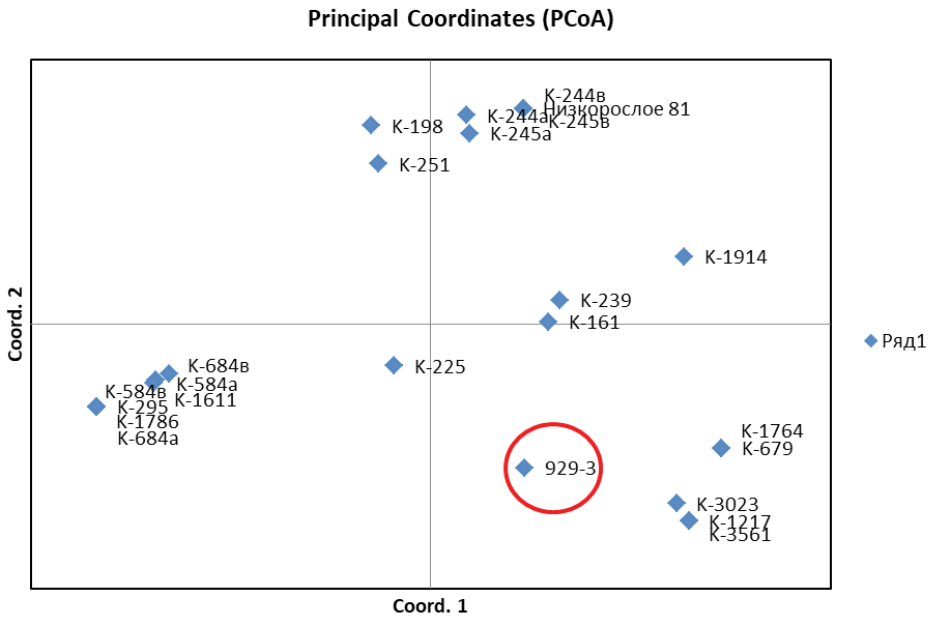


Рис. 5. Структура выборки образцов кафрского сорго, полученная методом анализа главных координат (PCoA) по результатам анализа ДНК маркеров β-, γ- и δ-кафиринов с помощью программы GenALEx 6.5
(красным цветом выделена линия хлебного сорго 929-3)

Fig. 5. Structure of the set of kaffir sorghum accessions obtained by the principal coordinates analysis (PCoA) method on the basis of the results of the DNA analysis of *β*-, *γ*- and *δ*-kafirin markers using the GenALEx 6.5 software
(grain sorghum line 929-3 is highlighted in red)

Обсуждение

Все 16 изученных образцов кафрского сорго различались по окраске зерновки (белая, красная, розовая) и структуре эндосперма (стекловидный, частично стекловидный, мучнистый) (см. рис. 1). В то же время образцы оказались идентичными по электрофоретическим профилям запасных белков – кафиринов, что, вероятно, объясняется особенностями строения этих белков у сорго. Суммарный спектр кафиринов, выделенных из зрелых зерновок сорго, сложен по составу при разделении этих белков в ПААГ. Белки, предполагаемые белковые последовательности которых представлены в информационных базах PLAZA – Monocots PLAZA 4.5 : Synteny plot (https://www.ugent.be) и NCBI (https://www.ncbi.nlm.nih.gov), различаются по длине, однако полиморфизм аллельных вариантов по числу аминокислотных остатков невелик, что, наряду с многокомпонентностью суммарных спектров, ограничивает возможности использования денатурирующего электрофореза в полиакриламидном геле (SDS-PAGE) для генотипирования. Этот тип электрофореза широко применяется для идентификации мутантных форм сорго, у которых происходят существенные перестройки этих генов, например значительные инсерции или даже образование преждевременных стоп-кодонов, что приводит к видимым изменениям спектра (Chamba et al., 2005; Laidlaw et al., 2010; Li et al., 2018). В ВИР для идентификации коллекционных образцов сорго была разработана другая методика электрофореза кафиринов в ацетатном буфере с pH 3.1 в ПААГ без добавления денатурирующего агента (SDS) (Khomutnikova, 1992). Метод позволяет дифференцировать белковые молекулы в зависимости от их длины, заряда и частично определяется вторичной структурой белка (Osterman, 1984). Однако в нашем исследовании этим методом удалось достоверно отличить только линию хлебного сорго 929-3, взятую в качестве контроля для образцов кафрского сорго (см. рис. 2). Ряд авторов для генотипирования использовали нуклеотидный полиморфизм кодирующих областей этих генов либо фланкирующих участков, содержащих высокополиморфные микросателлиты (Li et al., 2018; Laidlaw et al., 2010). Использованные в настоящей работе маркеры разработаны для картирования генов, кодирующих β-, γ- и δ-кафирины (Laidlaw et al., 2010), благодаря чему стало возможным дифференцировать почти все изученные образцы (см. табл. 3). При использовании двух SSR-маркеров, сцепленных с геном β-кафирина, выявлено 9 и 7 вариантов, для маркера γ-кафиринов – 4, а для STS-маркера δ-кафирина – 2, что сопоставимо с числом аллелей, найденных в кодирующих районах этих генов. Например, в выборке из 32 инбредных линий и трех диких видов сорго при секвенировании было обнаружено по 6 аллелей β- и γ-кафиринов, а также 3 аллеля δ-кафиринов, различающихся, как правило, единичными нуклеотидными заменами и, реже, инсерциями. Кроме того, у 18 линий сорго с помощью маркера δ-кафирина выявлен аллель гена этого белка со вставками, который кодирует полипептид с дополнительными молекулами метионина (Laidlaw et al., 2010). Такой аллель, вероятно, довольно широко распространен среди селекционных образцов, так как кодируемый белковый продукт содержит 19,1% этой незаменимой аминокислоты по сравнению с 15,9% продуктом аллеля без вставок. В нашем исследовании найдено 10 таких образцов: к-198, к-239, к-244, к-245, к-251, к-295, к-584, к-684, к-1611, к-1786.

Заключение

Образцы кафрского сорго различались по окраске зерна и структуре эндосперма и оказались идентичными по электрофоретическим профилям запасных белков кафиринов. В то же время образцы характеризовались высоким уровнем полиморфизма фрагментов, амплифицированных с праймерами, фланкирующими микросателлитные последовательности, сцепленные с генами β- и γ-кафиринов. Два варианта STS-маркера, отличавшихся по последовательности, обнаружены при амплификации с праймерами, специфичными для участка гена, кодирующего δ-кафирин. Более простые в исполнении (по сравнению с секвенированием) SSR- и STS-маркеры генов запасных белков являются эффективным инструментом для генотипирования, изучения внутривидового полиморфизма и поиска ценных для селекции генотипов среди коллекционных образцов сорго.

Reference / Литература

Anisimova I.N., Alpatieva N.V., Abdullaev R.A., Karabitsina Yu.I., Kuznetsova E.B. Screening of plant genetic resources with the use of DNA markers: basic principles, DNA isolation, PCR setup, agarose gel electrophoresis: (guidelines). E.E. Radchenko (ed.). St. Petersburg: VIR; 2018. [in Russian] (Анисимова И.Н., Алпатьева Н.В., Абдуллаев Р.А., Карабицина Ю.И., Кузнецова Е.Б. Скрининг генетических ресурсов растений с использованием ДНК-маркеров: основные принципы, выделение ДНК, постановка ПЦР, электрофорез в агарозном геле: (методические указания) / под ред. Е.Е. Радченко. Санкт-Петербург: ВИР; 2018). DOI: 10.30901/978-5-905954-81-8

Aniskina Yu.V., Malinovskaya E.V., Mitsurova V.S., Velishaeva N.S., Kolobova O.S., Shilov I.A. The study of the sorghum genetic diversity using the multiplex microsatellite analysis. *Plant Biotechnology and Breeding*. 2019;2(3):20-29. [in Russian] (Анискина Ю.В., Малиновская Е.В., Мицурова В.С., Велишаева Н.С., Колобова О.С., Шилов И.А. Исследование генетического разнообразия сорго с использованием технологии мультиплексного микросателлитного анализа. *Биотехнология и селекция растений*. 2019;2(3):20-29). DOI: 10.30901/2658-6266-2019-3-o1

Antimonov A.K., Syrkina L.F., Antimonova O.N. Breeding of food grain sorghum. *Zemledelie = Crop Farming*. 2021;(8):28-32. [in Russian] (Антимонов А.К., Сыркина Л.Ф., Антимонова О.Н. Селекция зернового сорго пищевого направления. *Земледелие*. 2021;(8):28-32). DOI: 10.24412/0044-3913-2021-8-28-32

Belton P.S., Delgadillo I., Halford N.G., Shewry P.R. Kafirin structure and functionality. *Journal of Cereal Science*. 2006;44(3):272-286. DOI: 10.1016/j.jcs.2006.05.004

Chamba E.B., Halford N.G., Forsyth J., Wilkinson M.D., Shewry P.R. Molecular cloning of *β*-kafirin, a methionine-rich protein of sorghum grain. *Journal of Cereal Science*. 2005;41(3):381-383. DOI: 10.1016/j.jcs.2004.09.004

De Morais Cardoso L., Pinheiro S.S., Martino H.S.D., Pinheiro-Sant'Ana H.M. Sorghum (*Sorghum bicolor* L.): Nutrients, bioactive compounds, and potential impact on human health. *Critical Reviews in Food Science and Nutrition*. 2016;57(2):372-390. DOI: 10.1080/10408398.2014.887057

Dorokhov D.B., Klocke E. A rapid and economic technique for RAPD analysis of plant genomes. *Russian Journal of Genetics*. 1997;33(4):358-365. [in Russian] (Дорохов Д.Б., Клоке Э. Быстрая и экономичная техноло-

гия RAPD анализа растительных геномов. *Генетика*. 1997;33(4):443-450).

El'konin L.A., Domanina I.V., Ital'yanskaya Yu.V. Genetic engineering as a tool for modification of seed storage proteins and improvement of nutritional value of cereal grain (review). *Agricultural Biology*. 2016;51(1):17-30. [in Russian] (Эльконин Л.А., Доманина И.В., Итальянская Ю.В. Генетическая инженерия как инструмент модификации состава запасных белков и повышения питательной ценности зерна у злаков (обзор). *Сельскохозяйственная биология*. 2016;51(1):17-30). DOI: 10.15389/agrobiology.2016.1.17rus

Elkonin L.A., Panin V.M., Kenzhegulov O.A., Gerashchenkov G.A. Improvement of grain sorghum nutritive properties using modern genetic and biotechnological methods. *Plant Biotechnology and Breeding*. 2019;2(3):41-48. [in Russian] (Эльконин Л.А., Панин В.М., Кенжегулов О.А., Геращенков Г.А. Улучшение питательных свойств зернового сорго на основе методов современной генетики и биотехнологии. *Биотехнология и селекция растений*. 2019;2(3):41-48). DOI: 10.30901/2658-6266-2019-3-o6

FAOSTAT. Food and Agriculture Organization of the United Nations. Statistics: [website]. Available from: https://www.fao.org/statistics/en [accessed Aug. 01, 2024].

Holding D.R. Recent advances in the study of prolamin storage protein organization and function. *Frontiers in Plant Science*. 2014;5:276-284. DOI: 10.3389/fpls.2014.00276

Ivanyukovich L.K., Doronina Yu.A. Review of the classification of sorghum – *Sorghum* Moench. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 1980;69(1):18-27. [in Russian] (Иванюкович Л.К., Доронина Ю.А. Обзор классификаций сорго *Sorghum* Moench. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 1980;69(1):18-27).

Jakushevsky E.S. Varietal composition of sorghum and its use in breeding. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 1969;41(2):148-178. [in Russian] (Якушевский Е.С. Видовой состав сорго и его селекционное использование. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 1969;41(2):148-178).

Khomutnikova L.A. Study of grain sorghum polymorphism by electrophoretic banding patterns of storage proteins (Issledovaniye polimorfizma zernovogo sorgo po elektroforeticheskim spektram zapasnykh belkov). *Scientific and Technical Bulletin of the N.I. Vavilov All-Union Research Institute of Plant Industry*. 1992;223:37-38. [in Russian] (Хомутникова Л.А. Исследование полиморфизма зернового сорго по электрофоретическим спектрам запасных белков. *Научно-технический бюллетень Всесоюзного научно-исследовательского института растениеводства им. Н.И. Вавилова*. 1992;223:37-38).

Konarev V.G. (ed.). Identification of varieties and registration of crop genetic diversity according to seed proteins (Identifikatsiya sortov i registratsiya genofonda kulturnykh rasteniy po belkam semyan). St. Petersburg: VIR; 2000. [in Russian] (Идентификация сортов и регистрация генофонда культурных растений по белкам семян / под ред. В.Г. Конарева. Санкт-Петербург: ВИР; 2000).

Kurbonov M., Khaitov R. Sorghum as a substitute for corn in poultry feed. *E3S Web of Conferences*. 2023;390:02025. DOI: 10.1051/e3sconf/202339002025

Laidlaw H.K.C., Mace E.S., Williams S.B., Sakrewski K., Mudge A.M., Prentis P.J. et al. Allelic variation of the *β*-, *γ*- and *δ*-kafirin genes in diverse *Sorghum* genotypes. *Theoretical and Applied Genetics*. 2010;121(7):1227-1237. DOI: 10.1007/s00122-010-1383-9

Li A., Jia S., Yobi A., Ge Z., Sato S.J., Zhang C. et al. Editing of an alpha-kafirin gene family increases, digestibility and protein quality in sorghum. *Plant Physiology*. 2018;177(4):1425-1438. DOI: 10.1104/pp.18.00200

Mawouma S., Condurache N.N., Turturică M., Constantin O.E., Croitoru C., Rapeanu G. Chemical composition and antioxidant profile of sorghum (*Sorghum bicolor* (L.) Moench) and pearl millet (*Pennisetum glaucum* (L.) R. Br.) grains cultivated in the Far-North region of Cameroon. *Foods*. 2022;11(14):2026. DOI: 10.3390/foods11142026

NCBI. National Center for Biotechnology Information: [website]. Available from: https://www.ncbi.nlm.nih.gov [accessed Aug. 08, 2024].

Osborne T.B. The vegetable proteins. London: Longmans, Green & Co; 1919. DOI: https://doi.org/10.5962/bhl.title.18912

Osterman L.A. Methods of protein and nucleic acid research. Vol. 3. Electrophoresis – Isoelectric Focusing Ultracentrifugation. Berlin; Heidelberg: Springer-Verlag; 1984.

Peakall R., Smouse P.E. GenALEx 6.5: Genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research – an update. *Bioinformatics*. 2012;28(19):2537-2539. DOI: 10.1093/bioinformatics/bts460

Price A.L., Patterson N.J., Plenge R.M., Weinblatt M.E., Shadick N.A., Reich D. Principal components analysis corrects for stratification in genome-wide association studies. *Nature Genetics*. 2006;38(8):904-909. DOI: 10.1038/ng1847

Reddy B.V.S., Ramesh S., Reddy P.S., Ramaiah B. Combining ability and heterosis as influenced by male-sterility inducing cytoplasms in sorghum [*Sorghum bicolor* (L.) Moench]. *Euphytica*. 2007;154(1-2):153-164.

Righetti P.G., Chillemi F. Isoelectric focusing of peptides. *Journal of Chromatography A*. 1978;157:243-251. DOI: 10.1016/S0021-9673(00)92339-2

Shewry P.R., Halford N.G. Cereal seed storage proteins: structures, properties and role in grain utilization. *Journal of Experimental Botany*. 2002;53(370):947-958. DOI: 10.1093/jexbot/53.370.947

Shull J.M., Watterson J.J., Kirleis A.W. Proposed nomenclature for the alcohol-soluble proteins (kafirins) of *Sorghum bicolor* (L.) Moench based on molecular weight, solubility, and structure. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*. 1991;39(1):83-87. DOI: 10.1021/jf00001a015

Snowden J.D. A classification of the cultivated sorghums. *Bulletin of Miscellaneous Information (Royal Botanic Gardens, Kew)*. 1935;5(1935):221-255. DOI: 10.2307/4107126

Universiteit Gent: [website]. Available from: ugent.be [accessed Aug. 08, 2024].

Wong J.H., Lau T., Cai N., Singh J., Pedersen J.F., Vensel W.H. et al. Digestibility of protein and starch from sorghum (*Sorghum bicolor*) is linked to biochemical and structural features of grain endosperm. *Journal of Cereal Science*. 2009;49(1):73-82. DOI: 10.1016/j.jcs.2008.07.013

Wu Y.R., Messing J. RNA interference-mediated change in protein body morphology and seed opacity through loss of different zein proteins. *Plant Physiology*. 2010;153(1):337-347. DOI: 10.1104/pp.110.154690

Xu J.H., Messing J. Organization of the prolamin gene family provides insight into the evolution of the maize genome and gene duplications in grass species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2008;105(38):14330-14335. DOI: 10.1073/pnas.0807026105

Информация об авторах

Наталья Владимировна Алпатьева, 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, alpatievanatalia@mail.ru, https://orcid.org/0000-0002-5531-2728

Ирина Николаевна Анисимова, доктор 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, irina_anisimova@inbox.ru, https://orcid.org/0000-0003-0474-8860

Мария Константиновна Рязанова, аспирант, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44, m.ryazanova@vir.nw.ru, https://orcid.org/0000-0003-4444-3658

Владимир Вячеславович Васипов, аспирант, Федеральный исследовательский центр. Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44, vl.vasipov@gmail.com, https://orcid.org/0000-0002-3829-7714

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

Ольга Ивановна Романова, 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.romanova@vir.nw.ru, https://orcid.org/0000-0002-3509-4655

Евгений Евгеньевич Радченко, 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, eugene_radchenko@rambler.ru, https://orcid.org/0000-0002-3019-0306

Information about the authors

Natalia V. Alpatieva, Cand. Sci. (Biology), Senior Researcher, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, alpatievanatalia@mail.ru, https://orcid.org/0000-0002-5531-2728

Irina N. Anisimova, Dr. Sci. (Biology), Leading Researcher, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, irina_anisimova@inbox.ru, https://orcid.org/0000-0003-0474-8860

Maria K. Ryazanova, Postgraduate Student, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, m.ryazanova@vir.nw.ru, https://orcid.org/0000-0003-4444-3658

Vladimir V. Vasipov, Postgraduate Student, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, vl.vasipov@gmail.com, https://orcid.org/0000-0002-3829-7714

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

Olga I. Romanova, 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.romanova@vir.nw.ru, https://orcid.org/0000-0002-3509-4655

Evgeny E. Radchenko, 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, eugene_radchenko@rambler.ru, https://orcid.org/0000-0002-3019-0306

Вклад авторов: все авторы сделали эквивалентный вклад в подготовку публикации.
Contribution of the authors: the authors contributed equally to this article.

Конфликт интересов: авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.
Conflict of interests: the authors declare no conflicts of interests.

Статья поступила в редакцию 22.08.2024; одобрена после рецензирования 16.09.2024; принята к публикации 03.12.2024.
The article was submitted on 22.08.2024; approved after reviewing on 16.09.2024; accepted for publication on 03.12.2024.

ГЕНЕТИКА КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ И ИХ ДИКИХ РОДИЧЕЙ

Научная статья
УДК 633.521:633.854:575.1
DOI: 10.30901/2227-8834-2024-4-130-142

CC BY

Структурирование генетической коллекции подсолнечника

В. А. Гаврилова, И. Н. Анисимова, Н. В. Алпатьева, Е. А. Пороховинова

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

Автор, ответственный за переписку: Вера Алексеевна Гаврилова, v.gavrilova@vir.nw.ru

Актуальность. Геном подсолнечника линии XRQ секвенирован, но пока не целиком аннотирован, и выявлены не все гены-кандидаты для большинства признаков. Определение взаимосвязей признаков, выполненное в настоящем исследовании, будет способствовать пониманию генетического контроля фенотипических признаков.
Материалы и методы. В 2017 и 2018 г. проведено фенотипирование 237 линий генетической коллекции ВИР по морфологическим признакам (высота растения, тип ветвления, форма и размеры листа, черешка, корзинки, краевых и трубчатых цветков, поражение ложной мучнистой росой) и генотипирование с помощью ДНК-маркеров для определения образцов – носителей гена *Rf* и стерильной цитоплазмы. Для выявления влияния генотипа и условий года на проявление хозяйственно ценных и морфологических признаков, а также устойчивости к ложной мучнистой росе применили дисперсионный анализ. Структурирование генетической коллекции выполняли с помощью факторного анализа.
Результаты и обсуждение. Проведено сравнение данных за 2017 и 2018 г. с использованием дисперсионного анализа. Результаты последнего свидетельствуют о наследуемости морфологических признаков, выравненности и чистоте линий генетической коллекции ВИР. Получены новые данные о фенотипическом разнообразии подсолнечника, стабильности хозяйственных признаков по сезонам выращивания.
Заключение. По результатам факторного анализа выделены группы сопряженных признаков: 1) высота растения и продолжительность фаз вегетационного периода; 2) восстановление фертильности пыльцы при ЦМС PET1, SCAR-маркеры HRG02 и HRG01 гена *Rf1* и ветвление; 3) окраска краевых и трубчатых цветков и форма черешка, а также форма поверхности листовой пластинки. Определены три группы линий, различающихся по системам (возможно, генам) восстановления фертильности пыльцы ЦМС PET1. Факторный анализ позволил подтвердить предположение о присутствии в исследованных линиях нескольких генов *Rf*, отличающихся по своему проявлению от гена *Rf1*.

Ключевые слова: линии, изменчивость, морфологические признаки, молекулярные маркеры, факторный анализ

Благодарности: работа выполнена в рамках государственного задания согласно тематическому плану ВИР по проекту № FGEM-2022-0005 «Растительные ресурсы масличных и прядильных культур ВИР как основа теоретических исследований и их практического использования».
Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы.

Для цитирования: Гаврилова В.А., Анисимова И.Н., Алпатьева Н.В., Пороховинова Е.А. Структурирование генетической коллекции подсолнечника. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2024;185(4):130-142. DOI: 10.30901/2227-8834-2024-4-130-142

© Гаврилова В.А., Анисимова И.Н., Алпатьева Н.В., Пороховинова Е.А., 2024

GENETICS OF CULTIVATED PLANTS AND THEIR WILD RELATIVES

Original article
DOI: 10.30901/2227-8834-2024-4-130-142

Structuring the genetic collection of sunflower

Vera A. Gavrilova, Irina N. Anisimova, Natalia V. Alpatieva, Elizaveta A. Porokhovinova

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

Corresponding author: Vera A. Gavrilova, v.gavrilova@vir.nw.ru

Background. The XRQ sunflower genome has been sequenced but not yet fully annotated, and not all candidate genes for most traits have been identified. Disclosing the relationships among traits in this study will help to understand the genetic control over phenotypic characters.
Materials and methods. A set of 237 sunflower lines from VIR's genetic collection was phenotyped for their morphological characters (plant height; branching type; shapes and sizes of the leaf, petiole, flower head, disk and ray florets; downy mildew damage rate) and genotyped with molecular markers. DNA markers were used to identify accessions carrying the *Rf* gene and CMS. Factor analysis was applied to structure the genetic collection.
Results and discussion. The data of 2017 and 2018 were compared using the analysis of variance. The results of the latter testified to the heritability of morphological characters, as well as to the alignment and purity of lines from VIR's genetic collection of sunflower. New data were obtained on the phenotypic diversity of sunflower and stability of its agronomic traits across the growing seasons.
Conclusion. Groups of interacting characters were identified by the factor analysis: 1) plant height, and duration of the growing season phases; 2) pollen fertility restoration with CMS PET1, SCAR markers HRG02 and HRG01 of the *Rf1* gene, and branching; 3) the color of ray and disk florets, and petiole shape, as well as lamina surface shape. Lines with CMS PET1 were classified into three groups differing in the systems (possibly genes) of pollen fertility restoration. The factor analysis made it possible to confirm the assumption that several *Rf* genes whose manifestation differed from the *Rf1* gene were present in the studied sunflower lines from VIR's genetic collection.

Keywords: lines, variability, morphological characters, molecular markers, factor analysis

Acknowledgements: the research was performed within the framework of the state task according to the theme plan of VIR, Project No. FGEM-2022-0005 "Plant resources of oil and fiber crops at VIR as the basis for theoretical research and their practical utilization".
The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work.

For citation: Gavrilova V.A., Anisimova I.N., Alpatieva N.V., Porokhovinova E.A. Structuring the genetic collection of sunflower. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2024;185(4):130-142. DOI: 10.30901/2227-8834-2024-4-130-142

Введение

По данным 2020 г., генетические ресурсы культурного подсолнечника *Helianthus annuus* L. хранятся в нескольких крупных генных банках, а также в ряде небольших коллекций. В генном банке Франции сохраняются 2703 образца, в США – 2616, в Индии – 2604, в России – 2288, Аргентине – 820, Германии – 307 образцов. Известны коллекции чистых линий подсолнечника, которые находятся во Франции (2300 линий), в Индии (1918), России (557), Аргентине (414) (Terzić, et al., 2020), а также 287 линий в США (Hübner, 2019). Первые работы по изучению наследования признаков у подсолнечника провела в 30-х годах XX века Елена Николаевна Плачек, в опытах которой был установлен моногенный контроль белой окраски пыльцы (Plachek, 1930). Дальнейшее развитие генетика морфологических признаков подсолнечника с использованием менделевского генетического анализа с определением числа генов получила в 60–90 годы XX века (Putt, 1964; Kováčik, Škaloud, 1990; Miller, Fick, 1997; etc.). Неизвестно, сохранились ли в коллекциях линии, послужившие материалом для изучения характера наследования большинства морфологических признаков подсолнечника (ветвления, формы черешка, окраски и формы листовой пластинки и др.). Линии Е. Н. Плачек были сохранены в коллекции ВИР. После открытия цитоплазматической мужской стерильности П. Леклерком (Leclercq, 1969) на основе *H. petiolar*is Nutt. (PET 1) и восстановления фертильности пыльцы (Kinman, 1970) в ряде работ отечественных и зарубежных авторов было выявлено наличие одного или двух доминантных генов *Rf*, взаимодействующих комплементарно либо по типу некумулятивной полимерии (Anashchenko, Duka, 1985). Генетическую коллекцию начали создавать в ВИР под руководством Александра Викторовича Анащенко в 60-х годах прошлого столетия (Anashchenko et al., 1992) и продолжили авторы этой публикации (Gavrilova et al., 2014). Генетическая коллекция подсолнечника ВИР включает линии 10–28-го поколения инбридинга, различающиеся по комплексу морфологических и хозяйственно ценных признаков, линии с цитоплазматической мужской стерильностью, их фертильные аналоги и линии – восстановители фертильности пыльцы. По результатам фенотипического изучения этих линий, анализа полиморфизма белков семян и генотипирования с использованием ПЦР-маркеров генов, ассоциированных с цитоплазматической мужской стерильностью (ЦМС типа PET1) и признаком восстановления фертильности пыльцы (*Rf*), выпущен каталог (Gavrilova et al., 2017). Обсуждение результатов многолетних исследований предпринято в данной статье. Генетическую коллекцию подсолнечника также создали сотрудники Всероссийского научно-исследовательского института масличных культур имени В.С. Пустовойта (г. Краснодар). Коллекция включает инбредные линии, отличающиеся по морфологическим признакам, составу жирных кислот и токоферолов в масле (Demurin, 1986; Demurin, Tolmachev, 1986). Обе эти коллекции использовались в исследованиях по полногеномному поиску ассоциаций GWAS (Genome Wide Association Studies). С помощью GWAS-анализа в группе сцепления 13 определены предполагаемые гены-кандидаты *Rf1* (Goryunov et al., 2019), а в группах 3 и 14 – гены, отвечающие за синтез жирных кислот (Chernova et al., 2021).

Геном подсолнечника линии XRQ секвенирован (Badouin et al., 2017), но пока не целиком аннотирован, и в нем выявлены не все гены-кандидаты для контроля большинства признаков. Определение взаимосвязей между признаками, выполненное в настоящем исследовании, поможет выявить возможное сцепление генов. Одним из методов совместного изучения структуры изменчивости большого набора количественных и качественных признаков является факторный анализ, или метод главных компонент. Использование факторного анализа позволяет структурировать коллекцию и выделить определенные группы образцов, что в дальнейшем облегчает поддержание и выбор материала для исследований (Brutch, 1989; Anashchenko, Rostova, 1991; Burlyaeva, Malyshev, 2013). Таким образом, *в задачу нашего исследования* входило структурирование линий генетической коллекции с использованием проанализированных признаков подсолнечника и определение взаимосвязей между ними.

Материал, методы и условия проведения опыта

В работе использованы 237 линий десятого – тридцатого поколения, полученные сотрудниками ВИР от самоопыления лучших высокомасличных отечественных сортов и зарубежных гибридов. Выполнено описание морфологических (высота растения, ветвление, окраска и форма листа, черешка, размеры корзинки, окраска и форма цветков), физиологических признаков (продолжительность межфазных периодов «всходы – цветение», «цветение – созревание» и «всходы – созревание»), определен процент поражения ложной мучнистой росой (возбудитель – *Plasmopara halstedii* (Farl.) Berl. et de Toni) (табл. 1). Полевые исследования осуществляли в зоне возделывания подсолнечника (Кубанская опытная станция – филиал ВИР, Краснодарский край) в 2017 и 2018 г. Для всех линий в оба года измерены высота 10 растений и диаметр корзинки, определена продолжительность периодов «всходы – цветение», «цветение – созревание» и «всходы – созревание». Описание признаков и измерения выполнены с использованием методических указаний по изучению коллекции (Anashchenko, 1976) и классификатора (Anashchenko et al., 1987). Поражение ложной мучнистой росой (Lmr) вычисляли как отношение числа пораженных растений к общему числу растений на делянке, выраженное в процентах. ДНК из листьев подсолнечника выделена в отделе генетики ВИР согласно методическим указаниям (Anisimova et al., 2018). Условия ПЦР для SCAR-маркеров HRG01 и HRG02 и STS-маркера orfH522 неоднократно описаны ранее (Horn et al., 2003; Anisimova et al., 2018; Anisimova et al., 2021). Сравнение показателей количественных признаков по результатам измерений в 2017 и 2018 г. выполнено с использованием дисперсионного анализа (Ivanter, Korosov, 2003), а также t-критерия Стьюдента (Nasledov, 2012; StatSoft Inc., 2013).

Факторный анализ (методом главных компонент) признаков и линий проведен с использованием программы Statistica 7.0. Для облегчения интерпретации результатов предпринято вращение факторов (Varimax raw) (Nasledov, 2012). Обозначения признаков, использованных в факторном анализе, представлены в таблице 1.

Погодные условия в 2017 и 2018 г. на Кубанской опытной станции ВИР несколько различались (рис. 1). Количество выпавших осадков в июне и августе было значительно ниже в 2018 г. по сравнению с 2017, а температура воздуха на протяжении всего периода вегетации, за исключением августа, превышала таковую в 2017 г.

Таблица 1. Список признаков, использованных для фенотипирования линий генетической коллекции подсолнечника

Table 1. List of characters used for phenotyping sunflower lines from the genetic collection

Название признака / Character name	Код признака / Character code	Варьирование проявления признака / Character manifestation variability
признаки габитуса растения		
Высота растения, см	H	48–185
Высота растения до корзинки, см	H1	43–180
Диаметр корзинки, см	D	4,4–22,4
Тип ветвления	brNo brUpAl brLw	нет (no) верхнее (upper) + по всему стеблю (all over the stem) нижнее (lower)
признаки вегетационного периода		
Продолжительность периода «всходы – цветение», дни	T1	35–71
Продолжительность периода «цветение – созревание», дни	T2	35–50
Продолжительность периода «всходы – созревание», дни	T3	72–116
признаки листа		
Размер черешка	petSize	короткий (short) – 1, норма (norm) – 2, длинный (long) – 3
Окраска листовой пластинки	leafColG leafColLG leafColDG	зеленая (green) светло-зеленая (light green) темно-зеленая (dark green)
Форма листовой пластинки	leafBlN leafBlA leafBlB leafBlS	норма (norm) асимметричная (asymmetrical) лодочкообразная (boat-shaped) ложкообразная (spoon-shaped)
Характер поверхности листовой пластинки	leafShSm leafShCor leafShT	гладкая (smooth) гофрированная (corrugated) бугорчатая (tuberculate)
Форма края листовой пластинки	leafMargS leafMargE leafMargC	пильчатый (serrate) ровный (even) резной (carved)
признаки соцветия		
Форма краевых цветков	rayFlshN rayFlshL rayFlshCor rayFlshNo rayFlshSh rayFlshTub rayFlshNar	норма (norm) длинные (long) гофрированные (corrugated) нет (no) короткие (short) трубчатые (tubular) узкие (narrow)
Окраска краевых цветков	rayFlcolN rayFlcolLem rayFlcolOra rayFlcolRed	норма (norm) лимонные (lemon) оранжевые (orange) красные (red)
Форма трубчатых цветков	tubFlsh	норма (norm) махровые (double)
Окраска трубчатых цветков	tubFlcolY tubFlcolB tubFlcolLem	желтые (yellow) черные (black) лимонные (lemon)

Таблица 1. Окончание
Table 1. The end

Название признака / Character name	Код признака / Character code	Варьирование проявления признака / Character manifestation variability
признаки системы ЦМС – *Rf*		
Восстановление фертильности пыльцы у гибридов первого поколения в полевых условиях	RF	нет – есть
Наличие SCAR маркеров гена *Rf1*	scar	нет маркеров оба маркера есть один из маркеров
Тип цитоплазмы	cyt	фертильный – стерильный
Поражение ложной мучнистой росой	Lmr	0–100%

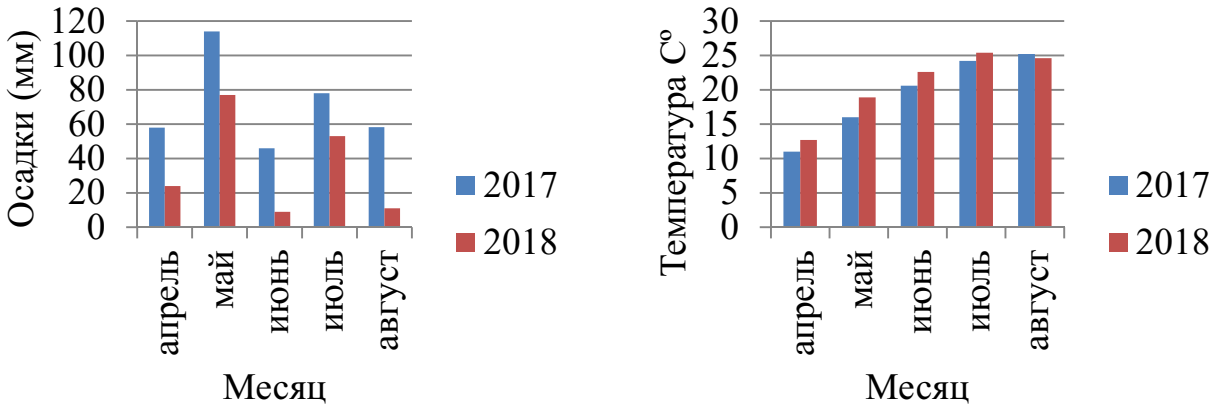


Рис. 1. **Погодные условия проведения опыта**
(Кубанская опытная станция – филиал ВИР, Краснодарский край, 2017–2018 гг.)
Fig. 1. **Weather conditions during the experiment** (Kuban Experiment Station of VIR, Krasnodar Territory, 2017–2018)

Результаты

Проявление морфологических признаков подсолнечника, указанных в таблице 1 (тип ветвления, размер черешка, окраска и форма листа и цветков), было стабильным у всех исследованных генотипов в оба года изучения. Для количественных признаков, прежде чем включить их в факторный анализ, провели сравнение наблюдений, выполненных в 2017 и 2018 г. В таблице 2 приведены значения средних величин, ошибки среднего, минимальные и максимальные значения для пяти количественных признаков: продолжительности межфазных периодов («всходы – цветение», «всходы – созревание»), высоты растения, диаметра корзинки и поражаемости ложной мучнистой росой.

Сравнение данных по t-критерию Стьюдента показало достоверные различия по годам изучения высоты растения и устойчивости к ложной мучнистой росе (см. табл. 2).

Двухфакторный дисперсионный анализ показал достоверное влияние генотипа на все изученные признаки. Влияние года возделывания оказалось достоверным для длительности периодов «всходы – цветение» и «всходы – созревание», высоты растения и устойчивости к ложной мучнистой росе. Доля влияния генотипа составляла от 67 до 92%, тогда как условий года – от 0,5 до 1,2% (рис. 2). Исключение составил признак «процент поражения растений ложной мучнистой росой». Поскольку в 2017 г. наблюдалось значительное распространение этого патогена по сравнению с 2018 г., то влияние более засушливых условий года на признак, по данным дисперсионного анализа, составило 44% (см. рис. 2). Соответственно, генотипом определялось 32% от общей изменчивости этого признака. Достоверность различий определяется точностью измерения и выровненностью линий (малое значение ошибки среднего значения). Проявление морфологических признаков, мужской стерильности и восстановления фертильности, а также признак наличия или отсутствия SCAR-маркеров HRG01 и HRG02 оставались неизменными в оба года исследований. Результаты сравнения данных по годам подтвердили наши предыдущие выводы по наблюдениям линий 10–28-го поколения инбридинга о наследуемости признаков, выравненности и чистоте линий генетической коллекции ВИР.

Факторный анализ.

Анализ 45 признаков выявил пять основных факторов. На их долю приходится 42% от всей изменчивости признаков: первый фактор (F1) включает 12% изменчивости, второй (F2) – 11%, третий (F3) и четвертый (F4) –

Таблица 2. Сравнение количественных признаков подсолнечника в 2017 и 2018 г. по всей выборке линий по t-критерию Стьюдента (Кубанская опытная станция ВИР, Краснодарский край)

Table 2. Comparison of the manifestation of quantitative characters across the entire set of sunflower lines in 2017 and 2018 using Student's *t*-test (Kuban Experiment Station of VIR, Krasnodar Territory)

Признак / Character	Среднее x±m / Mean x±m		Число линий / Number of lines		Student's *t*-test	p
	2017	2018	2017	2018		
T1	53,5 ± 0,3	54,3 ± 0,4	237	237	–1,47	0,14
T2	40,1 ± 0,4	40,8 ± 0,3	237	237	–1,56	0,12
T3	93,6 ± 0,6	95,1 ± 0,5	237	237	–1,94	0,054
Lmr	32,1 ± 1,4	3,2 ± 0,4	237	237	19,36	0,00000*
H	105,9 ± 1,8	112,3 ± 1,9	237	237	–2,42	0,016*
headD	14,0 ± 0,3	13,9 ± 0,3	237	237	0,28	0,78

Примечание: * – различия достоверны при p < 0,05

Note: * – differences are statistically significant at $p < 0.05$

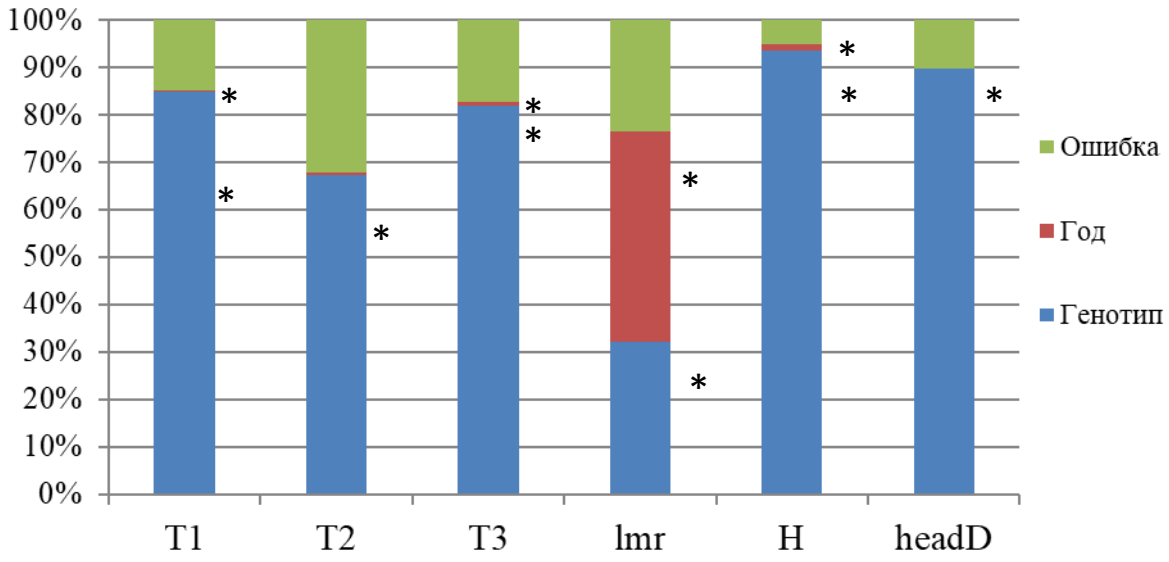


Рис. 2. Влияние генотипа, условий и взаимодействия этих факторов на высоту растения, диаметр корзинки, поражаемость ложной мучнистой росой подсолнечника по результатам дисперсионного анализа
(* – влияние достоверно при p < 0,05; Кубанская опытная станция – филиал ВИР, Краснодарский край, 2017–2018 гг.)

Fig. 2. The effect of the genotype, environment, and interaction between these factors on the plant height, flower head diameter, and downy mildew damage rate in sunflower according to the results of the analysis of variance
(* – the factor's effect size is statistically significant at $p < 0.05$; Kuban Experiment Station of VIR, Krasnodar Territory, 2017–2018)

по 6%. Первый фактор можно определить как фактор роста и развития, поскольку с ним коррелируют признаки высоты растения и продолжительности межфазных периодов «всходы – цветение» и «всходы – созревание». По второму фактору разделяются признаки, отвечающие за тип цитоплазмы и восстановление фертильности пыльцы, а также ветвление и диаметр корзинки. Третий фактор – это фактор окраски и формы листа, черешка и соцветия. Четвертый фактор выявляет главным образом устойчивость или поражаемость растений ЛМР и общий их габитус (рис. 3, A, B, C).

Рассмотрим расположение признаков и линий в системе координат первого и второго факторов (рис. 3, A, D). Четко отделяются от всех остальных признаков с высоким коэффициентом корреляции (с F1 0,73–0,86) высота растения и продолжительность межфазных периодов. В первой четверти системы координат первого и второго фактора группируются значения высоты растения и продолжительности периодов «всходы – цветение», «цветение – созревание» и «всходы – созревание» как по данным 2017 г., так и по данным 2018 г. (см. рис. 3, A). Причем период «всходы – цветение» показывает сильную положительную связь (0,80–0,86) с первым фактором. К этой же группе относится высота растения. Такую же группировку признаков мы наблюдаем в системе координат первого и третьего (F3) факторов

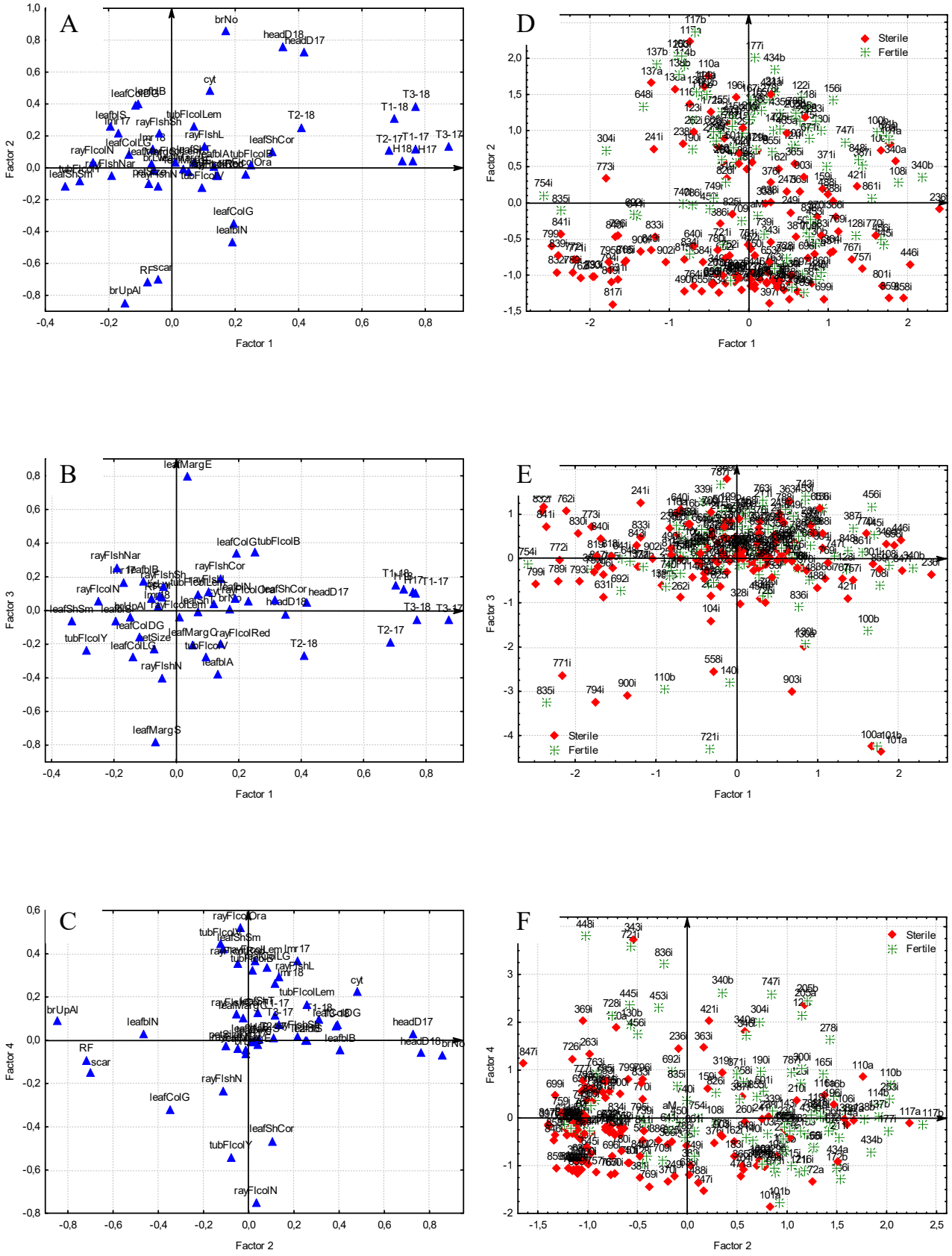


Рис. 3. Факторные нагрузки для 20 признаков (A–D) и 137 линий (E–H) в системе факторов F1 и F2 (A, E), F1 и F3 (B, F), F4 и F2 (C, G)

Fig. 3. Factor loadings for 20 characters (A–D) and 137 sunflower lines (E–H) in the space of factors F1 and F2 (A, E), F1 and F3 (B, F), F4 and F2 (C, G)

(рис. 3, B). Средняя высота растения линий варьирует от 50 до 170 см. В генетической коллекции имеются коротокостебельные линии, высота растения которых составляет 50–70 см. Проявление признака зависит от количества выпадающих осадков. В засушливые годы, как, например, в 2018 г., высота растения самых низких линий (ВИР631, ВИР771, ВИР815, ВИР 818, ВИР820, ВИР832, ВИР835) была 45–50 см. В 2017 г. высота растения этих линий составила 50–60 см. Перечисленные карлики ветвистые и ультраранние, их период от всходов до цветения – 35–47 дней, вегетационный период ограничен 72–82 днями. Высокорослые линии ВИР117, ВИР340, ВИР771 с высотой растения около 170 см имеют продолжительность периода «всходы – цветение» около 60 дней и продолжительность вегетационного периода свыше 100 дней (рис. 3, D, E).

Для второго фактора отмечена тесная положительная связь (0,72–0,76) с диаметром корзинки, а также с отсутствием ветвления (0,86), отрицательная связь (–0,70…–0,72) со способностью к восстановлению фертильности пыльцы, наличием SCAR-маркеров гена *Rf1*, и ветвления (–0,85), а также положительная корреляция с типом цитоплазмы (0,64). Выделение этой группы признаков закономерно, так как большинство линий – восстановителей фертильности пыльцы PET1 имеют SCAR-маркеры (HRG02 и HRG01) гена *Rf1* и ветвисты (Gavrilova et al., 2017). Линии – восстановители фертильности пыльцы PET1, характеризующиеся наличием SCAR-маркеров гена *Rf1*, группируются в системе координат первого и второго факторов в III четверти. Возможно, такая корреляция связана с тем, что линии, обладающие способностью восстанавливать фертильность пыльцы, отобраны по признаку наличия ветвления для большей пыльцевой продуктивности. Линии – восстановители фертильности пыльцы при получении промышленных гибридов на участках гибридизации используются в качестве отцовских форм гибридов. Ветвистые линии цветут и продуцируют пыльцу значительно дольше однокорзиночных и тем самым обеспечивают лучшее опыление и завязываемость семян у линий ЦМС. В связи с этим признак ветвления также относится к хозяйственно ценным. Однако в нашем материале семнадцать из 237 линий – восстановителей фертильности не ветвисты: ВИР159, ВИР183, ВИР196, ВИР211, ВИР220, ВИР249, ВИР260, ВИР302, ВИР339, ВИР365, ВИР387, ВИР388, ВИР480, ВИР770, ВИР796, ВИР800, ВИР826, ВИР855 (см. рис. 3, E). При скрещивании с линиями ЦМС они показывают восстановление фертильности в первом поколении гибридов, однако SCAR-маркеры гена *Rf1* у большинства из них отсутствуют (линия ВИР249 имеет маркер HRG01). В то же время у линии ВИР220 нет ветвления, но она является восстановителем фертильности, что подтверждено с помощью SCAR-маркеров. Ветвление отсутствует у всех линий ЦМС, их фертильных аналогов, а также у линий ВИР253, ВИР262, ВИР278, ВИР283, ВИР319, ВИР328, ВИР343, ВИР479, ВИР501, ВИР607, ВИР646, ВИР665, ВИР679, ВИР708, ВИР787, ВИР845. Мы не располагаем экспериментальными данными, подтверждающими, что гены, контролирующие ветвление, сцеплены с генами восстановления фертильности пыльцы.

Среди фенотипированных 237 линий 101 имеет фертильную цитоплазму, а 138 существуют на основе стерильной цитоплазмы, что подтверждено с помощью STS-маркера orfH522, ассоциированного с ЦМС PET1 митохондриального гена. Фертильность этих 138 линий определяется присутствием генов восстановления фертильности пыльцы. В первой четверти координат первого и второго фактора выделяется группа линий с фертильной цитоплазмой и отсутствием SCAR-маркеров HRG02 и HRG01 гена *Rf1*. Это линии ВИР100Б, ВИР101Б, ВИР340Б, ВИР128, ВИР156, ВИР283, ВИР708, ВИР787, ВИР788 (см. рис. 3, D).

Естественно, что линии с цитоплазматической мужской стерильностью ВИР100А, ВИР101А, ВИР104А, ВИР110А, ВИР111А, ВИР114А, ВИР116А, ВИР117А, ВИР129А, ВИР130А, ВИР137А, ВИР138А, ВИР151А, ВИР172А, ВИР205А, ВИР215А, ВИР229А, ВИР340А, ВИР434А, ВИР436А имеют цитоплазмон стерильного типа и у них отсутствуют маркеры ядерного гена *Rf1*. Они группируются во второй и третьей четвертях оси координат первого и второго факторов и в центре осей координат первого и третьего факторов (рис. 3, E). У 21 линии из 237, проанализированных с помощью STS-маркера *orfH*522, выявлено наличие стерильной цитоплазмы PET1 и отсутствие SCAR-маркеров HRG01 и HRG02 (табл. 3); несмотря на это, они восстанавливают фертильность пыльцы в полевых условиях у гибридов при скрещивании с линиями ЦМС. Возможно, у перечисленных линий работают другие гены *Rf.* Эти линии располагаются в основном в третьей четверти оси координат первого и второго факторов (см. рис. 3, E). Линии ВИР364 и ВИР365 имеют стерильную цитоплазму, восстанавливают фертильность пыльцы, и маркеры гена *Rf1* у них также отсутствуют. Эти линии расположены в системе координат F1 – F2 во второй четверти, на значительном расстоянии от обсуждаемой группы линий. Можно предположить, что у линий ВИР364 и ВИР365 за восстановление фертильности пыльцы отвечает третья группа генов.

Особое положение занимает линия ВИР195. У нее стерильная цитоплазма и отсутствуют SCAR-маркеры HRG02 и HRG01. Только у этой линии способность к восстановлению фертильности пыльцы зависит от внешних условий (Voronova, Gavrilova, 2018), тогда как другие линии способны стабильно восстанавливать фертильность пыльцы.

Изменчивость морфологических признаков (размер черешка, окраска, форма листовой пластинки и форма ее края), а также окраски и формы краевых и трубчатых цветков связана с третьим фактором (рис. 3, B). Однако эти признаки составляют 2 независимые группы, не связанные с изменчивостью других изученных признаков. Изменчивость окраски краевых и трубчатых цветков описана в системе координат второго и четвертого факторов, что сразу отразилось на распределении линий и обособлении группы линий декоративного подсолнечника (ВИР721, ВИР448 с бордовыми краевыми и трубчатыми цветками, ВИР728 с лимонными краевыми и трубчатыми цветками) (рис. 3, F). Линии ВИР184, ВИР340, ВИР343, ВИР363, ВИР445, ВИР450, ВИР453, ВИР456, ВИР762, ВИР780, ВИР793 имели оранжевую окраску краевых и трубчатых цветков. У линий ВИР116, ВИР119, ВИР210, ВИР211, ВИР230, ВИР234, ВИР339, ВИР369, ВИР371, ВИР387, ВИР394, ВИР395, ВИР583, ВИР743, ВИР763, ВИР770, ВИР787, ВИР801, ВИР858 краевые цветки желтые, а трубчатые – оранжевые. У линий ВИР156, ВИР436А и ВИР436Б трубчатые цветки имели лимонную окраску в оба года наблюдений. Линии ВИР236, ВИР369, ВИР747 были одинаковы в 2017 и 2018 г. и имели восковидные краевые цветки, а у линии ВИР646 краевые цветки отсутствовали совсем. Светло-желтые краевые цветки отмечены у линий ВИР137А и ВИР137Б, ВИР172А

Таблица 3. Линии подсолнечника на основе стерильной цитоплазмы PET1, восстановители фертильности пыльцы ЦМС PET1 без маркеров гена *Rf1*

Table 3. Sunflower pollen fertility restorer lines with sterile PET1 cytoplasm and without *Rf1* gene markers

Название линии / Name of the line	Номер каталога ВИР / VIR catalogue No.	Генеалогия / Genealogy	STS-маркер orfH522 / STS marker orfH22	SCAR-маркеры гена *Rf1* / SCAR markers of the *Rf1* gene	
				HRG01	HRG02
ВИР183	3280	и-473670, Аргентина	+	–	–
ВИР195	3285	к-2184 ЮАР	+	–	–
ВИР196	3286	SL3376, Болгария	+	–	–
ВИР210	3292	из ВИР113 × источник *Rf*	+	–	–
ВИР370	3329	ВИР113 × источник *Rf*	+	–	–
ВИР381	3336	ВИР113 × источник *Rf*	+	–	–
ВИР365	3326	‘Прогресс’ × к-2699	+	–	–
ВИР319	3417	Аргентина	+	–	–
ВИР328	3475	Аргентина	+	–	–
ВИР343	3477	Линия ВИР ЖС 17М	+	–	–
ВИР388	3696	SL3372, Болгария	+	–	–
ВИР394	3481	США	+	–	–
ВИР452	3435	L-3446, Румыния	+	–	–
ВИР653	3388	и-545794, США	+	–	–
ВИР696	3701	и-473670, Аргентина	+	–	–
ВИР726	3663	и-440628 BC3 J5	+	–	–
ВИР799	3800	неизвестно	+	–	–
ВИР825	3674	неизвестно	+	–	–
ВИР843	3777	неизвестно	+	–	–
ВИР900	3534	из ЦМС RIG × ВИР729	+	–	–
ВИР902	3650	к-3411, Франция	+	–	–

и ВИР172Б, ВИР199, ВИР218, ВИР238, ВИР239, ВИР394, ВИР395, ВИР650, ВИР752, ВИР759, ВИР814, ВИР845. Темно-желтые краевые цветки наблюдали также в оба года у линий ВИР129А и ВИР129Б, ВИР502, ВИР692, ВИР795, ВИР818, ВИР841. В системе координат второго и четвертого факторов последние признаки связаны с характером поверхности листовой пластинки и размером черешка (рис. 3, С). Изменчивость поражения ложной мучнистой росой оказалась связанной с четвертым фактором (0,58 в 1917 г. и 0,72 в 1918 г.) в системе координат F2 – F4 (рис. 3, С). Соответственно выделились самые неустойчивые линии ВИР236, ВИР343, ВИР747, ВИР833, ВИР836 (рис. 3, F). По другую сторону оси F4 располагаются линии, устойчивые к поражению Lmr: ВИР100, ВИР128, ВИР140, ВИР700, ВИР697. Отметим, что в системе координат второго и четвертого факторов признак ветвления расположен также рядом с признаком восстановления фертильности пыльцы и SCAR-маркеров гена *Rf1* (см. рис. 3, С).

Обсуждение

Двухфакторный дисперсионный анализ выявил сильное достоверное влияние генотипа на длительность фаз вегетационного периода, высоту растения, диаметр корзинки и устойчивость к ложной мучнистой росе, а влияние года было достоверно, но меньше для длительностей межфазных периодов «всходы – цветение» и «всходы – созревание», высоты растения, а также сильное (44%) – для устойчивости к ложной мучнистой росе, что свидетельствует о наследуемости признаков выравненности и чистоте линий генетической коллекции ВИР. Факторный анализ позволил выявить следующие группы признаков: 1) восстановление фертильности пыльцы при ЦМС PET1, SCAR-маркеры HRG02 и HRG01 гена *Rf1* и ветвление; 2) высота растения и продолжительность фаз вегетационного периода; 3) окраска краевых и трубчатых цветков и размер черешка, а также характер поверхности листовой пластинки. Определены три группы

линий, различающиеся по системам (возможно, локусам или генам *Rf*) восстановления фертильности пыльцы ЦМС PET1. Особый интерес представляют линии, которые обладают способностью восстанавливать фертильность пыльцы в полевых условиях, но SCAR-маркеры гена *Rf* у них отсутствуют. Такая ситуация позволяет предположить, что эти линии отличаются от остальных линий наличием других генетических факторов, вовлеченных в контроль восстановления фертильности пыльцы при ЦМС PET1. Это могут быть разные гены-кандидаты в локусе *Rf1*, характеризующемся, по данным GWAS-анализа, исключительно сложной организацией (Goryunov et al., 2019; Horn et al., 2019), либо неаллельные им гены, локализованные в других группах сцепления.

При изучении генетического контроля признака восстановления фертильности пыльцы у гибридов с ЦМС PET1 А. В. Анащенко и М. В. Дука показали присутствие в разных линиях коллекции ВИР либо одного доминантного гена (ВИР161), либо двух генов *Rf1* и *Rf2*, взаимодействующих комплементарно или по типу некумулятивной полимерии (ВИР200, SL3376) (Anashchenko, Duka, 1985). В наше исследование эти линии не включены. В работе Ю. И. Карабициной с соавторами выполнен тест на аллелизм: при скрещивании линии ВИР365 (без маркеров гена *Rf1*) с линией RIL130 (с маркерами). Все растения F_1 и F_2 оказались фертильными. Поколение от анализирующего скрещивания гибрида со стерильной линией расщеплялось в отношении 1 : 1, стерильные растения в расщепляющихся популяциях F_2 и F_1BC не обнаружены (Karabitsina, 2021). Результаты этого теста свидетельствуют о том, что гены *Rf* линий ВИР365 и RIL130 идентичны. Линии подсолнечника на основе стерильной цитоплазмы PET1, восстановители фертильности пыльцы ЦМС PET1 без маркеров гена *Rf1*, представленные в таблице 3, не имеют общего происхождения. Таким образом, проявление генов, контролирующих признак восстановления фертильности пыльцы у линий, представляет интерес для дальнейшего исследования.

Исследованиями последних лет установлено, что цитоплазматическую мужскую стерильность типа PET1, помимо гена *Rf1*, могут восстанавливать гены *Rf*5 и *Rf*7, также локализованные в группе сцепления LG13 (Talukder et al., 2019). Показано, что эти гены отличаются от *Rf1*, так как они тесно сцеплены с другими генами. Ген *Rf*7 локализован в 13-й хромосоме рядом с геном Pl_{34}, обуславливающем устойчивость к ложной мучнистой росе (Talukder et al., 2019), а ген *Rf*5 на другом конце хромосомы 13 тесно сцеплен с геном, контролирующим устойчивость к ржавчине *R11* (Qi et al., 2012). В то же время обнаружена исключительно сложная структурная организация локуса *Rf1*, занимающего два обширных района на хромосоме 13 (30 и 3,9 мегаоснований), в которых идентифицирован ряд потенциальных генов-кандидатов (аллелей) (Goryunov et al., 2019; Horn et al., 2019). Выявлены и другие гены *Rf* (*Rf3*, *Rf4*), но, вероятно, они контролируют восстановление фертильности пыльцы при других типах ЦМС, а не ЦМС PET1 (Lie et al., 2012). Таким образом, наше предположение о том, что в исследованном нами материале генетической коллекции ВИР присутствуют линии, характеризующиеся не только геном *Rf1*, но и другими генами восстановления фертильности пыльцы ЦМС PET1, имеет под собой основание.

Можно предположить, что наибольший эффект гетерозиса можно получить при скрещивании линий ЦМС и линий – восстановителей фертильности в том случае, если эти линии занимают наиболее удаленное друг от друга положение. Особенно заметно это проявляется на графике (рис. 3, F) в системе координат первого и третьего фактора, где линии ЦМС ВИР100, ВИР110, ВИР130, ВИР340 максимально удалены от линий-восстановителей ВИР771, ВИР772, ВИР754, ВИР789. Следует отметить, что в данном случае линии группируются не по признаку стерильной цитоплазмы, так как рядом с линиями ЦМС находятся их фертильные аналоги ВИР100Б, ВИР130Б, ВИР340Б (см. рис. 3, F). Таким образом, факторный анализ может помочь при определении генетических расстояний между линиями, что используется в современной селекции при выборе линий для создания промышленных гибридов подсолнечника (Usatov et al., 1917).

Заключение

По результатам факторного анализа выделены группы признаков, соответствующие факторной структуре. Первый фактор – фактор роста и развития. По второму фактору разделяются признаки, отвечающие за тип цитоплазмы и восстановление фертильности пыльцы, а также характер ветвления и диаметр корзинки. Третий фактор – это фактор окраски и формы листа, черешка и соцветия. Устойчивость или поражаемость растений ложной мучнистой росой (Lmr) связаны с четвертым фактором. Определены три группы линий, различающихся по системам восстановления фертильности пыльцы ЦМС PET1. Факторный анализ позволил подтвердить предположение о присутствии в исследованных линиях генетической коллекции ВИР нескольких генов *Rf*, отличающихся по своему проявлению от гена *Rf1*.

References / Литература

Anashchenko A.V. Guidelines for the study of the world collection of oil crops. Issue II. Sunflower (Metodicheskiye ukazaniya po izucheniyu mirovoy kollektsii maslichnykh kultur. Vypusk II. Podsolnechnik). Leningrad: VIR; 1976. [in Russian] (Анащенко А.В. Методические указания по изучению мировой коллекции масличных культур. Выпуск II. Подсолнечник. Ленинград: ВИР; 1976).

Anashchenko A.V., Duka M.V. Study of the genetic system of CMS-*Rf* in sunflower (*Helianthus annuus* L.). Communication II. Restoration of male fertility in hybrids based on CMSp. *Russian Journal of Genetics*. 1985;21(12):1999-2004. [in Russian] (Анащенко А.В., Дука М.В. Изучение генетической системы ЦМС-*Rf* у подсолнечника (*Helianthus annuus* L.). Сообщение II. Восстановление мужской фертильности у гибридов на основе ЦМСр. *Генетика*. 1985;21(12):1999-2004).

Anashchenko A.V., Korneychuk V.A., Vrînceanu A., Varga P., Kováčik A., Škaloud V., Bareš I. (comp.). Broad unified COMECON list of descriptors for the genus *Helianthus* L. (Shirokiy unifitsirovanny klassifikator SEV roda *Helianthus* L.). Leningrad: VIR; 1987. [in Russian] (Широкий унифицированный классификатор СЭВ рода *Helianthus* L. / сост. А.В. Анащенко, В.А. Корнейчук, А. Врынчану, П. Варга, А. Ковачик, В Шкалоуд, И. Бареш. Ленинград: ВИР; 1987).

Anashchenko A.V., Rostova N.S. Correlation and factor analysis of morphological and agronomic traits in rapeseed (Korrelyatsionny i faktorny analiz morfologicheskikh i khozyaystvennykh priznakov rapsa). *Agricultural Biology*. 1991;26(4):129-135. [in Russian] (Анащенко А.В., Ростова Н.С. Корреляционный и факторный анализ

морфологических и хозяйственных признаков рапса. *Сельскохозяйственная биология*. 1991;26(4):129-135).

Anisimova I.N., Alpatieva N.V., Abdullaev R.A., Karabitsina Yu.I., Kuznetsova E.B. Screening of plant genetic resources with the use of DNA markers: basic principles, DNA isolation, PCR setup, agarose gel electrophoresis: (guidelines). E.E. Radchenko (ed.). St. Petersburg: VIR; 2018. [in Russian] (Анисимова И.Н., Алпатьева Н.В., Абдуллаев Р.А., Карабицина Ю.И., Кузнецова Е.Б. Скрининг генетических ресурсов растений с использованием ДНК-маркеров: основные принципы, выделение ДНК, постановка ПЦР, электрофорез в агарозном геле: (методические указания) / под ред. Е.Е. Радченко. Санкт-Петербург: ВИР; 2018). DOI: 10.30901/978-5-905954-81-8

Anisimova I.N., Karabitsina Yu.I., Alpatieva N.V., Kuznetsova E.B., Titov N.V., Lyutko A.Yu., Gavrilova V.A. Diagnostic value of *Rf1* gene molecular markers in sunflower. *Plant Biotechnology and Breeding*. 2021;4(2):28-37. [in Russian] (Анисимова И.Н., Карабицина Ю.И., Алпатьева Н.В., Кузнецова Е.Б., Титов Н.В., Лютко А.Ю., Гаврилова В.А. Диагностическая ценность молекулярных маркеров гена *Rf1* подсолнечника. *Биотехнология и селекция растений*. 2021;4(2):28-37). DOI: 10.30901/2658-6266-2021-2-o3

Badouin H., Gouzy J., Grassa C.J., Murat F., Staton S.E., Cottret L. et al. The sunflower genome provides insights into oil metabolism, flowering and Asterid evolution. *Nature*. 2017; 546(7656):148-152. DOI: 10.1038/nature22380

Brutch N.B. Correlation and factor analysis of some traits of fiber flax. *Scientific and Technical Bulletin of the N.I. Vavilov All-Union Research Institute of Plant Industry*. 1989;188:45-46. [in Russian] (Брач Н.Б. Корреляционный и факторный анализ некоторых признаков льна-долгунца. *Научно-технический бюллетень Всесоюзного научно-исследовательского института растениеводства им. Н.И. Вавилова*. 1989;188:45-46).

Burlyaeva M.O., Malyshev L.L. Application of factor and discriminant analysis for evaluation of the source material of soybean for green manure yield and differentiation of varieties by direction of utilization. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2013;173:55-67. [in Russian] (Бурляева М.О., Малышев Л.Л. Применение факторного и дисперсионного анализа для оценки исходного материала сои по урожайности зеленой массы и дифференциация сортов по направлениям использования. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2013;173:55-67).

Chernova A.I., Gubaev R.F., Singh A., Sherbina K., Goryunova S.V., Martynova E.U., Goryunov D.V., Boldyrev S.V., Vanyushkina A.A., Anikanov N.A., Stekolshchikova E.A., Yushina E.A., Demurin Ya.N., Mukhina Z.M., Gavrilova V.A., Anisimova I.N., Karabitsina Y.I., Alpatieva N.V., Chang P.L., Khaitovich P., Mazin P.V., Nuzhdin S.V. Genotyping and lipid profiling of 601 cultivated sunflower lines reveals novel genetic determinants of oil fatty acid content. *BMC Genomics*. 2021;22(1):505. DOI: 10.1186/s12864-021-07768-y

Demurin Ya.N. Genetic analysis of the composition of tocopherols in sunflower seeds. *Scientific and Technical Bulletin of the N.I. Vavilov All-Union Research Institute of Plant Industry*. 1986;165:49-51. [in Russian] (Демурин Я.Н. Генетический анализ состава токоферолов в семенах подсолнечника. *Научно-технический бюллетень Всесоюзного научно-исследовательского института растениеводства им. Н.И. Вавилова*. 1986;165:49-51).

Demurin Ya.N., Tolmachev V.V. Inheritance of some marker traits in sunflower (Nasledovaniye nekotorykh markernykh priznakov podsolnechnika). In: *Issues of Applied Physiology and Genetics of Oil Crops* (*Voprosy prikladnoy fiziologii i genetiki maslichnykh kultur*). Krasnodar; 1986. p.14-19. [in Russian] (Демурин Я.Н., Толмачев В.В. Наследование некоторых маркерных признаков подсолнечника. В кн.: *Вопросы прикладной физиологии и генетики масличных культур*. Краснодар; 1986. С.14-19).

Gavrilova V.A., Anisimova I. N., Alpatyeva N.V., Rozhkova V.T, Stupnikova T.G. Karabitsina Yu.I., Kuznetsova E.B. Catalogue of the VIR global collection. Issue 853. Sunflower genetic collection. St. Petersburg: VIR; 2017. [in Russian] (Гаврилова В.А., Анисимова Н.И., Алпатьева Н.В., Рожкова В.Т., Ступникова Т.Г., Карабицина Ю.И., Кузнецова Е.Б. Каталог мировой коллекции ВИР. Выпуск 853. Генетическая коллекция подсолнечника. Санкт-Петербург: ВИР; 2017).

Gavrilova V.A., Rozhkova V.T., Anisimova I.N. Sunflower genetic collection at the Vavilov Institute of Plant Industry. *Helia*. 2014;37(60):1-16. DOI: 10.1515/helia-2014-0001

Goryunov D.V., Anisimova I.N., Gavrilova V.A., Chernova A.I., Sotnikova E.A., Martynova E.U. et al. Association mapping of fertility restorer gene for CMS PET1 in sunflower. *Agronomy*. 2019;9(2):49. DOI: 10.3390/agronomy9020049

Horn R., Kusterer B., Lazarescu E., Prufe M., Friedt W. Molecular mapping of the *Rf1* gene restoring fertility in PET1-based F1 hybrids in sunflower (*Helianthus annuus* L.). *Theoretical and Applied Genetics*. 2003;106(4):599-606. DOI: 10.1007/s00122-002-1078-y

Horn R., Radanovic A., Fuhrmann L., Sprycha Y., Hamrit S., Jockovic M. et al. Development and validation of markers for the fertility restorer gene *Rf1* in sunflower. *International Journal of Molecular Sciences*. 2019;20(6):1260. DOI: 10.3390/ijms20061260

Hübner S., Bercovich N., Todesco M., Mandel J.R., Odenheimer J., Ziegler E. et al. Sunflower pan-genome analysis shows that hybridization altered gene content and disease resistance. *Nature Plants*. 2019;5(1):54-62. DOI: 10.1038/s41477-018-0329-0

Ivanter E.V., Korosov A.V. Introduction to quantitative biology (Vvedeniye v kolichestvennuyu biologiyu). Petrozavodsk: Petrozavodsk University; 2003. [in Russian] (Ивантер Е.В., Коросов А.В. Введение в количественную биологию. Петрозаводск: Петрозаводский университет; 2003).

Karabitsina Yu.I. Genetic diversity of lines and inheritance of the pollen fertility restoration trait in sunflower (*Helianthus annuus* L.) with CMS-PET1 (Geneticheskoye raznoobraziye liniy i nasledovaniye priznaka vosstanovleniya fertilnosti pyltsy podsolnechnika (*Helianthus annuus* L.) pri TsMS-PET1) [dissertation]. St. Petersburg: VIR; 2021. [in Russian] (Карабицина Ю.И. Генетическое разнообразие линий и наследование признака восстановления фертильности пыльцы подсолнечника (*Helianthus annuus* L.) при ЦМС-PET1: дис. ... канд. биол. наук. Санкт-Петербург: ВИР; 2021).

Kinman M.L. New developments in the USDA and state experiment station sunflower breeding programs. In: *Proceedings of the Fourth International Sunflower Conference; Memphis, TN, USA, June 23–25, 1970*. Memphis, TN: International Sunflower Association; 1970. p.181-183.

Kováčik A., Škaloud V. Results of inheritance evaluation of agronomically important traits in sunflower. *Helia*. 1990;13:41-46.

Lakin G.F. Biometrics: a manual for biological university specialties (Biometriya: uchebnoye posobiye dlya biologicheskikh spetsialnostey vuzov). 4th ed. Moscow: Vysshaya Shkola; 1990. [in Russian] (Лакин Г.Ф. Биометрия: учеб-

ное пособие для биологических специальностей вузов. 4-е изд. Москва: Высшая школа; 1990).

Leclercq P. Une sterilité cytoplasmique chez le tournesol. *Annales de l'Amélioration des Plantes*. 1969;19(2):99-106. [in French]

Liu Z., Mulpuri S., Feng J., Vick B.A., Jan C.C. Molecular mapping of the *Rf*3 fertility restoration gene to facilitate its utilization in breeding confection sunflower. *Molecular Breeding*. 2012;29(2):275-284. DOI: 10.1007/s11032-011-9563-0

Miller J.F., Fick G.N. Genetic of sunflower. In: A.A. Schneiter (ed.). *Agronomy Monographs. Vol. 35. Sunflower Technology and Production*. Madison, WI: American Society of Agronomy; 1997. p.441-495.

Nasledov A.D. Mathematical methods of psychological research. Data analysis and interpretation (Matematicheskiye metody psikhologicheskogo issledovaniya. Analiz i interpretatsiya dannykh). St. Petersburg: Rech; 2012. [in Russian] (Наследов А.Д. Математические методы психологического исследования. Анализ и интерпретация данных. Санкт-Петербург: Речь; 2012).

Plachek E.M. Morphogenetic processes in sunflower under the impact of hybridization and inbreeding (Formoobrazovatelnye protsessy u podsolnechnika pod vliyaniyem gibridizatsii i intsukhta). In: *Proceedings of the All-Union Congress on Genetics, Breeding, Seed Production, and Livestock Breeding. Vol. 2 (Trudy Vsesoyuznogo syezda po genetike, selektsii, semenovodstvu i plemennomu zhivotnovodstvu. T. 2)*. Leningrad; 1930. [in Russian] (Плачек Е.М. Формообразовательные процессы у подсолнечника под влиянием гибридизации и инцухта. В кн.: *Труды Всесоюзного съезда по генетике, селекции, семеноводству и племенному животноводству. Т. 2*. Ленинград; 1930).

Putt E.D. Recessive branching in sunflowers. *Crop Science*. 1964;4(4):444-445. DOI: 10.2135/cropsci1964.0011183X0004000400042x

Qi L.L., Seiler G.J., Vick B.A., Gulya T.J. Genetics and mapping of the *R11* gene conferring resistance to recently emerged rust races, tightly linked to male fertility restoration, in sunflower (*Helianthus annuus* L.). *Theoretical and Applied Genetics*. 2012;125(5):921-932. DOI: 10.1007/s00122-012-1883-x

Rostova N.S., Anashchenko A.V., Rozhkova V.T. Comparative analysis of correlations among productivity characters in sunflower hybrids (Sravnitelny analiz korrelyatsiy priznakov produktivnosti u gibridov podsolnechnika). *Agricultural Biology*. 1984;19(12):64-72. [in Russian] (Ростова Н.С., Анащенко А.В., Рожкова В.Т. Сравнительный анализ корреляций признаков продуктивности у гибридов подсолнечника. *Сельскохозяйственная биология*. 1984;19(12):64-72).

StatSoft, Inc. Electronic statistics textbook. Tulsa, OK: StatSoft; 2013. Available from: http://www.statsoft.com/textbook [accessed Nov. 14, 2018].

Talukder Z.I., Ma G., Hulke B.S., Jan C. C., Qi L. Linkage mapping and genome-wide association studies of the *Rf* gene cluster in sunflower (*Helianthus annuus* L.) and their distribution in world sunflower collections. *Frontiers in Genetics*. 2019;10:216. DOI: 10.3389/fgene.2019.00216

Terzić S., Boniface M.C., Marek L., Alvarez D., Baumann K., Gavrilova V. et al. Gene banks for wild and cultivated sunflower genetic resources. *Oilseeds and Fats, Crops and Lipids*. 2020;27(9):1-14. DOI: 10.1051/ocl/2020004

Usatov A.V., Makarenko M.S., Gorbachenko O.F., Kovalevich A.A., Kostylev P.I., Markin N.V. DNA-markers of heterosis of sunflower hybrids of domestic breeding. *Grain Economy of Russia*. 2017;3(51):54-59. [in Russian] (Усатов А.В., Макаренко М.С., Горбаченко О.Ф., Ковалевич А.А., Костылев П.И., Маркин Н.В. ДНК-маркеры гетерозиса у гибридов подсолнечника отечественной селекции. *Зерновое хозяйство России*. 2017;3(51):54-59).

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

Информация об авторах

Вера Алексеевна Гаврилова, доктор биологических наук, главный научный сотрудник, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44, v.gavrilova@vir.nw.ru, https://orcid.org/0000-0002-8110-9168

Ирина Николаевна Анисимова, доктор 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, irina_anisimova@inbox.ru, https://orcid.org/0000-0003-0474-8860

Наталья Владимировна Алпатьева, 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, alpatievanatalia@mail.ru, https://orcid.org/0000-0002-5531-2728

Елизавета Александровна Пороховинова, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник, Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44, e.porohovinova@mail.ru, https://orcid.org/0000-0002-8328-9684

Information about the authors

Vera A. Gavrilova, Dr. Sci. (Biology), Chief Researcher, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, v.gavrilova@vir.nw.ru, https://orcid.org/0000-0002-8110-9168

Irina N. Anisimova, Dr. Sci. (Biology), Leading Researcher, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, irina_anisimova@inbox.ru, https://orcid.org/0000-0003-0474-88600

Natalia V. Alpatieva, Cand. Sci. (Biology), Senior Researcher, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, alpatievanatalia@mail.ru, https://orcid.org/0000-0002-5531-2728

Elizaveta A. Porokhovinova, Dr. Sci. (Biology), Leading Researcher, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, e.porohovinova@mail.ru, https://orcid.org/0000-0002-8328-9684

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 20.09.2024; одобрена после рецензирования 25.10.2024; принята к публикации 03.12.2024.
The article was submitted on 20.09.2024; approved after reviewing on 25.10.2024; accepted for publication on 03.12.2024.

ГЕНЕТИКА КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ И ИХ ДИКИХ РОДИЧЕЙ

Краткое сообщение
УДК 575.2:633.33
DOI: 10.30901/2227-8834-2024-4-143-149

CC BY

TFL1-подобные гены у контрастных по типу роста образцов *Vigna unguiculata* (L.) Walp.

Е. А. Крылова[1], Е. К. Хлесткина[1, 2]

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

[2] *Научно-технологический университет «Сириус», Центр генетики и наук о жизни, Краснодарский край, Россия*

Автор, ответственный за переписку: Екатерина Александровна Крылова, e.krylova@vir.nw.ru

Актуальность. *Vigna unguiculata* (L.) Walp. относится к важным бобовым культурам. Производители сельскохозяйственной продукции отдают предпочтение сортам, пригодным к механизированному возделыванию, с детерминантным типом роста стебля. Архитектоника растения в большой степени зависит от функционирования клеток апикальной меристемы, а переход к репродуктивной стадии находится под контролем комплекса генов, к числу которых относится ген *TFL1*. Анализ генов, отвечающих за характер типа роста стебля, актуален для более эффективного и быстрого создания высокотехнологичных сортов.
Материалы и методы. С использованием метода секвенирования по Сэнгеру изучена первичная структура *TFL1*-подобных генов у шести образцов вигны с разным типом роста и архитектоникой.
Результаты. Секвенированы и проанализированы промоторные и кодирующие участки *TFL1*-подобных генов *VuTFL1.1*, *VuTFL1.2*, *VuATC* и *VuBFT*. Информация о генах размещена в базе нуклеотидных последовательностей NCBI. Сравнительное исследование показало, что в экзонах отличий между разными генотипами нет. Найдены перестройки в интронах и промоторной области, однако связь между этими перестройками и фенотипом по типу роста и архитектонике не прослеживается.
Заключение. Для понимания роли *TFL1*-подобных генов вигны целесообразно в дальнейшем получить по данным генам нокаутные линии и исследовать их фенотип. Вместе с тем полученные результаты указывают на необходимость рассмотрения более широкого круга генов вигны, потенциально связанных с изменчивостью типа роста стебля и архитектоники растений.

Ключевые слова: тип роста растений, вигна, *TFL1*-подобные гены, *TFL1*, *ATC*, *BFT*

Благодарности: работа выполнена при поддержке проекта Российского научного фонда № 21-66-00012.
Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы.

Для цитирования: Крылова Е.А., Хлесткина Е.К. *TFL1*-подобные гены у контрастных по типу роста образцов *Vigna unguiculata* (L.) Walp. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2024;185(4):143-149. DOI: 10.30901/2227-8834-2024-4-143-149

© Крылова Е.А., Хлесткина Е.К., 2024

GENETICS OF CULTIVATED PLANTS AND THEIR WILD RELATIVES

Brief report
DOI: 10.30901/2227-8834-2024-4-143-149

TFL1-like genes in *Vigna unguiculata* (L.) Walp. with different growth habit types

Ekaterina A. Krylova[1], Elena K. Khlestkina[1, 2]

[1] *N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, St. Petersburg, Russia*

[2] *Sirius University of Science and Technology, Research Center of Genetics and Life Sciences, Krasnodar Territory, Russia*

Corresponding author: Ekaterina A. Krylova, e.krylova@vir.nw.ru

Background. *Vigna unguiculata* (L.) Walp. is among important legume crops. Agricultural producers prefer cultivars suitable for mechanized cultivation, with a determinate growth habit type. Plant architectonics depends on the functioning of the apical meristem, while the transition to the reproductive stage is controlled by a set of genes, including the *TFL1* gene. Analyzing the genes responsible for the growth habit type is relevant for more efficient and rapid development of high-tech cultivars.
Materials and methods. Using the Sanger DNA sequencing method, the primary structure of *TFL1*-like genes was studied in six cowpea accessions with different growth habit types and architectonics.
Results. Promoter regions and coding parts of *TFL1*-like genes (*VuTFL1.1*, *VuTFL1.2*, *VuATC*, and *VuBFT*) were sequenced and analyzed. Information about the genes is available in the NCBI nucleotide sequence database. A comparative study showed that there were no exon differences between different genotypes. Rearrangements were found in the introns and the promoter region, but no relationship was traced between these rearrangements and the phenotype in terms of growth habit types or architectonics.
Conclusion. The next step towards understanding the role of *TFL1*-like genes requires obtaining knockout lines based on these genes and studying their phenotype. Meanwhile, the results of this analysis call for a need to consider a wider range of cowpea genes potentially associated with the variability of stem growth habit types and plant architectonics.

Keywords: growth habit type, cowpea, *TFL1*-like genes, *TFL1*, *ATC*, *BFT*

Acknowledgements: this research was supported by the Russian Science Foundation under Project No. 21-66-00012.
The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work.

For citation: Krylova E.A., Khlestkina E.K. *TFL1*-like genes in *Vigna unguiculata* (L.) Walp. with different growth habit types. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2024;185(4):143-149. DOI: 10.30901/2227-8834-2024-4-143-149

Введение

Превращение апикальной меристемы побега в меристему соцветия, последующее формирование флоральных меристем и закладка отдельных органов цветка являются важными стадиями в развитии генеративных органов растения. Инициация формирования флоральной меристемы, хорошо изученная на примере *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh., находится под контролем трех основных генов идентичности флоральных меристем *LEAFY* (*LFY*), *APETALA1* (*AP1*) и *TERMINAL FLOWER1* (*TFL1*) (Benlloch et al., 2007). При достижении критического уровня экспрессии гена *LFY* изменяется меристематическая функция клеток апикальной меристемы и происходит закладка флоральных меристем (Weigel, Nilsson, 1995; Benlloch et al., 2007). Антагонистом гена *LFY* является ген *TFL1*, поддерживающий недетерминированность активности апикальной меристемы побега и тем самым задерживающий переход растения к цветению (Benlloch et al., 2007; Moraes et al., 2019; Périlleux et al., 2019). *TFL1* относится к небольшому семейству генов CENTRORADIALIS / TERMINAL FLOWER 1 / SELF–PRUNING (CETS). У *A. thaliana* в состав данного семейства, кроме гена *TFL1*, входят еще 5 генов: *MOTHER OF FT AND TFL1* (*MFT*), *FLOWERING LOCUS T* (*FT*), *TWIN SISTER OF FT* (*TSF*), *BROTHER OF FT AND TFL*1 (*BFT*), *ARABIDOPSIS THALIANA CENTRORADIALIS HOMOLOG* (*ATC*) (Goretti et al., 2020; Jin et al., 2021). Данные гены можно разделить на 3 группы: ген *MFT* – участник в процессе прорастания семян; группа *FT*-подобных генов (*FT* и *TSF*) – активаторов цветения; группа *TFL1*-подобных генов (*TFL1*, *ATC*, *BFT*) – ингибиторов цветения (Jin et al., 2021).

Функция гена *ATC* арабидопсиса до конца не установлена. Предположительно, ген *ATC* способен функционально заменять *TFL1* при нарушениях в его структуре (Huang et al., 2012). Экспрессия гена *BFT*, вероятно, стимулируется только в стрессовых условиях, вызванных абиотическими факторами (Yoo et al., 2010; Chung et al., 2010; Ryu et al., 2011, 2014).

Лучше всего охарактеризована функция гена *TFL1*. Накопление транскриптов отмечено в нижней части центральной зоны апикальной меристемы главного и боковых побегов, но не во флоральных меристемах. При сверхэкспрессии *TFL1* у растений наблюдаются продолжительная вегетативная стадия развития и более поздний переход к цветению с образованием сильно разветвленных соцветий. По сравнению с растениями дикого типа, у мутантов *tfl1* раньше отмечается переход к цветению, при этом происходит формирование небольшого соцветия с несколькими цветками. С функционированием апикальной меристемы непосредственно связана архитектоника растения. В случае продолжительного вегетативного роста, при сохранении пролиферативной активности апикальной меристемы, растение отличается длинным стеблем с индетерминантным (незаконченным) типом роста. В то время как у сортов с детерминантным (законченным) типом роста стебля формируется терминальное соцветие и тем самым блокируется рост стебля в длину. Гомологи гена *TFL1* идентифицированы у различных представителей покрытосеменных растений (Krylova, 2020). У вигны ортолог гена *TFL1* был впервые детектирован в 2015 г. (Dhanasekar, Reddy, 2015). У образцов с детерминантным типом роста идентифицирована несинонимичная однонуклеотидная замена в четвертом экзоне, приводящая к замене аминокислоты (Pro136His). Кроме этого, найдены однонуклеотидные замены в интронах. В геноме вигны и ряда представителей трибы Фасолиевые идентифицировали высокогомологичную копию гена *TFL1*, которая, вероятно, является результатом дупликации (Krylova et al., 2021). Также в геномах данных таксонов детектированы гены *ATC* и *BFT*, функции которых изучены недостаточно. Секвенирование аллелей *TFL1*-подобных генов у образцов вигны из коллекции ВИР ранее не проводилось. В связи с этим *цель данной работы* – выявление аллельных различий *TFL1*-подобных генов у образцов *V. unguiculata* с разными типами роста стебля.

Материалы и методы

Материалом для исследования послужили шесть образцов вигны с разными типами роста стебля из коллекции ВИР (табл. 1). Результаты изучения изменчивости морфологических и фенологических признаков образцов в разных эколого-географических условиях представлены в публикации Е. А. Крыловой с соавторами (Krylova et al., 2024). При повышенной влажности воздуха и большом количестве осадков у некоторых образцов отмечалось значительное увеличение длины стебля, менялись архитектоника растения и даже тип роста.

Из листьев проростков выделяли тотальную геномную ДНК с помощью набора «Сорб-ГМО-Б» («Синтол», Москва) с модификациями. Оценку качества выделенной ДНК проводили с помощью электрофоретического анализа в 1-процентном агарозном геле, измерение концентрации – с использованием спектрофотометра NanoDrop™ 2000/2000c (Thermo Fisher Scientific Inc.). На основании ранее идентифицированных последовательностей *TFL1*-подобных генов вигны сконструированы и проанализированы праймеры с использованием онлайн-ресурса Integrated DNA Technologies – PrimerQuest™ Tool (https://eu.idtdna.com/primerquest/home). Последовательности использованных в работе праймеров приведены в таблице 2. Амплификацию геномной ДНК проводили в 20 мкл реакционной смеси, содержащей 50–100 нг ДНК-матрицы, по 0,5 мкМ прямого и обратного праймера, 1 ед. Taq-полимеразы («Синтол»), 1х реакционный буфер (67 мМ трисHCl, pH 8,8; 2 мМ $MgCl_2$; 18 мМ $(NH_4)_2SO_4$; 0,01% Tween 20), 1,5 мМ $MgCl_2$, 0,25 мМ dNTP's. Программа амплификации состояла из первоначальной денатурации при 95°C в течение 2 минут, а затем 35 циклов при 95°C в течение 30 секунд, 50–62°C в течение 30 секунд и 72°C в течение 1–2 минут; последующая финальная элонгация – при 72°C в течение 5 минут. Для каждой пары праймеров подбиралась оптимальная температура отжига с учетом нуклеотидного состава. Электрофоретический анализ геномной ДНК, а также разделение продуктов амплификации выполняли в 1–3-процентных агарозных гелях, приготовленных на основе буфера ТАЕ (40 мМ Трис-HCl, pH 8,0; 20 мМ ацетат натрия; 1 мМ ЭДТА). В качестве интеркалирующего красителя использовали бромистый этидий в конечной концентрации 0,01 мкг/мл. Для визуализации полученных результатов использовали гель-документирующую систему BioRad ChemiDoc MP, в качестве маркеров молекулярного веса – маркеры Step 100, Step 250, Sky-High 250 b – 10 kb («Биолабмикс», Новосибирск). Выделение амплифицированных фрагментов из 1-процентного агарозного геля проводили с использованием набора реагентов diaGene («Диаэм», Москва) согласно инструкции производителя. Секвенирование ДНК выполняли с помощью набора для секвенирования BigDye™ Terminator v3.1 Cy-

Таблица 1. Использованные в работе образцы вигны
Table 1. Cowpea accessions used in the study

Номер по каталогу ВИР / VIR catalogue No.	Название образца / Name of the accession	Происхождение / Origin	Подвид / Subspecies	Тип роста стебля / Type of stem growth habit
6	'Clay'	США	*unguiculata*	индетерминантный
639		Китай	*sesquipedalis*	индетерминантный*
640		Китай	*sesquipedalis*	индетерминантный*
642		Китай	*sesquipedalis*	индетерминантный*
2056	'Лянчихе'	Россия, Примор-ский край	*sesquipedalis*	детерминантный
1783		Германия	*cylindrica*	индетерминантный**

Примечание: * – в условиях Астраханской опытной станции растения кустовые с вьющейся верхушкой, в условиях Дальневосточной опытной станции – лианы; ** – в условиях Астраханской опытной станции растения кустовые, в условиях Дальневосточной опытной станции – кустовые с вьющейся верхушкой (Krylova et al., 2024)

Note: * – bushes with a curly top under the conditions of Astrakhan Experiment Station, and lianas under the conditions of the Far East Experiment Station; ** – bushy plants under the conditions of Astrakhan Experiment Station, and bushy plants with a curly top under the conditions of the Far East Experiment Station (Krylova et al., 2024)

Таблица 2. Использованные в исследовании праймеры
Table 2. Primers used in the study

Ген / Gene	**Прямой праймер (5′→3′) / Forward primer (5′→3′)**	**Обратный праймер (5′→3′) / Reverse primer (5′→3′)**
VuTFL1.1 (*Vigun01g173000*)	CACTTGGTTTCTGAGCAGGAC	TCACCACCCTCAATCTCAAC
	GGTTGAGATTGAGGGTGGTG	CATCTGTTGTGCCTGGAATG
	CATTCCAGGCACAACAGATG	AGAGCAAGCAGGAGCAGAAG
	ATGGCAAGAATGCCTTTAGAACC	CTAGCGTCTTCTTGCAGCTGTTT
	AGGACCCACAAACAGGATTAC	CTCTCTCACTCACACACTCTTTC
	TGCGGTGTAGACAAGAAAGAG	TTGGGTCGACTAGGATGTTTG
	ACCCACAAACAGGATTACAC	TGATTGGCTCTACACAGATG
	TTTCAGCACAAACATCCTAGTC	GGGTAAGAGAACAAAGTTTAGAGAG
VuTFL1.2 (*Vigun07g059700*)	TTCTTCTGTTTCCTCCTTCACC	TCAAATCTCCTCCACCAATCTC
	AGATTGGTGGAGGAGATTTGAG	ACCAGTGCAGATGTTCTCTCAG
	TCTGAGAGAACATCTGCACTGG	CATTTGTTGTGCCTGGTATGTC
	CAGACATACCAGGCACAAC	GTCTTCTAGCAGCAGTTTCC
	TTCTTCTGTTTCCTCCTTCACC	ATTTCTGCGAGCTATTTCAAGC
	TAGGTTAGAGTAGCGGAGAAGAG	AAGGTGAAGGAGGAAACAGAAG
	CCAAACACCGAATCTTCAAGC	CCGCTACTCTAACCTACAGAAATG
VuATC (*Vigun05g236900*)	TCTTGTGATTGGGAGGGTGA	TGCCCCACAAACCCTTAGAA
	ACCGTCTCCTACAACAATAAGC	GTGTAAGTGTTCCCTGAGATATGG
	TGCTCAGCAGAAGACAACAC	TCATAGTGGGAAGCCAGAAATC
	GTTGAAGTCATGTCAAGGTAAC	GAAGTCATAGTGGGAAGCC
VuBFT (*Vigun04g159500*)	TCCCTTCATAAACCCTTTTGGC	CCCTAAGAAAACCAGAGAAACA
	GGAAGAGTGATAGGAGAAGTGG	CTAGGACTTGGAGCATCTGG
	GAGTTAGTACGAACGGTCCTC	TTTCCACAAGGTGCTCAATTAC
	TCGGGACAAATAGCACAAATTC	AGAGAGATTCCATACACGCTTATC

cle Sequencing Kit согласно протоколу производителя (Thermo Fisher Scientific Inc.). Секвенирование осуществляли на генетическом анализаторе 3500 Genetic Analyzer Series Applied Biosystems™. Анализ полученных секвенограмм проводили с использованием программного обеспечения Unipro UGENE v39.0 (Okonechnikov et al., 2012). В качестве референсного генома выступала последовательность *Vigna unguiculata* v1.2 с сервера Phytozome 13 (https://phytozome-next.jgi.doe.gov; Goodstein et al., 2012). Множественное выравнивание нуклеотидных последовательностей проводили с помощью программы MULTALIN v5.4.1 (http://multalin.toulouse.inra.fr/multalin; Corpet, 1988).

Результаты и обсуждение

Ранее в геноме *V. unguiculata* с помощью поиска по гомологии мы идентифицировали четыре последовательности *TFL1*-подобных генов (Krylova et al., 2021). Две из них высокогомологичны гену *TFL1* арабидопсиса и обозначены нами как *TFL1.1* (*Vigun01g173000*) и *TFL1.2* (*Vigun07g059700*). Гены расположены в разных хромосомах. Кроме этого, в геноме вигны мы идентифицировали по одной последовательности генов *ATC* (*Vigun05g236900*) и *BFT* (*Vigun04g159500*). По результатам анализа структурной организации, а также аннотации функциональных доменов и предсказания трехмерных структур белков высказано предположение о том, что все идентифицированные белки могут выполнять функции блокаторов перехода растений вигны к цветению (Krylova et al., 2021).

В рамках данной работы выполнено секвенирование по Сэнгеру аллелей всех детектированных *TFL1*-подобных генов, а также промоторной зоны (примерно 500 пн от старт-кодона) у 6 анализируемых образцов вигны.

По сравнению с референсной последовательностью гена *Vigun01g173000* из базы данных Phytozome, обнаружены различные перестройки в интронах *TFL1.1* (Electronic Supplementary Materials, Suppl. 1)[1]. У всех образцов, за исключением к-1783, детектирована инсерция трех нуклеотидов (GTT) в 5'-нетранслируемой области гена. Вставка тимина во втором интроне (в положении 609 от старт-кодона у группы образцов к-639, к-640, к-642 и к-2056 и в положении 607 от старт-кодона у к-6) была характерна также для большинства изученных образцов, кроме к- 1783. У всех образцов обнаружена инсерция цитозина (в положении 973 от старт-кодона, в положении 972 от старт-кодона у к-1783) в третьем интроне. Только у образца к-6 найдены две инсерции во втором интроне (в положении 773 и 883 от старт-кодона), а также делеция двух нуклеотидов в первом интроне в положении 334 от старт-кодона. Различия по сравнению с референсной последовательностью (однонуклеотидная замена A/T) в промоторной области гена выявлены только у образцов, относящихся к подвиду *sesquipedalis* (L.) Verdc. (к-639, к-640, к-642 и к-2056).

При анализе полученных секвенограмм последовательностей генов *TFL1.2* у образца к-1783 детектировали двунуклеотидную делецию (в положении 667 от старт-кодона) во втором интроне (Electronic Supplementary Materials, Suppl. 2)[2]. Кроме этого, у образца к-642 обнаружена замена A/G в промоторной области. Других изменений нуклеотидной последовательности относительно референса обнаружено не было.

При выравнивании относительно референса полученных секвенограмм гена *VuATC* у всех образцов, за исключением к-6, идентифицировали три однонуклеотидных замены в промоторной области гена (Electronic Supplementary Materials, Suppl. 3)[3]. При анализе последовательностей гена *VuBFT* у пяти образцов (кроме к-1783) в 3'-нетранслируемой области гена детектирована протяженная делеция девяти нуклеотидов (Electronic Supplementary Materials, Suppl. 4)[4]. Кроме этого, у большинства образцов (кроме к-1783) во втором интроне идентифицировали вставку тимина в позиции 453 от старт-кодона, а также однонуклеотидную замену G/A в 459 позиции от сайта начала транскрипции.

Все последовательности генов шести экспериментальных образцов депонированы в международную базу NCBI под следующими номерами: PQ296068 (*VuTFL1.1*, к-6), PQ358534 (*VuTFL1.1*, к-639), PQ296065 (*VuTFL1.1*, к-640), PQ296064 (*VuTFL1.1*, к-642), PQ296067 (*VuTFL1.1*, к-1783), PQ296066 (*VuTFL1.1*, к-2056), PQ296074 (*VuTFL1.2*, к-6), PQ296069 (*VuTFL1.2*, к-639), PQ296070 (*VuTFL1.2*, к-640), PQ296071 (*VuTFL1.2*, к-642), PQ296073 (*VuTFL1.2*, к-1783), PQ296072 (*VuTFL1.2*, к-2056), PQ296080 (*VuATC*, к-6), PQ296075 (*VuATC*, к-639), PQ296076 (*VuATC*, к-640), PQ296077 (*VuATC*, к-642), PQ296079 (*VuATC*, к-1783), PQ296078 (*VuATC*, к-2056), PQ450489-PQ450494 (*VuBFT)*.

Заключение

По результатам секвенирования аллелей всех *TFL1*-подобных генов вигны у образцов с различным типом роста стебля, различий в кодирующей части генов по сравнению с референсными последовательностями идентифицировано не было. Уникальных перестроек, характерных только для сорта 'Лянчихе' (к-2056) с детерминантным типом роста стебля, а также специфичных только для группы образцов к-639, к-640, к-642 подвида *sesquipedalis* с индетерминантным типом роста стебля, не обнаружено. Наиболее точной проверкой роли изучаемых генов могло бы стать дальнейшее исследование в области обратной генетики, нацеленное на нокаут и изучение фенотипа нокаутных линий. Не исключено, что проявление на уровне фенотипа детерминантности у сорта 'Лянчихе' связано с другой группой генов, отличных от *TFL1*-подобных генов. В связи с этим необходим дальнейший поиск других генов, контролирующих тип роста стебля. Идентификация и анализ генов, отвечающих за формирование флоральной меристемы на верхушке побега и детерминантный характер роста растения, необходимы для более эффективного и быстрого создания современных сортов, пригодных к механизированному возделыванию.

[1] Приложение 1 представлено в онлайн-формате. Электронная версия статьи: https://doi.org/10.30901/2227-8834-2024-4-143-149 / Electronic Supplementary Materials, Suppl. 1. The online version of this article: https://doi.org/10.30901/2227-8834-2024-4-143-149

[2] Приложение 2 представлено в онлайн-формате. Электронная версия статьи: https://doi.org/10.30901/2227-8834-2024-4-143-149 / Electronic Supplementary Materials, Suppl. 2. The online version of this article: https://doi.org/10.30901/2227-8834-2024-4-143-149

[3] Приложение 3 представлено в онлайн-формате. Электронная версия статьи: https://doi.org/10.30901/2227-8834-2024-4-143-149 / Electronic Supplementary Materials, Suppl. 3. The online version of this article: https://doi.org/10.30901/2227-8834-2024-4-143-149

[4] Приложение 4 представлено в онлайн-формате. Электронная версия статьи: https://doi.org/10.30901/2227-8834-2024-4-143-149 / Electronic Supplementary Materials, Suppl. 4. The online version of this article: https://doi.org/10.30901/2227-8834-2024-4-143-149

References / Литература

Benlloch R., Berbel A., Serrano-Mislata A., Madueño F. Floral initiation and inflorescence architecture: a comparative view. *Annals of Botany*. 2007;100(3):659-676. DOI: 10.1093/aob/mcm146

Dhanasekar P., Reddy K.S. A novel mutation in *TFL1* homolog affecting determinacy in cowpea (*Vigna unguiculata*). *Molecular Genetics and Genomics*. 2015;290(1):55-65. DOI: 10.1007/s00438-014-0899-0

Chung K.S., Yoo S.Y., Yoo S.Y., Lee J.S., Ahn J.H. *BROTHER OF FT AND TFL1* (*BFT*), a member of the *FT/TFL1* family, shows distinct pattern of expression during the vegetative growth of *Arabidopsis*. *Plant Signaling and Behavior*. 2010;5(9):1102-1104. DOI: 10.4161/psb.5.9.12415

Corpet F. Multiple sequence alignment with hierarchical clustering. *Nucleic Acids Research*. 1988;16(22):10881-10890. DOI: 10.1093/nar/16.22.10881

Goodstein D.M., Shu S., Howson R., Neupane R., Hayes R.D., Fazo J. et al. Phytozome: a comparative platform for green plant genomics. *Nucleic Acids Research*. 2012;40(D1):D1178-D1186. DOI: 10.1093/nar/gkr944

Goretti D., Silvestre M., Collani S., Langenecker T., Méndez C., Madueño F. et al. TERMINAL FLOWER1 functions as a mobile transcriptional cofactor in the shoot apical meristem. *Plant Physiology*. 2020;182(4);2081-2095. DOI: 10.1104/pp.19.00867

Huang N.C., Jane W.N., Chen J., Yu T.S. *Arabidopsis thaliana CENTRORADIALIS homologue* (*ATC*) acts systemically to inhibit floral initiation in *Arabidopsis*. *The Plant Journal*. 2012;72(2):175-184. DOI: 10.1111/j.1365-313X.2012.05076.x

Integrated DNA Technologies. PrimerQuest Tool: [website]. Available from: https://eu.idtdna.com/primerquest/home [accessed Sept. 02, 2023].

Jin S., Nasim Z., Susila H., Ahn J.H. Evolution and functional diversification of *FLOWERING LOCUS T/TERMINAL FLOWER 1* family genes in plants. *Seminars in Cell and Developmental Biology*. 2021;109:20-30. DOI: 10.1016/j.semcdb.2020.05.007

Krylova E., Strygina K., Khlestkina E. Structural organization of *TFL1*-like genes in representatives of the tribe Phaseoleae DC. *Biological Communications*. 2021;66(2):85-108. DOI: 10.21638/spbu03.2021.201

Krylova E.A. The role of *TFL1* orthologs in determining of plant architectonics. *Russian Journal of Genetics*. 2020;56(11):1308-1322. DOI: 10.1134/S1022795420110058

Krylova E.A., Chunikhina O.A., Boyko A.P., Miroshnichenko E.V., Khlestkina E.K., Burlyaeva M.O. Variability of morphological and phenological traits in *Vigna unguiculata* (L.) Walp. accessions contrasting by growth type in different ecological and geographical conditions. *Plant Biotechnology and Breeding*. 2024;7(2):16-30. [in Russian] (Крылова Е.А., Чунихина О.А., Бойко А.П., Мирошниченко Е.В., Хлесткина Е.К., Бурляева М.О. Изменчивость морфологических и фенологических признаков среди контрастных по типу роста образцов *Vigna unguiculata* (L.) Walp. в разных эколого-географических условиях. *Биотехнология и селекция растений*. 2024;7(2):16-30). DOI: 10.30901/2658-6266-2024-2-o7

Moraes T.S., Dornelas M.C., Martinelli A.P. *FT/TFL1*: calibrating plant architecture. *Frontiers in Plant Science*. 2019;10:97. DOI: 10.3389/fpls.2019.00097

MultAlin. Multiple sequence alignment with hierarchical clustering: [website]. Available from: http://multalin.toulouse.inra.fr/multalin [accessed Oct. 19, 2023].

Okonechnikov K., Golosova O., Fursov M.; the UGENE team. Unipro UGENE: a unified bioinformatics toolkit. *Bioinformatics*. 2012;28(8):1166-1167. DOI: 10.1093/bioinformatics/bts091

Périlleux C., Bouché F., Randoux M., Orman-Ligeza B. Turning meristems into fortresses. *Trends in Plant Science*. 2019;24(5):431-442. DOI: 10.1016/j.tplants.2019.02.004

Phytozome 13. The Plant Genomics Resource: [website]. Available from: https://phytozome-next.jgi.doe.gov [accessed Oct. 19, 2023].

Ryu J.Y., Lee H.J., Seo P.J., Jung J.H., Ahn J.H., Park C.M. The *Arabidopsis* floral repressor *BFT* delays flowering by competing with *FT* for FD binding under high salinity. *Molecular Plant*. 2014;7(2):377-387. DOI: 10.1093/mp/sst114

Ryu J.Y., Park C.M., Seo P.J. The floral repressor *BROTHER OF FT* and *TFL1* (*BFT*) modulates flowering initiation under high salinity in *Arabidopsis*. *Molecules and Cells*. 2011;32(3):295-304. DOI: 10.1007/s10059-011-0112-9

Weigel D., Nilsson O. A developmental switch sufficient for flower initiation in diverse plants. *Nature*. 1995;377(6549):495-500. DOI: 10.1038/377495a0

Yoo S.J., Chung K.S., Jung S.H., Yoo S.Y., Lee J.S., Ahn J.H. *BROTHER OF FT AND TFL1* (*BFT*) has *TFL1*-like activity and functions redundantly with *TFL1* in inflorescence meristem development in *Arabidopsis*. *The Plant Journal*. 2010;63(2):241-253). DOI: 10.1111/j.1365-313X.2010.04234.x

Информация об авторах

Екатерина Александровна Крылова, и. о. старшего научного сотрудника, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44, e.krylova@vir.nw.ru, https://orcid.org/0000-0002-4917-6862

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, руководитель направления «Биология и биотехнология растений», Научно-технологический университет «Сириус», Центр генетики и наук о жизни, 354340 Россия, Краснодарский край, федеральная территория «Сириус», пгт. Сириус, Олимпийский пр., 1, director@vir.nw.ru, https://orcid.org/0000-0002-8470-8254

Information about the authors

Ekaterina A. Krylova, Acting Senior Researcher, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, e.krylova@vir.nw.ru, https://orcid.org/0000-0002-4917-6862

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, Plant Biology and Biotechnology Research Manager, Sirius University of Science and Technology, Research Center of Genetics and Life Sciences, 1 Olimpiysky Ave., Sirius Settlem., Sirius Federal Territory, Krasnodar Territory 354340, 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 04.10.2024; одобрена после рецензирования 14.10.2024; принята к публикации 15.10.2024.
The article was submitted on 04.10.2024; approved after reviewing on 14.10.2024; accepted for publication on 15.10.2024.

ГЕНЕТИКА КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ И ИХ ДИКИХ РОДИЧЕЙ

Научная статья
УДК 634.75:577.2:632.4
DOI: 10.30901/2227-8834-2024-4-150-158

CC BY

Анализ полиморфизма локуса *FaRca1* для выявления устойчивых к *Colletotrichum acutatum* генотипов земляники

А. С. Лыжин, И. В. Лукъянчук

Федеральный научный центр имени И.В. Мичурина, Мичуринск, Россия

Автор, ответственный за переписку: Александр Сергеевич Лыжин, Ranenburzhetc@yandex.ru

Актуальность. Антракнозная гниль плодов (*Colletotrichum acutatum* J.H. Simmonds) – опасное заболевание земляники садовой. Возделывание сортов с генетически детерминированной устойчивостью позволит минимизировать использование химических средств защиты и повысит качество получаемой продукции. Цель исследования – анализ аллельного полиморфизма локуса *FaRca1* у сортов земляники садовой для идентификации перспективных генетических источников устойчивости к антракнозной гнили плодов, вызываемой *C. acutatum*.
Материалы и методы. Объектами исследования являлись 57 сортов земляники садовой (*Fragaria × ananassa* Duch.) генетической коллекции Федерального научного центра (ФНЦ) имени И.В. Мичурина. Идентификацию аллельного состояния локуса *FaRca1* проводили методом анализа кривых плавления с высоким разрешением (high-resolution melting) с использованием праймеров ID3F и ID1R.
Результаты и выводы. У изучаемых сортов земляники локус резистентности *FaRca1* представлен двумя вариантами комбинации аллелей: гомозиготный восприимчивый генотип (АА) и гетерозиготный устойчивый генотип (АВ). Аллель резистентности *FaRca1* (генотип АВ) выявлен у 50,9% сортов земляники. Гомозиготным восприимчивым генотипом (АА) характеризуется 49,1% изучаемых сортов. Сортов с гомозиготным устойчивым генотипом (ВВ) не выявлено. Среди сортов российской селекции доля генотипов с локусом *FaRca1* составила 44,4%, среди зарубежных сортов – 53,8%. Среди генотипов земляники селекции ФНЦ им. И.В. Мичурина аллель *FaRca1* идентифицирован у сортов ‘Урожайная ЦГЛ’, ‘Флора’ и ‘Яркая’. Перспективными генетическими источниками для использования в программах маркер-опосредованной селекции являются сорта, совмещающие в геноме несколько факторов устойчивости: ‘Боровицкая’, ‘Aprica’ (локусы устойчивости к антракнозу *FaRca1* и *Rca2*), ‘Korona’, ‘Ostara’ (локусы устойчивости к антракнозу *FaRca1* и мучнистой росе *08 To-f*), ‘Былинная’ (локусы устойчивости к антракнозу *FaRca1*, мучнистой росе *08 To-f* и фитофторозной корневой гнили *Rpf1*).

Ключевые слова: *Fragaria × ananassa*, молекулярные маркеры, маркер-опосредованная селекция, сорт, устойчивость, антракноз

Благодарности: работа выполнена в рамках государственного задания согласно тематическому плану ФНЦ им. И.В. Мичурина по проекту FGSU-2022-0001 «Провести скрининг генетических ресурсов культурных растений, диких видов и их производных с целью формирования исследовательско-селекционных коллекций садовых культур. Выявить вариабельность экономически важных и селекционно значимых признаков, выделить перспективные для дальнейшего использования генотипы».
Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы.

Для цитирования: Лыжин А.С., Лукъянчук И.В. Анализ полиморфизма локуса *FaRca1* для выявления устойчивых к *Colletotrichum acutatum* генотипов земляники. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2024;185(4):150-158. DOI: 10.30901/2227-8834-2024-4-150-158

© Лыжин А.С., Лукъянчук И.В., 2024

GENETICS OF CULTIVATED PLANTS AND THEIR WILD RELATIVES

Original article
DOI: 10.30901/2227-8834-2024-4-150-158

Analysis of polymorphism at the *FaRca1* locus to identify strawberry genotypes resistant to *Colletotrichum acutatum*

Alexander S. Lyzhin, Irina V. Luk'yanchuk

I.V. Michurin Federal Science Center, Michurinsk, Russia

Corresponding author: Alexander S. Lyzhin, Ranenburzhetc@yandex.ru

Background. Anthracnose fruit rot (AFR), caused by *Colletotrichum acutatum* J.H. Simmonds, is a dangerous disease of strawberry. The employment of cultivars with genetically determined resistance will minimize the use of chemical means of plant protection and increase the produce quality. The objective of the study was to analyze allelic polymorphism at the *FaRca1* locus in strawberry cultivars to identify promising genetic sources of resistance to anthracnose fruit rot caused by *C. acutatum*.
Materials and methods. The materials of this study were 57 strawberry (*Fragaria × ananassa* Duch.) cultivars. The allelic state of the *FaRca1* locus was identified by high-resolution melting analysis (HRM) using the ID3F and ID1R primers.
Results and conclusion. In the studied strawberry cultivars, the *FaRca1* resistance locus was represented by two allelic combinations: homozygous susceptible genotype (AA) and heterozygous resistant genotype (AB). The resistance allele *FaRca1* (genotype AB) was detected in 50.9% of strawberry cultivars. The homozygous susceptible genotype (AA) was characteristic of 49.1% studied strawberry cultivars. There were no strawberry cultivars with a homozygous resistant genotype (BB). Among the Russian strawberry cultivars, the *FaRca1* locus was identified in 44.4% of forms, while among the foreign ones, it was identified in 53.8%. Among the strawberry genotypes developed at the I.V. Michurin Federal Science Center, the *FaRca1* allele was identified in cvs. 'Urozhaynaya CGL', 'Flora' and 'Yarkaya'. Promising genetic sources for marker-assisted breeding are strawberry cultivars combining several resistance factors in the genome: 'Borovitskaya' and 'Aprica' (*FaRca1* and *Rca2* anthracnose resistance loci), 'Korona' and 'Ostara' (*FaRca1* anthracnose resistance locus, and *08 To-f* powdery mildew resistance locus), and 'Bylinnaya' (*FaRca1* anthracnose resistance locus, *08 To-f* powdery mildew resistance locus, and *Rpf1* red stele root rot resistance locus).

Keywords: *Fragaria × ananassa*, molecular markers, marker-assisted breeding, cultivar, resistance, anthracnose

Acknowledgments: the research was performed within the framework of the state task according to the theme plan of the I.V. Michurin Federal Science Center, Project No. FGSU-2022-0001 "To conduct screening among genetic resources of cultivated plants, wild species, and their derivatives in order to form collections of horticultural crops for research and breeding. To identify the variability of traits of economic importance and breeding value, and to identify genotypes promising for further utilization".
The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work.

For citation: Lyzhin A.S., Luk'yanchuk I.V. Analysis of polymorphism at the *FaRca1* locus to identify strawberry genotypes resistant to *Colletotrichum acutatum*. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2024;185(4):150-158. DOI: 10.30901/2227-8834-2024-4-150-158

Введение

Современные сорта земляники наряду с высокой урожайностью и товарно-потребительскими качествами плодов (размер, плотность, вкус, аромат плодов) должны характеризоваться высоким уровнем устойчивости к наиболее распространенным заболеваниям (Whitaker et al., 2020; Marchenko, 2021). Генетически детерминированная устойчивость к патогенам позволит минимизировать использование химических средств защиты при возделывании, снизит затраты и повысит качество получаемой продукции (Gorgitano, Pirilli, 2016). Поэтому устойчивость к болезням – одно из приоритетных направлений селекции сельскохозяйственных культур, в том числе и земляники садовой (Khan et al., 2020; Marchenko, 2021).

Антракноз – одно из наиболее распространенных и опасных заболеваний земляники. Его возбудителями являются три фитопатогенных гриба из рода *Colletotrichum* Corda: *C. acutatum* J.H. Simmonds, *C. fragariae* A.N. Brooks. и *C. gloeosporioides* (Penz.) Penz. & Sacc. (Miller-Butler et al., 2018; Zhang et al., 2020). *C. acutatum* поражает плоды (антракнозная гниль плодов) и корневую систему растений (антракнозный некроз корней) (Wang et al., 2018). *C. gloeosporioides* и *C. fragariae* способны поражать все надземные части растения (Smith, 2008). Потери урожая от поражения растений земляники антракнозом могут достигать 80% (Chen et al., 2020). С 2017 г. видовой комплекс *C. acutatum* (31 вид) внесен в единый перечень карантинных объектов Евразийского экономического союза и на территории России относится к числу ограниченно распространенных патогенов (Kuznetsova et al., 2019).

Сорта земляники отличаются по устойчивости к антракнозу (Smith, 2006; Jacobs et al., 2020), и для идентификации перспективных исходных форм необходим анализ существующего сортимента как с использованием метода искусственного заражения, так и путем прямого анализа генетических факторов, участвующих в формировании устойчивости, с использованием молекулярных маркеров.

Устойчивость земляники к антракнозу детерминирована полигенно (Smith, 2008) с преобладающим влиянием аддитивных генных эффектов (Jacobs et al., 2019), однако к настоящему времени выявлено несколько локусов, вносящих наиболее существенный вклад в формирование устойчивости. Так, устойчивость к *C. acutatum* определяется локусами *FaRCa1* (изоляты 1-й группы патогенности) (Salinas et al., 2019) и *Rca2* (изоляты 2-й группы патогенности) (Lerceteau-Köhler et al., 2005), а устойчивость к *C. gloeosporioides* – локусом *FaRCg1* (Anciro et al., 2018). Кроме того, для отдельных сортов и комбинаций скрещивания выявлены и другие QTL, характеризующиеся меньшим вкладом в формирование устойчивости (Denoyes-Rothan et al., 2004).

Для использования указанных факторов резистентности в программах маркер-опосредованной селекции были разработаны локус-специфичные ДНК-маркеры: STS-Rca2_240 и STS-Rca2_417 – ген *Rca2* (Lerceteau-Köhler et al., 2005), ID3F/ID1R – локус *FaRCa1* (Salinas et al., 2020), TIFY1A и RLK1A – локус *FaRCg1* (Chandra et al., 2021). И если маркеры гена *Rca2* достаточно активно используются для скрининга генетических коллекций и селекционного материала в России (Khrabrov et al., 2021; Lyzhin, Luk'yanchuk, 2023; Keldibekova et al., 2024; Tarasova et al., 2024) и за рубежом (Sturzeanu et al., 2017, 2021; Miller-Butler et al., 2018), то по локусам *FaRCa1* и *FaRCg1* мировая коллекция генетических ресурсов рода *Fragaria* L. практически не изучена, что затрудняет направленный подбор исходных форм и снижает эффективность селекционного процесса.

Целью исследования являлся анализ аллельного полиморфизма локуса *FaRca1* у сортов земляники садовой для идентификации перспективных генетических источников устойчивости к антракнозной гнили плодов, вызываемой *C. acutatum*.

Материалы и методы

Исследования проведены в 2023–2024 гг. Биологическими объектами являлись 57 сортов земляники садовой (*Fragaria × ananassa* Duch.) генетической коллекции Федерального научного центра (ФНЦ) имени И.В. Мичурина, интродуцированных из различных эколого-географических регионов России и мира (табл. 1), в том числе 6 сортов собственной селекции института (ФНЦ им. И.В. Мичурина), 12 сортов других НИИ России, 30 сортов европейской селекции, 5 американских сортов, 3 сорта из Японии и 1 украинский сорт.

Контролем являлись сорта земляники 'Monterey' (гомозиготный восприимчивый генотип) и 'Florida Elyana' (гетерозиготный устойчивый генотип) (Salinas et al., 2020).

Идентификацию аллельного состояния локуса *FaRca1* проводили методом анализа кривых плавления с высоким разрешением (High-Resolution Melting, HRM). Данный метод позволяет обнаруживать полиморфизм в двухцепочечной ДНК путем сравнения профилей кривых плавления амплифицированных фрагментов. Так как анализ проводится с использованием Real-time-амплификатора, то детекцию результатов осуществляют сразу после окончания ПЦР, исключая тем самым необходимость электрофоретического разделения ампликонов, что позволяет существенно сократить время проведения анализа. Были использованы аллель-специфичные праймеры ID3F (5'-TGTTCTGCGAGCCCTCT-3') и ID1R (5'-GTCTGGGTTCTCTAAAAGGAGAGT-3') (Salinas et al., 2020).

Реакционная смесь общим объемом 25 мкл содержала 20 нг геномной ДНК, 2,0 мМ dNTPs, 2,5 мМ $MgCI_2$, 0,2 мМ каждого праймера, 0,2 U HS Taq-полимеразы, 1,5 мМ 10х Taq-буфера ($+(NH_4)_2SO_4$, $-MgCl_2$). В качестве красителя для ПЦР использовался Eva488 (Lumiprobe, Россия) в концентрации 0,3 мМ.

Полимеразную цепную реакцию проводили согласно оптимизированной для используемого оборудования и реактивов программе: начальная денатурация: 95°С – 1 мин; далее 55 циклов: 95°С – 15 с, 63°С – 15 с, 72°С – 15 с; далее 95°С – 1 мин; 40°С – 1 мин. Анализ кривых плавления: при температуре от 65°С до 95°С (шаг 0,5°С).

HRM-анализ проводили с использованием системы амплификации в реальном времени CFX96 Real-Time System (Bio-Rad, США). Графический анализ кривых плавления продуктов амплификации выполняли в программе CFX Manager TM (Bio-Rad, США).

Результаты и обсуждение

Локус *FaRca1* устойчивости к антракнозной гнили плодов у земляники садовой картирован на хромосоме Fvb 6-3 эталонного генома сорта 'Camarosa' и представлен двумя аллельными вариантами: аллель А (восприим-

Таблица 1. Анализируемые сорта земляники садовой
Table 1. The analyzed strawberry cultivars

Сорт / Cultivar	Комбинация скрещивания / Crossing combination	Оригинатор / Originator
'Альфа'	'Фестивальная Ромашка' × 'Сюрприз Олимпиаде'	Федеральный научный селекционно-технологический центр садоводства и питомниководства, Россия
'Берегиня'	'Соловушка' × 'Induka'	
'Боровицкая'	'Надежда' × 'Red Gauntlet'	
'Зенит'	'Senga Sengana' × 'Redcoat'	
'Кокинская Заря'	'Славутич' × 157-7	
'Кубата'	'Кубенская' × 'Holiday'	
'Незнакомка'	Сеянец неизвестного происхождения	
'Сударушка'	'Фестивальная' × 'Roxana'	
'Троицкая'	Нет доступной информации	
'Царица'	'Venta' × 'Red Gauntlet'	
'Ласточка'	922-67 × 'Привлекательная'	Федеральный научный центр имени И.В. Мичурина, Россия
'Привлекательная'	'Рубиновый кулон' × 'Allbritton'	
'Урожайная ЦГЛ'	'Senga Sengana' × 'Redcoat'	
'Фейерверк'		
'Флора'		
'Яркая'		
'Былинная'	'Персиковая' × Сеянец ВИР-228613	Крымская опытно-селекционная станция – филиал Федерального исследовательского центра Всероссийского института генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, Россия
'Царскосельская'	'Павловчанка' × 'Holiday'	Институт агроинженерных и экологических проблем сельскохозяйственного производства, Россия
'Brilla'	Нет доступной информации	CRA-Unità di Ricerca per la Frutticoltura, Италия
'Amy'	Нет доступной информации	Mazzoni Group, Италия
'Antea'	FB6L-3 × 'Onebor'	CIV, Италия
'Aprica'	Нет доступной информации	
'Arosa'	'Marmolada' × 'Chandler'	
'Clery'	'Sweet Charlie' × 'Onebor'	
'Murano'	R6R1-26 × A030-12	
'Quicky'	Нет доступной информации	
'Rubino CIV'	Нет доступной информации	
'Asia'	Нет доступной информации	NEW FRUITS, Италия
'Verona'	Нет доступной информации	Fragolà, Италия

Таблица 1. Окончание
Table 1. The end

Сорт / Cultivar	Комбинация скрещивания / Crossing combination	Оригинатор / Originator
'Korona'	'Tamella' × 'Induka'	PRI, Нидерланды
'Ostara'	'Red Gauntlet' × 'Masherahs Daurernte'	
'Sonata'	'Elsanta' × 'Polka'	
'Vima Tarda'	'Vima Zanta' × 'Vicoda'	Vissers International BV, Нидерланды
'Vima Zanta'	'Elsanta' × 'Korona'	
'Cory'	'Нет доступной информации	VISSERS AMERICA BV, Нидерланды
'Vicoda'	Нет доступной информации	Vissers Aardbeiplanten B.V., Нидерланды
'Kimberly'	'Gorella' × 'Chandler'	GEBR.VISSERS, Нидерланды
'Rumba'	Нет доступной информации	Fresh Forward B.V., Нидерланды
'Salsa'		
'Cabrillo'	Cal 3.149-8 × Cal 5.206-5	University of California, Davis, США
'Portola'	Cal 97.93-7 × Cal 97.209-1	
'Selva'	Cal 70.3-117 × Cal 71.98-605	
'Florence'	['Tioga' × ('Red Gauntlet' × ('Wiltguard' × 'Gorella')] × ('Providence' × self)	MEIOSIS LTD, Великобритания
'Driscoll Jubilee'	50C130 × 19A331	Driscoll's, Великобритания
'Symphony'	'Rhapsody' × 'Holiday'	Mylnefield Research Services Ltd, Великобритания
'Flamenco'	'Evita' × EMR77	East Malling Research Station, Великобритания
'Malwina'	'Sophie' × clone 'Schimmelpfeng, Weihenstefan'	Peter Stoppel, Германия
'Лебёдушка'	Нет доступной информации	Украина
'Troubadour'	61AM68 × US2650	Великобритания
'Red Gauntlet'	('New Jersey 1051' × 'Climax') × ('Climax' × 'New Jersey 1051')	Шотландия
'Karmen'	'Georg Soltwedel' × 'Sparkle'	Чехия
'Maryshka'	Нет доступной информации	
'Marshall'	*F.* × *ananassa* Duch. × св. опыление	США
'Samson'	Нет доступной информации	
'Chamora Turusi'	Нет доступной информации	Япония
'Tokado'	Нет доступной информации	Япония
'Tsunaki'		

чивый) и аллель B (устойчивый) (Salinas et al., 2020). Вклад локуса в фенотипическую дисперсию признака варьировал от 50,7% до 94,3% (Salinas et al, 2019). Различие между аллелями обусловлено наличием InDel, размером 9 пн, расположенного на расстоянии 1478 пн от SNP зонда AX-89838986. В геноме земляники садовой локус *FaRca1* может иметь три варианта комбинации аллелей: AA (гомозиготный восприимчивый), AB (гетерозиготный устойчивый), BB (гомозиготный устойчивый) (Salinas et al., 2020).

В анализируемой выборке сортов земляники выявлены две комбинации аллелей локуса *FaRca1* – AA и AB. Формы с гомозиготным состоянием аллеля резистентности (BB) отсутствуют. Пример идентификации приведен на рисунке, результаты – в таблице 2.

Аллель резистентности *FaRca1* (генотип AB) выявлен у 50,9% изучаемых сортов земляники. При этом из 6 сортов селекции ФНЦ им. И.В. Мичурина он присутствует у 3 генотипов (50,0%), среди сортов других НИИ РФ – у 41,7% (всего среди российских сортов доля генотипов с локусом *FaRca1* составила 44,4%). У изучаемых европейских сортов аллель *FaRca1* идентифицирован у 50,0% генотипов (15 из 30), у сортов американской селекции – у 40,0% (2 из 5). Также аллель резистентности присутствует у всех изучаемых сортов из Японии и Украины. Общее количество зарубежных сортов с идентифицированным аллелем *FaRca1* составило 53,8%. Различия в распространении аллеля резистентности *FaRca1* в выборках отечественных и зарубежных сортов статистически недостоверны (при уровне значимости $p \leq 0,05$ $t_{факт} = 1,7 \leq t_{st} = 4,3$). Полученные результаты свидетельствуют о присутствии аллеля *FaRca1* в географически отдаленных группах сортов земляники, которые, предположительно, унаследовали его от независимых генетических источников.

Необходимо отметить, что генотипы с идентифицированным локусом *FaRca1* наряду с устойчивостью к антракнозной гнили плодов характеризуются устойчивостью к антракнозному некрозу корней (Salinas et al., 2020).

Распространение аллеля резистентности *FaRca1* у сортов и форм земляники изучено недостаточно. Проведенный ранее анализ генетической коллекции рода *Fragaria* из американской национальной коллекции зародышевой плазмы (National Clonal Germplasm Repository, NCGR) показал присутствие аллеля резистентности *FaRca1* у 46,9% образцов (Zurn et al., 2022), что согласуется с полученными нами данными. Среди географических групп образцов земляники коллекции NCGR локус *FaRca1* выявлен у 47,8% американских сортов и форм, 49,1% европейских и 36,7% азиатских генотипов земляники (Zurn et al., 2022). Необходимо отметить, что в данном ис-

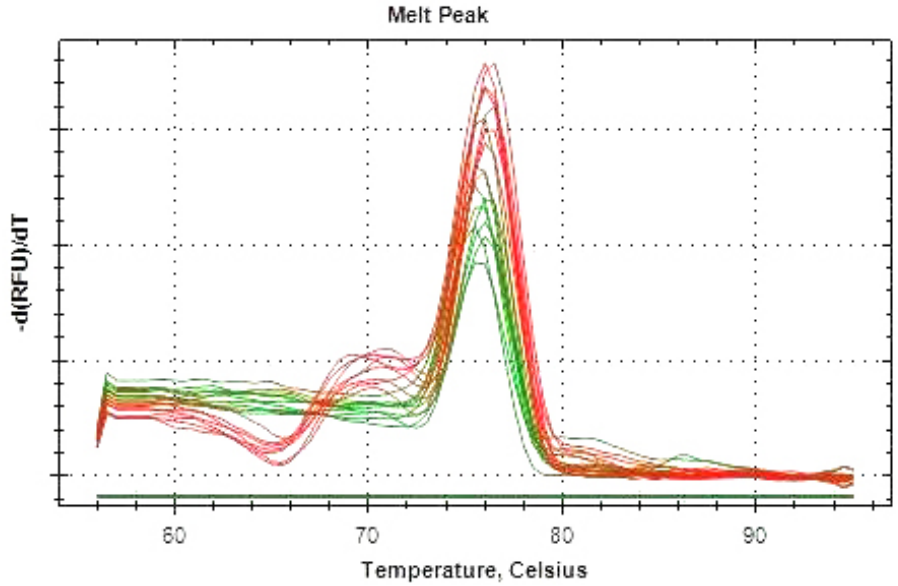


Рисунок. Кривые плавления HRM-маркера ID3F/ID1R (локус *FaRca1*) изучаемых сортов земляники
(зеленый – гомозиготный восприимчивый генотип; красный – гетерозиготный устойчивый генотип)

Figure. Melt curves of the HRM marker ID3F/ID1R (*FaRca1* locus) in the studied strawberry cultivars
(green color denotes the homozygous susceptible genotype; red color denotes the heterozygous resistant genotype)

Таблица 2. Аллельное состояние локуса *FaRca1* у изучаемых сортов земляники садовой
Table 2. Allelic state of the *FaRca1* locus in the studied strawberry cultivars

Гомозиготное (восприимчивый генотип) / Homozygous susceptible genotype	Гетерозиготное (устойчивый генотип) / Heterozygous resistant genotype
'Альфа', 'Берегиня', 'Былинная', 'Кубата', 'Ласточка', 'Привлекательная', 'Сударушка', 'Фейерверк', 'Царица', 'Царскосельская', 'Amy', 'Antea', 'Brilla', 'Cabrillo', 'Cory', 'Flamenco', 'Florence', 'Malwina', 'Portola', 'Quicky', 'Red Gauntlet', 'Rubino CIV', 'Selva', 'Sonata', 'Symphony', 'Troubadour', 'Vima Tarda', 'Vima Zanta'	'Боровицкая', 'Зенит', 'Кокинская заря', 'Лебёдушка', 'Незнакомка', 'Троицкая', 'Урожайная ЦГЛ', 'Флора', 'Яркая', 'Aprica', 'Arosa', 'Asia', 'Chamora Turusi', 'Clery', 'Driscoll Jubilee', 'Karmen', 'Kimberly', 'Korona', 'Marshall', 'Maryshka', 'Murano', 'Ostara', 'Rumba', 'Salsa', 'Samson', 'Tokado', 'Tsunaki', 'Verona', 'Vicoda'

следовании практически отсутствовали формы, полученные в России и СССР (было изучено 9 генотипов, созданных до 60-х гг. прошлого века), а также современные интенсивные европейские сорта, в связи с чем наше исследование является важным этапом генетической характеристики геноплазмы современных сортов и подбора исходных форм для маркер-опосредованной селекции.

Наличие аллеля *FaRca1* у сортов 'Korona' и 'Marshall' подтверждается также литературными данными (Zurn et al., 2022). Кроме того, сорта 'Зенит', 'Урожайная ЦГЛ', 'Флора', 'Яркая', 'Clery', 'Korona' получены с использованием идентифицированных (Salinas et al., 2020; Zurn et al., 2022) носителей аллеля резистентности – сортов 'Senga Sengana', 'Sweet Charlie', 'Induka' (см. табл. 1).

Также необходимо отметить, что сорта 'Берегиня', 'Кубата', 'Царскосельская', 'Sonata', 'Symphony', 'Vima Zanta', также созданные с использованием исходных форм с аллелем *FaRca1*, согласно полученным нами данным HRM-анализа имеют восприимчивый гомозиготный генотип (AA).

Так как устойчивость к антракнозу, вызываемому *C. acutatum*, контролируется полигенно, для достижения стабильной долговременной устойчивости желательно объединение в одном генотипе нескольких генетических детерминант. Помимо локуса *FaRca1*, устойчивость к антракнозу у сортов земляники также контролируется геном *Rca2* (Lerceteau-Köhler et al., 2005). Локус *FaRca1* расположен на LG 6B (Salinas et al., 2019), *Rca2* – на LG 7B (Lerceteau-Köhler et al., 2005; Edger et al., 2018), поэтому их наследование в гибридном потомстве происходит независимо и возможна их комбинация в одном генотипе. Согласно проведенным нами ранее исследованиям, а также литературным данным, в изучаемой коллекции генотипов земляники ген *Rca2* идентифицирован у сортов 'Selva' (Lerceteau-Köhler et al., 2005), 'Боровицкая', 'Сударушка', 'Troubadour' (Lyzhin, Luk'yanchuk, 2021b), 'Aprica' (Lyzhin, Luk'yanchuk, 2021a), 'Malwina' (Keldibekova et al., 2024). Из них 'Selva', 'Сударушка', 'Troubadour' и 'Malwina' имеют гомозиготный восприимчивый генотип по локусу *FaRca1*, а 'Боровицкая' и 'Aprica' – гетерозиготное сочетание аллелей *FaRca1*. Следовательно, сорта 'Боровицкая' и 'Aprica' совмещают в геноме аллели резистентности *FaRca1* и *Rca2* и являются ценными генетическими источниками устойчивости к антракнозу.

Перспективными для селекции генотипами являются также формы, совмещающие в генотипе аллели резистентности к нескольким патогенам. К их числу относятся сорта 'Korona', 'Ostara', которые сочетают аллель резистентности *FaRca1* с локусом устойчивости к мучнистой росе *08 To-f* (Lyzhin, Luk'yanchuk, 2024), а также сорт 'Былинная', характеризующийся наличием трех локусов устойчивости к патогенам – *FaRca1*, *Rpf1* (Lyzhin, Luk'yanchuk, 2022) и *08 To-f* (Lyzhin, Luk'yanchuk, 2024).

Заключение

Таким образом, в результате проведенного HRM-анализа определено аллельное состояние локуса *FaRca1* устойчивости к *C. acutatum*. Гомозиготным восприимчивым генотипом (AA) характеризуется 49,1% изучаемых сортов, гетерозиготным устойчивым генотипом (AB) – 50,9%. Сортов с гомозиготным устойчивым генотипом (BB) не выявлено. Установлено, что аллель резистентности *FaRca1* (генотип AB) присутствует во всех географических группах сортов. Среди генотипов земляники селекции ФНЦ им. И.В. Мичурина аллель *FaRca1* идентифицирован у сортов 'Урожайная ЦГЛ', 'Флора' и 'Яркая'. Перспективными генетическими источниками для использования в программах маркер-опосредованной селекции являются сорта, совмещающие в геноме несколько факторов устойчивости: 'Боровицкая', 'Aprica' (локусы устойчивости к антракнозу *FaRca1* и *Rca2*), 'Korona', 'Ostara' (локусы устойчивости к антракнозу *FaRca1* и мучнистой росе *08 To-f*), 'Былинная' (локусы устойчивости к антракнозу *FaRca1*, мучнистой росе *08 To-f* и фитофторозной корневой гнили *Rpf1*).

References / Литература

Anciro A., Mangandi J., Verma S., Peres N.A., Whitaker V.M., Lee S. *FaRCg1*: a quantitative trait locus conferring resistance to Colletotrichum crown rot caused by *Colletotrichum gloeosporioides* in octoploid strawberry. *Theoretical and Applied Genetics*. 2018;131(2):2167-2177. DOI: 10.1007/s00122-018-3145-z

Chandra S., Oh Y., Han H., Salinas N., Anciro A., Whitaker V.M. et al. Comparative transcriptome analysis to identify candidate genes for *FaRCg1* conferring resistance against *Colletotrichum gloeosporioides* in cultivated strawberry (*Fragaria × ananassa*). *Frontiers in Genetics*. 2021;12:730444. DOI: 10.3389/fgene.2021.730444

Chen X.Y., Dai D.J., Zhao S.F., Shen Y., Wang H.D., Zhang C.Q. Genetic diversity of *Colletotrichum* spp. causing strawberry anthracnose in Zhejiang, China. *Plant Disease*. 2020:104(5);1351-1357. DOI: 10.1094/PDIS-09-19-2026-RE

Denoyes-Rothan B., Lerceteau-Köhler E., Guérin G., Bosseur S., Bariac J., Martin E. et al. QTL analysis for resistance to *Colletotrichum acutatum* and *Phytophthora cactorum* in octoploid strawberry (*Fragaria × ananassa*). *Acta Horticulturae*. 2004;663:147-152. DOI: 10.17660/ActaHortic.2004.663.19

Edger P.P., Van Buren R., Colle M., Poorten T.J., Wai C.M., Niederhuth C.E. et al. Single-molecule sequencing and optical mapping yields an improved genome of woodland strawberry (*Fragaria vesca*) with chromosome-scale contiguity. *GigaScience*. 2018;7(2):gix124. DOI: 10.1093/gigascience/gix124

Gorgitano M.T., Pirilli M. Life cycle economic and environmental assessment for a greening agriculture. *Quality – Access to Success*. 2016;17 Suppl 1:181-185.

Jacobs R.L., Adhikari T.B., Pattison J., Yencho G.C., Fernandez G.E., Louws F.J. Assessing rate-reducing foliar resistance to anthracnose crown rot and fruit rot in strawberry. *Plant Disease*. 2020;104(2):398-407. DOI: 10.1094/PDIS-04-19-0687-RE

Jacobs R.L., Adhikari T.B., Pattison J., Yencho G.C., Fernandez G.E., Louws F.J. Inheritance of resistance to *Colletotrichum gloeosporioides* and *C. acutatum* in strawberry. *Phytopathology*. 2019;109(3):428-435. DOI: 10.1094/PHYTO-08-18-0283-R

Keldibekova M., Bezlepkina E., Zubkova M., Dolzhikova M. DNA-screening of strawberry cultivars and hybrids (*Fragaria ananassa* Duch.) for resistance to fungal diseases. *Pakistan Journal of Botany*. 2024;56(2):29. DOI: 10.30848/PJB2024-2(29)

Keldibekova M.A., Zubkova M.I. Analysis of *Fragaria ananassa* Duch. cultivars by *Rca2* and *Rpf1* genes using DNA markers. *Taurida Herald of the Agrarian Sciences*. 2023;3(35):103-109. [in Russian] (Келдибекова М.А., Зубкова М.И. Анализ сортов земляники садовой (*Fragaria ananassa* Duch.) по генам *Rca2* и *Rpf1* с применением ДНК-маркеров.

Таврический вестник аграрной науки. 2023;3(35):103-109). DOI: 10.5281/zenodo.10135427

Khan A.H., Hassan M., Khan M.N. Conventional plant breeding program for disease resistance. In: I. Ul Haq, S. Ijaz (eds). *Sustainability in Plant and Crop Protection. Vol. 13. Plant Disease Management Strategies for Sustainable Agriculture through Traditional and Modern Approaches*. Cham: Springer; 2020. p.27-51. DOI: 10.1007/978-3-030-35955-3_3

Khrabrov I.E., Antonova O.Yu., Shapovalov M.I., Semenova L.G. Molecular screening of the VIR strawberry varieties collection for the presence of a marker for the anthracnose black rot resistance gene *Rca2*. *Plant Biotechnology and Breeding*. 2021;4(4):15-24. [in Russian] (Храбров И.Э., Антонова О.Ю., Шаповалов М.И., Семенова Л.Г. Молекулярный скрининг сортовой коллекции земляники ВИР на наличие маркера гена устойчивости к антракнозной черной гнили *Rca2*. *Биотехнология и селекция растений*. 2021;4(4):15-24). DOI: 10.30901/2658-6266-2021-4-o3

Kuznetsova A.A., Kopina M.B., Golovin S.E. Intraspecific difference of the *Colletotrichum acutatum* Simmonds complex on fruit and small fruit crops. *Pomiculture and Small Fruits Culture in Russia*. 2019;56:142-147. [in Russian] (Кузнецова А.А., Копина М.Б., Головин С.Е. Внутривидовое различие комплекса *Colletotrichum acutatum* Simmonds на плодовых и ягодных культурах. *Плодоводство и ягодоводство России*. 2019;56:142-147). DOI: 10.31676/2073-4948-2019-56-142-147

Lerceteau-Köhler E., Guérin G., Denoyes-Rothan B. Identification of SCAR markers linked to *Rca2* anthracnose resistance gene and their assessment in strawberry germ plasm. *Theoretical and Applied Genetics*. 2005;111(5):862-870. DOI: 10.1007/s00122-005-0008-1

Lyzhin A., Luk'yanchuk I. Assessment of strawberry varieties by anthracnose resistance gene. *BIO Web of Conferences*. 2021a;34:02007. DOI: 10.1051/bioconf/20213402007

Lyzhin A., Luk'yanchuk I. Marker-assisted screening of promising forms in the strawberry breeding. *E3S Web of Conferences*. 2021b;254:03002. DOI: 10.1051/e3sconf/202125403002

Lyzhin A.S., Luk'yanchuk I.V. Analysis of the inheritance of the marker SCAR-R1A, linked to the *Rpf1* red stele root rot resistance gene, in strawberry hybrid progeny. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2022;183(1):208-213. [in Russian] (Лыжин А.С., Лукъянчук И.В. Анализ наследования маркера SCAR-R1A, сцепленного с геном *Rpf1* устойчивости к фитофторозной корневой гнили, в гибридном потомстве земляники. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2022;183(1):208-213). DOI: 10.30901/2227-8834-2022-1-208-213

Lyzhin A.S., Luk'yanchuk I.V. Inheritance of anthracnose resistance determined by the dominant *Rca2* gene in strawberry hybrid progeny. *Taurida Herald of the Agrarian Sciences*. 2023;3(35):137-144. [in Russian] (Лыжин А.С., Лукъянчук И.В. Наследование устойчивости к антракнозу, детерминируемой доминантным геном *Rca2*, в гибридном потомстве земляники садовой. *Таврический вестник аграрной науки*. 2023;3(35):137-144). DOI: 10.5281/zenodo.10141405

Lyzhin A.S., Luk'yanchuk I.V. Study of a genetic collection of strawberry (*Fragaria* L.) for resistance to powdery mildew. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2024;28(2):166-174. DOI: 10.18699/vjgb-24-19

Marchenko L.A. Research methods and ways in strawberry breeding problems solution (analytical review). *The Bulletin of KrasGAU*. 2021;9(174):59-68. [in Russian] (Марченко Л.А. Методы и способы исследований для решения задач селекции земляники садовой (аналитический обзор). *Вестник КрасГАУ*. 2021;9(174):59-68). DOI: 10.36718/1819-4036-2021-9-59-68

Miller-Butler M.A., Smith B.J., Babiker E.M., Kreiser B.R., Blythe E.K. Comparison of whole plant and detached leaf screening techniques for identifying anthracnose resistance in strawberry plants. *Plant Disease*. 2018;102(11):2112-2119. DOI: 10.1094/PDIS-08-17-1138-RE

Salinas N., Fan Z., Peres N., Lee S., Whitaker V.M. *FaRCa1* confers moderate resistance to the root necrosis form of strawberry anthracnose caused by *Colletotrichum acutatum*. *HortScience*. 2020;55(5):693-698. DOI: 10.21273/HORTSCI14807-20

Salinas N., Verma S., Peres N., Whitaker V.M. *FaRCa1*: a major subgenome-specific locus conferring resistance to *Colletotrichum acutatum* in strawberry. *Theoretical and Applied Genetics*. 2019;132(4):1109-1120. DOI: 10.1007/s00122-018-3263-7

Smith B.J. Epidemiology and pathology of strawberry anthracnose: a North American perspective *HortScience*. 2008;43(1):69-73. DOI: 10.21273/HORTSCI.43.1.69

Smith B.J. USDA-ARS strawberry anthracnose resistance breeding program. *Acta Horticulturae*. 2006;708:463-470. DOI: 10.17660/ActaHortic.2006.708.82

Sturzeanu M., Calinescu M., Fralova L., Klakotskaya N., Ancu I., Sumedrea M. et al. Assessing some strawberry genotypes used in breeding programme for increasing resistance to diseases. *Fruit Growing Research*. 2017;33:29-34.

Sturzeanu M., Ciuca M., Cristina D., Turcu A.G. Use of RAPD and SCAR markers for identification of strawberry genotypes with red stele resistance genes *Rpf1* and fruit rot resistance genes *Rca2* in the hybrid progenies. *Acta Horticulturae*. 2021;1309:93-100. DOI: 10.17660/ActaHortic.2021.1309.15

Tarasova E.V., Kapitova I.A., Andronova N.V. Identification of the allelic state of the *Rca2* gene for resistance to anthracnose and determination of genetic relatedness in garden strawberry genotypes. *Horticulture and Viticulture*. 2024;(1):5-11. [in Russian] (Тарасова Е.В., Капитова И.А., Андронова Н.В. Идентификация аллельного состояния гена *Rca2* устойчивости к антракнозу и определение генетического сходства у генотипов земляники садовой. *Садоводство и виноградарство*. 2024;(1):5-11). DOI: 10.31676/0235-2591-2024-1-5-11

Wang N.Y., Forcelini B.B., Peres N.A. Anthracnose fruit and root necrosis of strawberry are caused by a dominant species within the *Colletotrichum acutatum* species complex in the United States. *Phytopathology*. 2019;109(7):1293-1301. DOI: 10.1094/PHYTO-12-18-0454-R

Whitaker V.M., Knapp S.J., Hardigan M.A., Edger P.P., Slovin J.P., Bassil N.V. et al. A roadmap for research in octoploid strawberry. *Horticulture Research*. 2020;7:33. DOI: 10.1038/s41438-020-0252-1

Zhang L., Song L., Xu X., Zou X., Duan K., Gao Q. Characterization and fungicide sensitivity of *Colletotrichum* species causing strawberry anthracnose in Eastern China. *Plant Disease*. 2020;104(7):1960-1968. DOI: 10.1094/PDIS-10-19-2241-RE

Zurn J.D., Hummer K.E., Bassil N.V. Exploring the diversity and genetic structure of the US National Cultivated Strawberry Collection. *Horticulture Research*. 2022;9:uhac125. DOI: 10.1093/hr/uhac125

Информация об авторах

Александр Сергеевич Лыжин, кандидат сельскохозяйственных наук, ведущий научный сотрудник, Федеральный научный центр имени И.В. Мичурина, 393774 Россия, Тамбовская область, Мичуринск, ул. Мичурина, 30, Ranenburzhetc@yandex.ru, https://orcid.org/0000-0001-9770-8731

Ирина Васильевна Лукъянчук, кандидат сельскохозяйственных наук, ведущий научный сотрудник, Федеральный научный центр имени И.В. Мичурина, 393774 Россия, Тамбовская область, Мичуринск, ул. Мичурина, 30, irina.lk2011@yandex.ru, https://orcid.org/0000-0003-1626-840X

Information about the authors

Alexander S. Lyzhin, Cand. Sci. (Agriculture), Leading Researcher, I.V. Michurin Federal Science Center, 30 Michurina St., Michurinsk, Tambov Province 393774, Russia, Ranenburzhetc@yandex.ru, https://orcid.org/0000-0001-9770-8731

Irina V. Luk'yanchuk, Cand. Sci. (Agriculture), Leading Researcher, I.V. Michurin Federal Science Center, 30 Michurina St., Michurinsk, Tambov Province 393774, Russia, irina.lk2011@yandex.ru, https://orcid.org/0000-0003-1626-840X

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 30.05.2024; одобрена после рецензирования 23.09.2024; принята к публикации 03.12.2024.
The article was submitted on 30.05.2024; approved after reviewing on 23.09.2024; accepted for publication on 03.12.2024.

ОТЕЧЕСТВЕННАЯ СЕЛЕКЦИЯ НА СОВРЕМЕННОМ ЭТАПЕ

Научная статья
УДК 631.527:634.21
DOI: 10.30901/2227-8834-2024-4-159-166

CC BY

Районированные сорта абрикоса в Челябинской области

Ф. М. Гасымов

Уральский федеральный аграрный научно-исследовательский центр Уральского отделения Российской академии наук, Екатеринбург, Россия

Автор, ответственный за переписку: Фирудин Мамедага оглы Гасымов, lstpk@mail.ru

Актуальность. Для промышленного региона, где тяжелый труд, вредные выбросы предприятий негативно влияют на здоровье человека, нужно полноценное качественное питание, богатое витаминами. Плоды абрикоса, отличаясь высокой пищевой ценностью, богатым химическим составом и витаминностью, считаются одними из наиболее полезных для организма человека. Их употребляют в свежем виде, при изготовлении соков, компотов, варенья, джемов, цукатов, сухофруктов. Одним из путей для удовлетворения потребности населения в свежих плодах является создание местных сортов этой культуры.
Материалы и методы. Объектом исследований служили местные и интродуцированные сорта абрикоса 2008–2009 гг. посадки. Оценка сортов по зимостойкости, урожайности за 2020–2023 гг. проведена в соответствии с общепринятыми методиками. Статистическую обработку выполняли методом дисперсионного анализа с использованием Microsoft Excel.
Результаты и заключение. В статье анализируются результаты исследований по селекции и сортоизучению абрикоса в условиях Челябинской области. В рамках реализации селекционной программы по улучшению сортимента абрикоса на Южном Урале дана оценка селекционного материала и сортов, имеющихся в коллекции Южно-Уральского НИИ садоводства и картофелеводства – филиала УрФАНИЦ УрО РАН по зимостойкости и урожайности. В результате селекционной работы новые высокоадаптивные сорта абрикоса ‘Уралец’ и ‘Призер’ включены в Государственный реестр селекционных достижений в 2022 и 2023 г. соответственно. Экономические показатели новых районированных сортов абрикоса (уровень рентабельности – 220,2% у сорта ‘Уралец’ и 233,9% у сорта ‘Призер’) свидетельствуют об их пригодности для выращивания как в промышленном, так и любительском садоводстве Челябинской области.

Ключевые слова: сортоизучение, зимостойкость, урожайность, качество плодов, экономическая эффективность

Благодарности: работа проведена на базе Южно-Уральского НИИ садоводства и картофелеводства – филиала УрФАНИЦ УрО РАН в рамках выполнения государственного задания Минобрнауки по теме № 0532-2021-0008 «Создание конкурентоспособных, высокоурожайных сортов зерновых, зернобобовых, кормовых, плодово-ягодных культур и картофеля мирового уровня на основе перспективных генетических ресурсов, устойчивых к био- и абиотическим факторам».
Автор благодарит рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы.

Для цитирования: Гасымов Ф.М. Районированные сорта абрикоса в Челябинской области. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2024;185(4):159-166. DOI: 10.30901/2227-8834-2024-4-159-166

© Гасымов Ф.М., 2024

DOMESTIC PLANT BREEDING AT THE PRESENT STAGE

Original article
DOI: 10.30901/2227-8834-2024-4-159-166

Apricot cultivars approved for production in Chelyabinsk Province

Firudin M. Gasymov

Ural Federal Agrarian Research Center of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Yekaterinburg, Russia

Corresponding author: Firudin M. Gasymov, lstpk@mail.ru

Background. The life in an industrial region, with hard labor and harmful emissions from enterprises, is far from healthy, so high-quality and vitamin-rich diets are needed. Apricot fruits are considered among the most beneficial for human health, due to their high nutritional value, rich biochemical composition, and diverse vitamin content. They are consumed fresh or processed into juices, fruit drinks, jams, candies or dried fruits. One of the ways to meet the demand for fresh fruits is to introduce apricot cultivars adapted to local conditions.
Materials and methods. The study was targeted at local and introduced apricot cultivars planted in 2008–2009. Conventional methods were applied to assess them for winter hardiness and yield in 2020–2023. The analysis of variance with Microsoft Excel was used for statistical processing of the results.
Results and conclusion. The results of apricot breeding and variety studies under the conditions of Chelyabinsk Province are analyzed. In the framework of the apricot breeding program launched in the Southern Urals, the breeding sources and cultivars from the collection of the South Ural Research Institute of Horticulture and Potato Growing were tested to assess their winter hardiness and yield potential. As a result of breeding efforts, new adaptable apricot cultivars 'Uralets' and 'Prizer' were released and included in the State Register for Selection Achievements Admitted for Usage in 2022 and 2023, respectively. The economic indicators of these cultivars (profitability ratios are 220.2% for 'Uralets' and 233.9% for 'Prizer') witness to their suitability for both commercial and amateur cultivation in Chelyabinsk Province.

Keywords: trials, hardiness, yield, fruit quality, economic efficiency

Acknowledgements: the work was carried out at the South Ural Research Institute of Horticulture and Potato Growing, branch of the Ural Federal Agrarian Research Center of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, within the framework of the state task delegated by the Ministry of Science and Higher Education, Project No. 0532-2021-0008 "Development of competitive, high-yielding cultivars of cereals, legumes, fodder, fruit and berry crops, and potatoes of the worldwide level based on promising genetic resources resistant to bio- and abiotic factors".
The author thanks the reviewers for their contribution to the peer review of this work.

For citation: Gasymov F.M. Apricot cultivars approved for production in Chelyabinsk Province. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2024;185(4):159-166. DOI: 10.30901/2227-8834-2024-4-159-166

Введение

Возможности выведения новых, более ценных и стойких сортов далеко не исчерпаны работами И. В. Мичурина и его последователей. Каждый год селекционеры получают новые и более адаптивные к условиям произрастания сорта, превосходящие своих предшественников как по зимостойкости, так и по качеству плодов (Avdeev, 2014; Beskopyl'naya et al., 2020; Guseva, Vasileva, 2023; Mikhailichenko, Yudaeva, 2023).

Абрикос (*Prunus armeniaca* L.) является интродуцированной культурой для Челябинской области. В дикорастущем виде на Урале он не встречается, поэтому до недавнего времени отсутствовал в культуре. Планомерная научно-исследовательская работа по внедрению абрикоса в Челябинской области началась в 1931 г. с момента организации Челябинской плодоовощной опытной станции имени И. В. Мичурина (Falkenberg, Kozhemyakin, 2000). За период работы подобран сортимент абрикоса для Южного Урала, разработаны основные агротехнические приемы его возделывания в регионе. На данный момент абрикос в садах уже не является редкостью и привлекает все большее внимание садоводов Челябинской области. По вкусу плодов его вполне можно считать лучшей плодовой породой Урало-Сибирского региона. Абрикос также ценится за скороплодность: однолетние саженцы при хорошем уходе на третий год начинают плодоношение. Благодаря успешной работе южно-уральских селекционеров абрикос становится востребованным и в Уральском регионе в целом (Rayevskiy, Vasiliev, 2022). В производстве фруктов только путем использования высокопродуктивных и высокозимостойких сортов местной селекции можно решать проблемы импортозамещения (Slepneva, 2018).

В настоящее время для выращивания в Уральском регионе предлагается много хороших сортов абрикоса, однако не все они достаточно адаптивны к почвенно-климатическим условиям региона. В первую очередь проходит выбраковка по зимостойкости, многие интродуцированные сорта в Челябинской области плодоносят нерегулярно из-за подмерзания цветковых почек в зимний период, а некоторые полностью вымерзают в суровые зимы. Поэтому создание местных сортов абрикоса, выделение среди интродуцированных сортов, способных расти и ежегодно плодоносить в условиях Уральского региона, – актуальная задача аграрной науки.

Цель исследований – выделить сорта абрикоса, пригодные для внедрения в Челябинской области, с улучшенными потребительскими качествами плодов и превосходящие по адаптивности лучшие образцы районированного сортимента.

Условия, материалы и методы

Научно-исследовательская работа по селекции и сортоизучению абрикоса выполнена на базе Южно-Уральского научно-исследовательского института садоводства и картофелеводства (ЮУНИИСК) – филиала Уральского федерального аграрного научно-исследовательского центра Уральского отделения Российской академии наук (г. Челябинск) с использованием общепринятых методик (Sedov, 1995; Sedov, Ogoltsova, 1999). Объектом исследований выступали сорта, отборные и элитные формы абрикоса различного происхождения 2008–2009 гг. посадки. Схема посадки деревьев абрикоса в коллекции – 4 × 2 м.

В настоящее время на экспериментальной базе института сохраняются 78 образцов абрикоса, в том числе: 2 донора хозяйственно ценных признаков, 4 элитных и 36 отборных форм этой культуры, представляющих ценный фонд для создания местных зимостойких, хозяйственно ценных сортов.

В Государственный реестр селекционных достижений, допущенных к использованию, по Уральскому региону в настоящее время включены шесть сортов абрикоса, и все шесть (100%) – сорта селекции ЮУНИИСК: 'Челябинский Ранний', 'Кичигинский', 'Пикантный' (районированы в 1999 г.), 'Снежинский' (2000), 'Уралец' (2022) (Makarenko et al., 2022) и 'Призер' (2023).

Для выделения генотипов, обладающих комплексом ценных признаков, в ходе селекционного процесса проводили сопутствующие фенологические наблюдения, учитывали зимостойкость, скороплодность, устойчивость к фитопатогенам и продуктивность плодовых деревьев. Урожайность, зимостойкость генеративных почек и устойчивость цветков к заморозкам изучали в 2020–2023 гг. Минимальная температура воздуха в зимний период в 2021 г. достигала 37°С, в 2020 и 2022 г. – 35°С, а в 2023 г. – 34°С ниже нуля. В 2020 г. в конце февраля – начале марта наблюдались оттепели +5…8°С, затем были морозы до минус 17°С. В 2023 г. весной во время цветения наблюдались заморозки минус 3–5°С.

Оценку биохимических показателей плодов абрикоса проводили в отделе инструментальных исследований ЮУНИИСК. Применяемые методы: рефрактометрический метод определения растворимых сухих веществ – ГОСТ 28562-90 (GOST 28562-90…, 2010); метод определения титруемой кислотности – ГОСТ 25555.0-82 (GOST 25555.0-82…, 2010); определения сахаров – GOST 8756.13-87 (ГОСТ 8756.13-87…, 2010); йодатный метод определения витамина С (Pleshkov, 1985).

Математическая обработка данных выполнена методом дисперсионного анализа (Dospekhov, 1985).

Результаты исследований

Сорта абрикоса местной селекции выгодно отличаются исключительной зимостойкостью и высокой продуктивностью, а новые сорта ('Призер' и 'Уралец') еще и повышенными вкусовыми качествами плодов (Gasymov, 2018).

Сорт абрикоса 'Уралец', среднего срока созревания, получен от свободного опыления сорта 'Кичигинский'. Представляет собой раскидистое дерево высотой 4 м, диаметр кроны – 3 м. В плодоношение вступает на четвертый год. Отличается высокой продуктивностью (до 25 кг/дер.). Плоды массой 17 г, округлой формы. Основная окраска желтая, покровная окраска красная, занимает 25% поверхности плода. Вкус плодов сладкий, без горечи, 4,7 балла. Сорт зимо- и морозоустойчивый, слабо поражается грибными инфекциями и вредителями.

Сорт 'Призер' получен от свободного опыления сорта 'Кичигинский'. Среднерослое дерево с раскидистой кроной, средней густоты и облиственности. Плоды средней массой 18 г, максимальной – до 25 г, округлые. Основная окраска кожицы желтая, покровная красная, в виде маленьких точек. Мякоть светло-оранжевая, нежная. Внешний вид плодов оценивается на 4,5 балла, вкус – 4,5 балла. Сорт универсального назначения, со средним сроком цветения и созревания. В плодоношение вступает на 4-й год после посадки однолетними саженцами. Морозо-

стойкость высокая, деревья выдерживают морозы минус 40°С. Грибными болезнями и вредителями поражается слабо.

При биохимическом анализе установлено, что новые сорта абрикоса-'Уралец' и 'Призер' по содержанию общего сахара в плодах заметно превосходят другие районированные в Уральском регионе сорта абрикоса (табл. 1).

В плодах новых сортов абрикоса содержание витамина С больше (11,9% у сорта 'Призер', 10,5% у сорта 'Уралец'), чем у других исследуемых сортов.

Многолетними наблюдениями установлено, что зимостойкость и урожайность абрикоса имеют существенные различия в зависимости от сорта и региона его происхождения. В наших исследованиях высокой устойчивостью к подмерзанию генеративных почек обладали местные сорта абрикоса 'Пикантный', 'Снежинский', 'Уралец', 'Призер', 'Огни Челябинска', 'Бредининский' и 'Кичигинский', которые в зависимости от погодных условий имели 0,1–0,5 балла подмерзаний цветковых почек (табл. 2).

Таблица 1. Биохимический состав плодов сортов абрикоса, районированных в Уральском регионе
Table 1. Biochemical composition of fruits of the apricot cultivars approved for production in the Urals

Сорта	Анализируемый показатель			
	Растворимые сухие вещества, %	Сахара общие, %	Витамин С, мг/10 0г	Титруемая кислотность, %
'Уралец'	14,8	10,2	10,5	2,3
'Призер'	15,1	9,7	11,9	3,0
'Снежинский'	12,5	7,7	7,9	2,2
'Кичигинский' (контроль)	12,5	6,3	9,2	2,4
'Челябинский Ранний'	12,1	6,2	8,2	3,0
'Пикантный'	11,3	6,0	7,7	3,2

Таблица 2. Степень подмерзания цветковых почек сортов абрикоса за 2020–2023 гг. в условиях Челябинска
Table 2. The degrees of fruit bud freezing recorded for apricot cultivars in 2020–2023 under the conditions of Chelyabinsk

Сорт	Регион происхождения	Общая степень подмерзания цветковых почек, в баллах				Среднее за 4 года
		Годы исследований				
		2020	2021	2022	2023	
		Минимальные температуры воздуха в зимний период				
		–35°С	–37°С	–35°С	–34°С	
'Пикантный'	Челябинск	0,3	0,2	0,1	0,5	0,3
'Снежинский'	Челябинск	0,3	0,2	0,1	0,5	0,3
'Уралец'	Челябинск	0,3	0,2	0,1	0,5	0,3
'Призер'	Челябинск	0,3	0,2	0,1	0,5	0,3
'Огни Челябинска'	Челябинск	0,4	0,2	0,1	0,5	0,3
'Бредининский'	Челябинск	0,4	0,2	0,1	0,5	0,3
'Кичигинский' (контроль)	Челябинск	0,5	0,2	0,1	0,5	0,3
6-84	Челябинск	0,4	0,5	0,1	0,5	0,4
'Бархатный'	Челябинск	0,7	0,6	0,9	0,8	0,8
'Хабаровский'	Хабаровск	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0
'Кралина'	Иркутск	1,0	1,3	1,2	1,0	1,1
'Королевский'	Хабаровск	1,2	1,3	1,0	1,0	1,1

Таблица 2. Окончание
Table 2. The end

Сорт	Регион происхождения	Общая степень подмерзания цветковых почек, в баллах				Среднее за 4 года
		Годы исследований				
		2020	2021	2022	2023	
		Минимальные температуры воздуха в зимний период				
		–35°C	–37°C	–35°C	–34°C	
‘Амур’	Хабаровск	1,4	1,3	1,3	1,5	1,4
‘Академик’	Хабаровск	1,5	1,5	1,3	1,5	1,5
‘Персиковый’	Хабаровск	1,5	1,9	1,5	1,5	1,6
‘Мичуринский № 22’	Мичуринск	1,5	2,0	2,0	1,5	1,8

Сорта из регионов Дальнего Востока и средней полосы России оказались менее зимостойкими, имея 1,5–2 балла подмерзаний цветковых почек.

Установлено, что существующий стандартный сортимент абрикоса в основном хорошо переносит уральские зимы. Исключение составляют интродуцированные сорта (‘Хабаровский’, ‘Королевский’, ‘Академик’, ‘Кралина’, ‘Амур’, ‘Персиковый’, ‘Мичуринский № 22’), в насаждениях которых в отдельные годы обнаруживаются подмерзания цветковых почек до 2 баллов. В то же время эти сорта выделяются вкусовыми качествами плодов и крупноплодностью. У сортов ‘Академик’, ‘Хабаровский’ и ‘Королевский’ масса плодов иногда доходит до 60 г. Эти сорта широко используются нами в гибридизации для получения крупноплодных гибридов. Кроме того, если учитывать, что идет изменение климата, – по данным А. А. Васильева, на Южном Урале «повышение температуры воздуха в период вегетации составило за последние 55 лет 1,49°C» (Vasiliev et al., 2023, с. 27) – именно такие сорта будут в большей степени пригодными для выращивания в условиях Уральского региона.

В то же время сортовые различия по продуктивности также существенны. ‘Огни Челябинска’, ‘Брединский’, ‘Призер’, ‘Пикантный’, ‘Снежинский’ в четыре с лишним раза продуктивнее, чем ‘Кралина’, ‘Амур’, ‘Персиковый’ и ‘Мичуринский № 22’ (табл. 3).

Важнейшим экономически значимым признаком плодовых культур является скороплодность сорта, особенно при закладке промышленных садов, которые требуют финансовых вложений на протяжении 6–7 лет до начала плодоношения. Большинство уральских сортов скороплодны, при хорошем уходе они начинают плодоносить на третий год после посадки.

Местные сорта абрикоса также отличаются высокой экономической эффективностью: при реализации плодов по цене 30 рублей за килограмм рентабельность валовой продукции с 1 га насаждений за последние годы составила от 131,8 до 271,1% (табл. 4).

Интродуцированные сорта ‘Мичуринский № 22’, ‘Персиковый’, ‘Амур’ и ‘Кралина’ оказались нерентабельными в условиях Южного Урала.

Хорошие урожаи абрикоса выращиваются садоводами-любителями в коллективных и приусадебных садах Челябинска и Магнитогорска. Но по внедрению абрикоса в области сделаны пока еще только первые шаги. Министерство сельского хозяйства Челябинской области уделяет большое внимание делу развития садоводства в регионе, выделяется субсидия для закладки промышленных садов. В результате в хозяйстве «Григорьевские сады» в Каслинском районе Челябинской области заложен первый производственный сад, где площадь уральских сортов абрикоса составляет 4 га.

Таблица 3. Продуктивность сортов абрикоса за 2020–2023 гг. в условиях Челябинска
Table 3. Yields of apricot cultivars in 2020–2023 under the conditions of Chelyabinsk

Сорта	Продуктивность по годам исследований, кг/дер.				Среднее за 4 года, кг/дер.
	2020	2021	2022	2023	
‘Огни Челябинска’	15,6	30,2	35,4	7,2	22,1
‘Брединский’	16,3	28,7	30,1	8,5	20,9
‘Призер’	20,1	25,3	28,8	5,3	19,7
‘Пикантный’	19,2	24,6	25,2	4,2	19,7
‘Снежинский’	22,1	26,4	23,4	5,5	19,4
‘Уралец’	22,3	28,5	19,1	4,2	18,5
‘Кичигинский’ (контроль)	19,5	22,7	25,1	5,2	18,1
Отбор 6-84	13,5	27,1	26,3	5,3	16,9

Таблица 3. Окончание
Table 3. The end

Сорта	Продуктивность по годам исследований, кг/дер.				Среднее за 4 года, кг/дер.
	2020	2021	2022	2023	
‘Челябинский ранний’	21,6	19,4	20,4	4,4	16,5
‘Бархатный’	18,4	15,8	20,6	2,3	14,3
‘Медовый’	15,3	18,2	17,5	2,1	13,6
‘Хабаровский’	17,3	5,2	19,3	3,1	11,2
‘Королевский’	5,1	9,4	25,2	4,3	10,7
‘Академик’	5,5	10,6	20,2	4,5	10,2
‘Кралина’	2,3	12,5	5,6	1,5	5,5
‘Амур’	1,2	1,5	15,8	1,2	4,9
‘Персиковый’	3,2	10,1	1,2	1	3,9
‘Мичуринский № 22’	7,4	4,3	3,1	0	3,7
$НСР_{05}$ =	1,12	1,26	1,93	0,60	

Таблица 4. **Экономическая эффективность возделывания сортов абрикоса селекции ЮУНИИСК – филиала УрФАНИЦ УрО РАН и других НИУ за 2020–2023 гг.** (схема посадки – 4 × 2 м)
Table 4. **Economic efficiency of the apricot cultivars developed at the South Ural Research Institute of Horticulture and Potato Growing and other research centers, calculated for 2020–2023** (planting scheme: 4 × 2 m)

Сорт	Урожайность средняя за 4 года, т/га	Стоимость урожая с 1 га, тыс. руб.	Себестоимость полная (1 га) продукции, тыс. руб.	Чистый доход с 1 га, тыс. руб.	Рентабельность, %
‘Огни Челябинска’	12,2	243,1	65,5	177,6	271,1
‘Брединский’	11,5	229,9	65,4	164,5	251,6
‘Пикантный’	10,8	216,7	64,5	152,2	235,8
‘Призер’	10,8	216,7	64,9	151,8	233,9
‘Снежинский’	10,7	213,4	64,4	148,0	231,3
‘Кичигинский’ (контроль)	10,0	199,1	61,2	137,9	225,2
‘Уралец’	10,2	203,5	63,6	139,9	220,2
Отбор 6-84	9,3	185,9	59,3	126,6	213,7
‘Челябинский ранний’	9,1	181,5	59,9	121,6	203,1
‘Бархатный’	7,9	157,3	52,9	104,4	197,4
‘Медовый’	7,5	149,6	64,5	85,1	131,8
‘Хабаровский’	6,2	123,2	64,4	58,8	91,3
‘Королевский’	5,9	117,7	63,6	54,1	85,2
‘Кралина’	3,0	60,5	61,2	–0,7	–1,2
‘Амур’	2,7	53,9	59,3	–5,4	–9,1
‘Персиковый’	2,1	42,9	59,9	–17,0	–28,4
‘Мичуринский № 22’	2,0	40,7	52,9	–12,2	–23,1

Заключение

Все изученные сорта абрикоса имеют хорошую морозостойкость, выдерживают суровые зимние периоды Южного Урала, но цветковые почки некоторых интродуцированных сортов ('Хабаровский', 'Королевский', 'Академик', 'Кралина', 'Амур', 'Персиковый', 'Мичуринский № 22') значительно (до 1,5–2 балла) повреждаются в отдельные годы при снижении температуры воздуха до минус 35–37°С. Поэтому при закладке промышленных садов в Челябинской области необходимо использовать местные адаптивные сорта абрикоса, способные регулярно давать высокий урожай плодов хорошего качества.

Созданные в ЮУНИИСК новые сорта абрикоса 'Уралец' и 'Призер' характеризуются высокой адаптивностью, морозостойкостью, генеративные почки устойчивы к колебаниям температуры в конце зимнего периода и весенним заморозкам, способны во время цветения выдерживать заморозки до минус 3°С, обладают высокой урожайностью и превосходят районированные в Уральском регионе сорта по качеству плодов. Использование этих сортов в промышленном садоводстве Южного Урала, позволит повысить экономическую эффективность производства плодов этой культуры.

References / Литература

Avdeev V.I. Current state of knowledge of apricot in Orenburg. *Vestnik of Orenburg State Pedagogical University. Electronic Scientific Journal*. 2014;2(10):50-60. [in Russian] (Авдеев В.И. Современное состояние изученности абрикоса в Оренбуржье. *Вестник Оренбургского государственного педагогического университета. Электронный научный журнал*. 2014;2(10):50-60).

Beskopyl'naya V.V., Mushinskiy A.A., Aminova E.V., Saudabayeva A.Zh. Promising forms of apricot for the conditions of the Orenburg Urals. *Pomiculture and Small Fruits Culture in Russia*. 2020;62:16-23. [in Russian] (Бескопыльная В.В., Мушинский А.А., Аминова Е.В., Саудабаева А.Ж. Перспективные формы абрикоса для условий Оренбургского Приуралья. *Плодоводство и ягодоводство России*. 2020;62:16-23). DOI: 10.31676/2073-4948-2020-62-16-23

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

Falkenberg E.A., Kozhemyakin V.S. The ABC for a horticulturist and gardener (Azbuka sadovoda i ogorodnika). Chelyabinsk; 2000. [in Russian] (Фалькенберг Э.А., Кожемякин В.С. Азбука садовода и огородника. Челябинск; 2000).

Gasymov F.M. The effect of abiotic factors on apricot yield in the Southern Urals. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2018;179(4):149-155. [in Russian] (Гасымов Ф.М. Влияние абиотических факторов на урожай абрикоса в условиях Южного Урала. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2018;179(4):149-155). DOI: 10.30901/2227-8834-2018-4-149-155

GOST 25555.0-82. Interstate standard. Fruit and vegetable products. Methods for determination of titratable acidity. Moscow: Standartinform; 2010. [in Russian] (ГОСТ 25555.0-82. Межгосударственный стандарт. Продукты переработки плодов и овощей. Методы определения титруемой кислотности. Москва: Стандартинформ; 2010). URL: https://files.stroyinf.ru/Data2/1/4294828/4294828899.pdf [дата обращения: 01.02.2024].

GOST 28562-90. Interstate standard. Fruit and vegetable products. Refractometric method for determination of soluble dry substances content. Moscow: Standartinform; 2010. [in Russian] (ГОСТ 28562-90. Межгосударственный стандарт. Продукты переработки плодов и овощей. Рефрактометрический метод определения растворимых сухих веществ. Москва: Стандартинформ; 2010). URL: https://meganorm.ru/Data2/1/4294826/4294826195.pdf [дата обращения: 01.02.2024].

GOST 8756.13-87. Interstate standard. Fruit and vegetable products. Methods for determination of sugars. Moscow: Standartinform; 2010. [in Russian] (ГОСТ 8756.13-87. Межгосударственный стандарт. Продукты переработки плодов и овощей. Методы определения сахаров. Москва: Стандартинформ; 2010). URL: https://files.stroyinf.ru/Data2/1/4294821/4294821427.pdf [дата обращения: 01.02.2024].

Guseva N.K., Vasileva N.A. Evaluation of selected apricot forms developed for the Baikal region. *Vestnik of Buryat State Academy of Agriculture named after V. Philippov*. 2023;1(70):13-19. [in Russian] (Гусева Н.К., Васильева Н.А. Оценка отборных форм абрикоса, созданных для Байкальского региона. *Вестник Бурятской государственной сельскохозяйственной академии имени В.Р. Филиппова*. 2023;1(70):13-19). DOI: 10.34655/bgsha.2023.70.1.002

Makarenko S.A., Savin E.Z., Ilyin V.S., Kotov L.A., Slepneva T.N., Chebotok E.M., Tarasova G.N., Nevostrueva E. Yu., Yevtushenko N.S., Fazliakhmetov H.N., Merezhko O.E., Gasimov F.M., Isakova M.G., Telezhinsky D.D., Lezin M.S., Nigmatzyanov R.A., Startseva N.Yu., Tikhonova M.A., Bogdanova I.I., Ivanova E.A. Pomology of the Urals: fruit, berry crops and grapevine cultivars (Pomologiya Urala: sorta plodovykh, yagodnykh kultur i vinograda). S.A. Makarenko (ed.). Moscow: Nauka; 2022. [in Russian] (Макаренко С.А., Савин Е.З., Ильин В.С., Котов Л.А., Слепнева Т.Н., Чеботок Е.М., Тарасова Г.Н., Невоструева Е.Ю., Евтушенко Н.С., Фазлиахметов Х.Н., Мережко О.Е., Гасымов Ф.М., Исакова М.Г., Тележинский Д.Д., Лезин М.С., Нигматзянов Р.А., Старцева Н.Ю., Тихонова М.А., Богданова И.И., Иванова Е.А. Помология Урала: сорта плодовых, ягодных культур и винограда / под ред. С.А. Макаренко. Москва: Наука; 2022).

Mikhailichenko O.A., Yudaeva N.V. New winter-resistant apricot variety Kazmar, Far Eastern breeding. *Agronauka = Agroscience*. 2023;1(4):19-25. [in Russian] (Михайличенко О.А., Юдаева Н.В. Новый зимостойкий сорт абрикоса Казмар дальневосточной селекции. *Агронаука*. 2023;1(4):19-25). DOI: 10.24412/2949-2211-1-4-19-25

Pleshkov B.P. Workshop on plant biochemistry (Praktikum po biokhimii rasteniy). Moscow: Kolos; 1985. [in Russian] (Плешков Б.П. Практикум по биохимии растений. Москва: Колос; 1985).

Rayevskiy A.A., Vasiliev A.A. Results of scientific and production activities of YUUNIISK for 2021. In: *Topical Issues of Horticulture and Potato Growing: Proceedings of the 4th Scientific and Practical Conference with International Participation (Aktualnye voprosy sadovodstva i kartofelevodstva: sbornik trudov 4-y nauchno-prakticheskoy konferentsii s mezhdunarodnym uchastiyem).* Chelyabinsk: Chelyabinsk State University; 2022. p.3-20. [in Russian] (Раевский А.А., Васильев А.А. Результаты научной и производственной деятельности ЮУНИИСК за 2021 год. В кн.: *Акту-*

альные вопросы садоводства и картофелеводства: сборник трудов 4-й научно-практической конференции с международным участием. Челябинск: Челябинский государственный университет; 2022. С.3-20).

Sedov E.N. (ed.). The program and methods for fruit, berry and nut crop breeding (Programma i metodika selektsii plodovykh, yagodnykh i orekhoplodnykh kultur). Orel: VNIISPK; 1995. [in Russian] (Программа и методика селекции плодовых, ягодных и орехоплодных культур / под ред. Е.Н. Седова. Орел: ВНИИСПК; 1995).

Sedov E.N., Ogoltsova T.P. (eds). Program and methodology of variety studies for fruit, berry and nut crops (Programma i metodika sortoizucheniya plodovykh, yagodnykh i orekhoplodnykh kultur). Orel: VNIISPK; 1999. [in Russian] (Программа и методика сортоизучения плодовых, ягодных и орехоплодных культур / под ред. Е.Н Седова, Т.П. Огольцовой. Орел: ВНИИСПК; 1999).

Slepneva T.N. The current state of scientific support for horticulture in the Urals in the aspect of import substitution (Sovremennoye sostoyaniye nauchnogo obespecheniya sadovodstva na Urale v aspekte importozameshcheniya). In: *Innovations, Technologies, and Import Substitution in the Agro-Industrial Complex of the Ural Federal District: Conference Proceedings (Innovatsii, tekhnologii, importozameshcheniye v agropromyshlennom komplekse UFO: materialy konferentsii)*. Tyumen; 2018. p.63-69. [in Russian] (Слепнева Т.Н. Современное состояние научного обеспечения садоводства на Урале в аспекте импортозамещения. В кн.: *Инновации, технологии, импортозамещение в агропромышленном комплексе УФО: материалы конференции*. Тюмень; 2018. С.63-69).

Vasiliev A.A., Nokhrin D.Yu., Glaz N.V., Gasymov F.M., Putyatin V.I. Climate change in the Urals: a monograph (Izmeneniye klimata na Urale: monografiya). Chelyabinsk; 2023. [in Russian] (Васильев А.А., Нохрин Д.Ю., Глаз Н.В., Гасымов Ф.М., Путятин В.И. Изменение климата на Урале: монография. Челябинск; 2023).

Информация об авторе

Фирудин Мамедага оглы Гасымов, кандидат сельскохозяйственных наук, ведущий научный сотрудник, Уральский федеральный аграрный научно-исследовательский центр Уральского отделения Российской академии наук, 620142 Россия, Екатеринбург, ул. Белинского, 112а, lstpk@mail.ru, https://orcid.org/0000-0002-5738-0046

Information about the author

Firudin M. Gasymov, Cand. Sci. (Agriculture), Leading Researcher, Ural Federal Agrarian Research Center of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, 112a Belinskogo St., Yekaterinburg 620142, Russia, lstpk@mail.ru, https://orcid.org/0000-0002-5738-0046

Статья поступила в редакцию 19.03.2024; одобрена после рецензирования 23.09.2024; принята к публикации 03.12.2024.
The article was submitted on 19.03.2024; approved after reviewing on 23.09.2024; accepted for publication on 03.12.2024.

ОТЕЧЕСТВЕННАЯ СЕЛЕКЦИЯ НА СОВРЕМЕННОМ ЭТАПЕ

Краткое сообщение
УДК 634.25:631.527:631.559
DOI: 10.30901/2227-8834-2024-4-167-175

CC BY

Новый сорт персика ‘Мечта’ селекции Никитского ботанического сада

Н. В. Месяц, А. В. Смыков

Никитский ботанический сад – Национальный научный центр Российской академии наук, Ялта, Россия

Автор, ответственный за переписку: Анатолий Владимирович Смыков, selectfruit@yandex.ru

Актуальность. Персик является важной промышленной косточковой культурой в Крыму и на юге России. В Государственный реестр селекционных достижений, допущенных к использованию в 2023 г., включено 46 сортов персика селекции Никитского ботанического сада (НБС). В то же время существующий сортимент этой культуры имеет ряд недостатков. Необходимо повысить зимостойкость и устойчивость сортов персика к заморозкам для более стабильного плодоношения, проявления потенциальной урожайности и продвижения этой культуры в более северные районы возделывания, а также увеличить адаптивность к засухе при выращивании в засушливых агроклиматических условиях.
Материалы и методы. В НБС выведен новый сорт персика ‘Мечта’. Получен в результате скрещивания сортов ‘Valiant’ и ‘Favorita Morettini’. Авторы сорта: З. Н. Перфильева, А. В. Смыков, В. К. Смыков, О. С. Федорова. Номер патента на селекционное достижение: 9016. Изучение проводили в Центральном отделении НБС (г. Ялта) согласно общепринятым методикам сортоизучения плодовых культур.
Результаты и выводы. Новый сорт персика ‘Мечта’ характеризуется высокой силой цветения (4,6 баллов), продолжительным периодом цветения (12,7 дней), стабильной ежегодной урожайностью (279,0 ц/га), высокой морозостойкостью и засухоустойчивостью, отличным вкусом (4,7 баллов) и хорошими биохимическими показателями плодов. Он адаптирован к агроклиматическим условиям Южного берега и степного Крыма. Отмечена его слабая восприимчивость к курчавости листьев (2,1 балла), к мучнистой росе – выше средней (3,4 балла). Сорт персика ‘Мечта’ рекомендуется использовать в селекционной работе как источник ценных признаков и для выращивания в промышленных насаждениях Крыма и юга России.

Ключевые слова: селекция, персик, качество плодов, урожайность, адаптивность, новый сорт

Благодарности: исследования проведены в рамках выполнения государственного задания согласно тематическому плану НБС – ННЦ РАН по проекту № FNNS-2022-0008 «Пополнить, изучить генофонд южных плодовых, орехоплодных и ягодных культур и на его базе создать новые сорта с комплексом хозяйственно ценных признаков для промышленного садоводства».
Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы.

Для цитирования: Месяц Н.В., Смыков А.В. Новый сорт персика ‘Мечта’ селекции Никитского ботанического сада. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2024;185(4):167-175. DOI: 10.30901/2227-8834-2024-4-167-175

© Месяц Н.В., Смыков А.В., 2024

DOMESTIC PLANT BREEDING AT THE PRESENT STAGE

Brief report
DOI: 10.30901/2227-8834-2024-4-167-175

New peach cultivar ‘Mechta’ developed at the Nikita Botanical Gardens

Natalya V. Mesyats, Anatoliy V. Smykov

Nikita Botanical Gardens – National Research Center of the Russian Academy of Sciences, Yalta, Russia

Corresponding author: Anatoliy V. Smykov, selectfruit@yandex.ru

Background. Peach is an important commercial stone fruit crop for the Crimea and Southern Russia. In 2023, the State Register for Selection Achievements Admitted for Usage included 46 peach cultivars released by the Nikita Botanical Gardens. Meanwhile, the existing assortment of this crop has a number of disadvantages. It is necessary to increase winter hardiness and frost resistance of peach cultivars for more stable fruiting, manifestation of potential productivity, and expanding their areas of cultivation to the north, as well as to increase their adaptability to drought when they are grown under arid conditions.
Materials and methods. A new peach cultivar, ‘Mechta’, was bred at the Nikita Botanical Gardens. It was obtained by crossing cv. ‘Valiant’ with cv. ‘Favorita Morettini’. The authors of the cultivar were Z. N. Perfilyeva, A. V. Smykov, V. K. Smykov, and O. S. Fedorova (patent number for breeding achievement: 9016). It was tested at the Central Division of the Nikita Botanical Gardens (Yalta) using conventional techniques for fruit crop variety trials.
Results and conclusion. Cv. ‘Mechta’ demonstrated high flowering vigor (scoring 4.6 points), a long flowering period (12.7 days), stable annual yield (27.9 t/ha), high frost and drought resistance, excellent taste (4.7 points), and good biochemical parameters of the fruit. It is well adapted to the agroclimatic conditions of the Crimea’s southern coast and steppe. Its susceptibility to leaf curl was low (2.1 points), and to powdery mildew above average (3.4 points). ‘Mechta’ is recommended for use in breeding practice, as a source of valuable traits, and for commercial cultivation in the peach plantations of the Crimea and Southern Russia.

Keywords: breeding, peach, fruit quality, yield, adaptability, new cultivar

Acknowledgements: the research was carried out within the framework of the state task according to the theme plan of the Nikita Botanical Gardens – National Research Center of the RAS, Project No. FNNS-2022-0008 “Replenish and study the genetic diversity of southern fruit, nut and berry crops, and develop on its basis new cultivars with a set of valuable agronomic traits for industrial horticulture”.
The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work.

For citation: Mesyats N.V., Smykov A.V. New peach cultivar ‘Mechta’ developed at the Nikita Botanical Gardens. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2024;185(4):167-175. DOI: 10.30901/2227-8834-2024-4-167-175

Введение

Персик является важной промышленной косточковой культурой в Крыму и на юге России. В Крыму он занимает площадь 2,6 тыс. га. Персик характеризуется высокими диетическими и лечебными свойствами, пригоден для употребления в свежем виде и для переработки, имеет широкий диапазон созревания и пользуется большим спросом на рынке (Plugatar et al., 2017).

В результате многолетних селекционных исследований в Никитском ботаническом саду (НБС) разработали и усовершенствовали методы оценки генофонда персика, его классификацию, выявили закономерности наследования некоторых биологически ценных признаков, вывели сорта, адаптированные к различным зонам выращивания и включенные в районированный сортимент. В Государственный реестр селекционных достижений, допущенных к использованию в 2023 г., включено 46 сортов персика селекции НБС (Khokhlov, Smykov, 2023; https://gossortrf.ru). В то же время существующий сортимент этой культуры имеет ряд недостатков. Необходимо повысить зимостойкость и устойчивость сортов персика к заморозкам для более стабильного плодоношения, проявления потенциальной урожайности и продвижения этой культуры в более северные районы возделывания, а также увеличить адаптивность к засухе при выращивании в засушливых агроклиматических условиях (Trifonova et al., 2021).

Для снижения затрат на защитные мероприятия и сохранения нормальной экологической обстановки необходимо вывести сорта персика с низкой восприимчивостью к основным грибным заболеваниям – курчавости листьев и мучнистой росе. Плоды должны иметь отличные вкусовые качества, привлекательную яркую окраску, занимающую большую часть их поверхности, и быть пригодными для универсального использования и транспортировки. Необходимо отбирать сорта с высоким содержанием биологически активных веществ для использования их в лечебно-профилактическом питании (Smykov et al., 2021; Smykov, Mesyats, 2023). Таким образом, рекомендуемые для промышленного выращивания сорта персика должны обеспечивать получение высоких и устойчивых урожаев высококачественных плодов.

Новый сорт персика ‘Мечта’ соответствует требованиям промышленного садоводства, так как характеризуется высокой урожайностью, раннесредним сроком созревания плодов, обладающих отличными товарными качествами, повышенной устойчивостью к морозам, засухе, курчавости листьев и средней восприимчивостью к мучнистой росе.

Материалы и методика исследований

Новый сорт персика ‘Мечта’ получен в НБС в результате скрещивания сортов ‘Valiant’ и ‘Favorita Morettini’ в 1979 г. (рис. 1). Начало станционного изучения гибридной формы, переведенной на подвой, – 1988 г. Документы на регистрацию нового сорта подали в Государственный реестр селекционных достижений, допущенных к использованию, в 2015 г. (заявка № 8456250). Патент на селекционное достижение № 9016 получен в 2017 г. (https://gossortrf.ru). Авторы сорта: З. Н. Перфильева, А. В. Смыков, В. К. Смыков, О. С. Федорова.

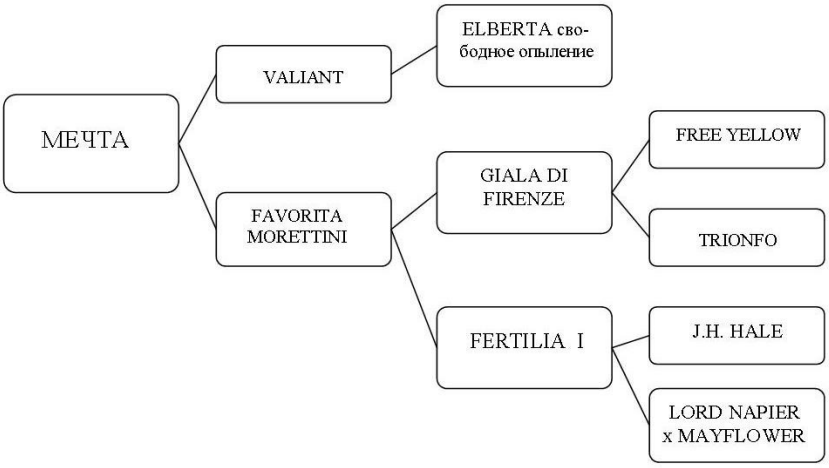


Рис. 1. Родословная нового сорта персика ‘Мечта’
Fig. 1. Pedigree of the new peach cultivar ‘Mechta’

Изучение нового сорта персика ‘Мечта’ и контрольного сорта ‘Нарядный Никитский’ проводили в Центральном отделении НБС (г. Ялта). Схема посадки деревьев – 5 × 3 м по 3–6 деревьев, на подвое – миндаль обыкновенный. Деревья формировали по типу чаши (безлидерная крона с тремя-четырьмя основными ветвями). Уход за насаждениями осуществлялся по общепринятой агротехнике.

Изучение биологических особенностей проводили по принятым методикам И. Н. Рябова (Ryabov, 1969), Е. Н. Седова, Т. П. Огольцовой (Sedov, Ogoltsova, 1999).

Помологическую оценку проводили в оответствии с методикой UPOV (Guidelines for the conduct…, 2010).

Степень поражения растений мучнистой росой (*Sphaerotheca pannosa* Lev.) и курчавостью листьев (*Taphrina deformans* Tul.) определяли в полевых условиях по рекомендациям В. И. Митрофанова, А. В. Смыкова (Mitrofanov, Smykov, 1999).

Морозостойкость генеративных почек и цветков определяли лабораторным методом (Yablonsky et al., 1979).

Засухоустойчивость растений определяли по общему содержанию воды в листьях, водному дефициту, способ-

ности к восстановлению тургора и водоудерживающей способности по общепринятым методикам (Eremeev, Lishchuk, 1974).

Биохимический анализ плодов выполнен в лаборатории биохимии по методическим рекомендациям В. И. Кривенцова (Kriventsov, 1982) и А. А. Рихтера (Richter, 2001).

Статистическую обработку данных проводили по методике Б. А. Доспехова (Dospekhov, 1985) с помощью пакетов программ Microsoft Excel 2007 и Statistica 10.

Результаты и обсуждение

Дерево сорта ‘Мечта’ большое, со средней силой роста, с обратноконусовидной загущенной кроной (рис. 2). Побеги длинные, тонкие без антоциановой окраски. Междоузлия короткие. Расположение цветковых почек одиночное и в группах по две и более. Листья крупные, ланцетовидные, длиннозаостренные, зеленой окраски, морщинистые, блестящие. Вершина листа постепенно-заостренная, край листа пильчатый, волнистый. Прилистники средние, рано опадающие. Черешок средней длины, толстый, пигментированный. Железки овальной формы по 2 и более штук. Соцветия одиночные, цветки крупные, колокольчатые, с розовыми, широкоэллиптическими лепестками (рис. 3).

Цветение нового сорта за годы исследований начиналось в средние сроки (04.04) – так же, как и у контрольного сорта ‘Нарядный Никитский’ (табл. 1). По показателям продолжительности и степени цветения у сорта ‘Мечта’ отмечены достоверные различия с контролем.

Период созревания плодов нового сорта в условиях Крыма – III декада июля, что на 12 дней позже контрольного сорта ‘Нарядный Никитский’ (II декада июля) (см. табл. 1). Плоды средние и крупные (средняя масса – 135 г, максимальная – 165 г.), округлой формы. Вершина округлая, слегка вдавленная. Кожица средней толщины и плотности, с войлочным опушением, с плода снимается с трудом. Основная окраска желтая, покровная – карминовая до бордовой, размытая и в виде точек, занимающая до 75% поверхности плода (рис. 4).

Мякоть желтая, плотная, волокнистая, гармоничного вкуса (4,7 балла). Косточка овальная, заостренная на вершине, от мякоти не отделяется.

Урожайность нового сорта ежегодно высокая (279,0 ц/га) и существенно превышает этот показатель у контрольного сорта ‘Нарядный Никитский’ (190,5 ц/га) (см. табл. 1).



Рис. 2. Дерево сорта персика ‘Мечта’
Fig. 2. A tree of the peach cultivar ‘Mechta’

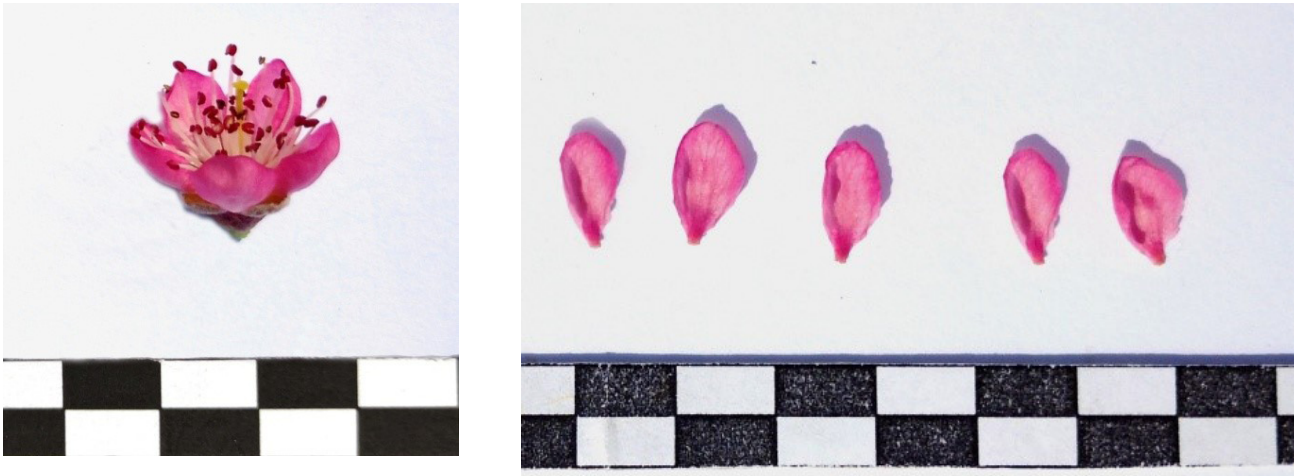


Рис. 3. Цветок и лепестки сорта персика ‘Мечта’
Fig. 3. Flower and petals of the peach cultivar ‘Mechta’

Таблица 1. Фенологические показатели, урожайность, помологические качества и восприимчивость к грибным болезням сортов персика 'Нарядный Никитский' и 'Мечта'

Table 1. Phenological parameters, yield, pomological qualities, and susceptibility to fungal diseases of peach cvs. 'Naryadny Nikitsky' and 'Mechta'

Показатель / Indicator	Сорт / Cultivar	'Нарядный Никитский' (контроль) / 'Naryadny Nikitsky' (reference)	'Мечта' / 'Mechta'	HCP_{05} / LSD_{05}
		$\overline{X} \pm m_x$		
Сила цветения, балл / Flowering vigor, score		3,8 ± 0,3	4,6 ± 0,2*	0,63
Начало цветения / Onset of flowering		04.04	04.04	–
Конец цветения / End of flowering		15.04	17.04	–
Продолжительность цветения, дни / Duration of flowering, days		11,5 ± 0,3	12,7 ± 0,7*	1,7
Дата созревания / Date of maturation		19.07	31.07	–
Масса плода, г / Fruit weight, g		128,8 ± 11,5	134,3 ± 10,3	16,8
Вкус плода, балл / Fruit flavor, score		4,5 ± 0,02	4,7 ± 0,03*	0,1
Урожайность с единицы площади, ц/га / Yield per unit area, 100 c/ha		190,5 ± 29,2	279,0 ± 51,2*	85,9
Курчавость листьев, балл / Leaf curl, score	$\overline{X}$	2,7 ± 0,7	2,1 ± 0,4	1,7
	X_{max}	5,0	3,0	–
Мучнистая роса, балл / Powdery mildew, score	$\overline{X}$	4,3 ± 0,5	3,4 ± 0,7	1,8
	X_{max}	7,0	7,0	–

Примечание: $\overline{X}$ – среднее значение; m_x – ошибка средней; X_{max} – максимальное значение; HCP_{05} – наименьшая существенная разность при 5-процентном уровне значимости; * – существенные различия с контролем при 5-процентном уровне значимости

Note: $\overline{X}$ – mean value; m_x – error of the mean; X_{max} – maximum value; LSD_{05} – least significant difference at the 5% significance level; * – statistically significant differences from the reference at the 5% significance level

Восприимчивость нового сорта к курчавости листьев слабая – 2,1 балл, к мучнистой росе выше средней – 3,4 балла (по 9-балльной шкале) (см. табл. 1). Максимальные повреждения курчавостью листьев за годы исследования не превышали 3,0 балла (у контрольного сорта 'Нарядный Никитский' – 7,0 баллов), мучнистой росой – 5,0 баллов (контроль – 7,0).

В результате многолетнего изучения морозостойкости персика методом лабораторного промораживания из 14 проведенных опытов в 10 случаях у нового сорта 'Мечта' гибель генеративных почек была ниже, чем у контрольного сорта 'Нарядный Никитский' (табл. 2). В среднем за годы исследований оба сорта показали высокую морозостойкость цветочных почек: 'Мечта' – 51,1%, 'Нарядный Никитский' – 59,5%.

В результате изучения комплекса показателей водного режима сортов персика 'Нарядный Никитский' и 'Мечта' в 2019–2023 гг. отмечена их высокая засухоустойчивость (табл. 3). Содержание воды в листьях в среднем за годы исследования: 64,4% у сорта 'Нарядный Никитский' и 59,1% у сорта 'Мечта'. Водный дефицит в листьях: 10,3% у сорта 'Нарядный Никитский' и 9,7% у сорта 'Мечта'.

В процессе завядания исследуемые сорта за 24 часа в среднем теряли: 35,0% – 'Нарядный Никитский' и 37,7% – 'Мечта'. Такие потери влаги указывают на повышенную водоудерживающую способность у нового сорта и контроля.

Восстановление тургора листьев после потери влаги в среднем за годы исследований составило 83,3% у сорта 'Нарядный Никитский' и 71,9% у сорта 'Мечта'.

Изучение биохимического состава плодов показало повышенное содержание в мякоти нового сорта 'Мечта' сухого вещества (12,6%), моносахаров (3,99%), лимонной кислоты (250,4 мг/100 г) и титруемой кислотности (0,55%) по сравнению с контролем (табл. 4).

Таблица 2. **Морозостойкость сортов персика ‘Нарядный Никитский’ и ‘Мечта’**
Table 2. **Frost resistance of peach cvs. ‘Naryadny Nikitsky’ and ‘Mechta’**

Сорт / Cultivar	Дата и температура промораживания / Date and freezing temperature														$\bar{X}$
	–13°C; 17.02.04	–16°C; 21.02.08	–12°C; 03.03.09	–14°C; 23.01.18	–3°C; 26.03.19	–16°C; 20.01.20	–20°C; 13.02.20	–20°C; 25.01.21	–16°C; 24.02.21	–20°C; 24.01.22	–13°C; 01.03.22	–8°C; 21.03.22	–20°C; 16.01.23	–14°C; 17.02.23	
	Гибель генеративных почек / Death of generative buds														
‘Нарядный Никитский’ (контроль) / ‘Naryadny Nikitsky’ (ref.)	75,0	57,1	97,6	55,6	0	7,9	95,2	91,7	29,6	98,1	75,3	30,9	93,3	25,3	59,5
‘Мечта’ / ‘Mechta’	65,0	23,2	93,6	27,5	5,5	13,5	94,8	66,4	38,0	95,6	83,2	17,3	81,4	10,0	51,1

Примечание: $\bar{X}$ – среднее значение
Note: $\bar{X}$ – mean value

Таблица 3. **Показатели водного режима сортов персика ‘Нарядный Никитский’ и ‘Мечта’, август 2019–2023 гг.**
Table 3. **Water regime indicators of peach cvs. ‘Naryadny Nikitsky’ and ‘Mechta’, August 2019–2023**

Сорт / Cultivar	Год / Year	Содержание воды в листьях, % на сырой вес / Water content in leaves, % wet weight	Дефицит воды в листьях, % / Water deficit in leaves, %	Потери влаги, % за 24 ч / Moisture loss, % per 24 hrs	Восстановление тургора, % / Recovery of turgor, %
‘Нарядный Никитский’ (контроль) / ‘Naryadny Nikitsky’ (reference)	2019	65,5	7,3	40,5	75,0
	2020	63,9	13,7	32,4	80,5
	2021	62,1	7,6	32,9	77,0
	2022	62,5	11,1	28,1	99,0
	2023	67,8	11,8	41,3	83,3
	$\bar{X} \pm m_x$	64,4 ± 1,0	10,3 ± 1,2	35,0 ± 2,5	83,3 ± 4,3
‘Мечта’ / ‘Mechta’	2019	58,2	8,9	38,6	48,5
	2020	59,0	12,8	32,0	73,5
	2021	57,9	7,0	35,8	78,0
	2022	54,9	13,2	37,9	88,0
	2023	65,3	6,6	44,1	71,7
	$\bar{X} \pm m_x$	59,1 ± 1,7*	9,7 ± 1,4	37,7 ± 2,0	71,9 ± 6,5
HCP_{05} / LSD_{05}		4,5	4,2	7,2	22,3

Примечание: $\bar{X}$ – среднее значение; m_x – ошибка средней; HCP_{05} – наименьшая существенная разность при 5-процентном уровне значимости; * – существенные различия с контролем при 5 процентном уровне значимости
Note: $\bar{X}$ – mean value; m_x – error of the mean; LSD_{05} – least significant difference at the 5% significance level; * – statistically significant differences from the reference at the 5% significance level

Таблица 4. **Биохимический состав плодов сортов персика ‘Нарядный Никитский’ и ‘Мечта’, 2022–2023 гг.**
Table 4. **Biochemical composition of the fruits of peach cvs. ‘Naryadny Nikitsky’ and ‘Mechta’, 2022–2023**

Сорт / Cultivar	Год / Year	Сухое вещество, % / Dry matter, %	Моносахара, % / Monosaccharides,%	Сумма сахаров, % / Total sugars, %	Титруемая кислотность, % / Titratable acidity, %	Аскорбиновая кислота, мг/100 г / Ascorbic acid, mg/100 g	Лейкоантоцианы, мг/100 г / Leukoanthocyanins, mg/100 g	Антоцианы, мг/100 г / Anthocyanins, mg/100 g	Яблочная кислота, мг/100 г / Malic acid, mg/100 g	Лимонная кислота, мг/100 г / Citric acid, mg/100 g
‘Нарядный Никитский’ (контроль) / ‘Naryadny Nikitsky’ (reference)	2023	13,2	3,02	10,9	0,37	5,28	56	22	409,4	85,9
	2022	10,3	4,19	12,4	0,51	5,72	40	28	–	–
	$\overline{X} \pm m_x$	11,8 ± 1,5	3,61 ± 0,6	11,7 ± 0,7	0,44 ± 0,1	5,5 ± 0,2	48 ± 8,0	25 ± 3,0	409,4	85,9
‘Мечта’ / ‘Mechta’	2023	14,7	3,14	8,9	0,61	5,28	36	–	388,5	250,4
	2022	10,5	4,84	13,1	0,48	3,52	56	22	–	–
	$\overline{X} \pm m_x$	12,6 ± 2,1	3,99 ± 0,9	10,9 ± 2,1	0,55 ± 0,1	4,4 ± 0,9	46 ± 10,0	22	388,5	250,4

Примечание: $\overline{X}$ – среднее значение, m_x – ошибка средней
Note: $\overline{X}$ – mean value, m_x – error of the mean

Заключение

В результате селекционной работы сотрудников отдела плодовых культур НБС создан и изучен новый сорт персика 'Мечта', который превосходит контрольный сорт 'Нарядный Никитский' по ряду показателей. Новый сорт характеризуется высокой силой цветения (4,6 баллов), продолжительным периодом цветения (12,7 дней), стабильной ежегодной урожайностью (279,0 ц/га), высокой морозостойкостью и засухоустойчивостью, отличным вкусом (4,7 баллов) и хорошими биохимическими показателями плодов. Он адаптирован к агроклиматическим условиям Южного берега и степного Крыма. Отмечена его слабая восприимчивость к курчавости листьев (2,1 балла), к мучнистой росе – выше средней (3,4 балла). Сорт персика 'Мечта' рекомендуется использовать в селекционной работе как источник ценных признаков и для выращивания в промышленных насаждениях Крыма и юга России.

References / Литература

Dospekhov B.A. Methodology of field trial (with fundamentals of statistical processing of research results) (Metodika polevogo opyta [s osnovami statisticheskoy obrabotki resultatov issledovaniy]). 5th ed. Moscow: Agropromizdat; 1985. [in Russian] (Доспехов Б.А. Методика полевого опыта (с основами статистической обработки результатов исследований). 5-е изд. Москва: Агропромиздат; 1985).

Eremeev G.N., Lishchuk A.I. Selection of drought-resistant cultivars and rootstocks of fruit plants. Guidelines (Otbor zasukhoustoychivykh sortov i podvoyev plodovykh rasteniy. Metodicheskiye ukazaniya). Yalta: Nikita State Botanical Gardens; 1974. [in Russian] (Еремеев Г.Н., Лищук А.И. Отбор засухоустойчивых сортов и подвоев плодовых растений. Методические указания. Ялта: Государственный Никитский ботанический сад; 1974).

Guidelines for the conduct of tests for distinctness, uniformity and stability. Peach. UPOV Code: PRUNU_PER. *Prunus persica* (L.) Batsch. Geneva: UPOV; 2010. URL: https://www.upov.int/edocs/tgdocs/en/tg053.pdf [accessed Feb. 01, 2024].

Khokhlov S.Yu., Smykov A.V. History of establishment and results of scientific research of the Fruit Crop Department, Nikita Botanical Gardens (Istoriya stanovleniya i rezultaty nauchnykh issledovaniy otdela plodovykh kultur Nikitskogo botanicheskogo sada). Simferopol: Arial; 2023. [in Russian] (Хохлов С.Ю., Смыков А.В. История становления и результаты научных исследований отдела плодовых культур Никитского ботанического сада. Симферополь: Ариал; 2023).

Kriventsov V.I. Guidelines for the analysis of fruits for their biochemical composition (Metodicheskiye rekomendatsii po analizu plodov na biokhimicheskiy sostav). Yalta: Nikita State Botanical Gardens; 1982. [in Russian] (Кривенцов В.И. Методические рекомендации по анализу плодов на биохимический состав. Ялта: Государственный Никитский ботанический сад; 1982).

Mitrofanov V.I., Smykov A.V. Methodology of breeding for immunity to pathogens (Metodika selektsii na immunitet k patogenam). In: *Intensification of Fruit Crop Breeding: Collection of Scientific Papers. Vol. 118* (*Intensifikatsiya selektsii plodovykh kultur: sbornik nauchnykh trudov. T. 118*). Yalta: Nikita State Botanical Gardens; 1999. p.98-113. [in Russian] (Митрофанов В.И., Смыков А.В. Методика селекции на иммунитет к патогенам. В кн.: *Интенсификация селекции плодовых культур: сборник научных трудов. Т. 118.* Ялта: Государственный Никитский ботанический сад; 1999. С.98-113).

Plugatar Yu.V., Smykov A.V., Opanasenko N.Ye., Sotnik A.I., Babina R.D., Tankevich V.V., Mitrofanova I.V., Shoferistov E.P., Gorina V.M., Komar-Temnaya L.D., Khokhlov S.Yu., Chernobay I.G., Lukicheva L.A., Fedorova O.S. Towards the establishment of commercial orchards for fruit crops in the Crimea (K sozdaniyu promyshlennykh sadov plodovykh kultur v Krymu). Simferopol: Arial; 2017. [in Russian] (Плугатарь Ю.В., Смыков А.В., Опанасенко Н.Е., Сотник А.И., Бабина Р.Д., Танкевич В.В., Митрофанова И.В., Шоферистов Е.П., Горина В.М., Комар-Темная Л.Д., Хохлов С.Ю., Чернобай И.Г., Лукичева Л.А., Федорова О.С. К созданию промышленных садов плодовых культур в Крыму. Симферополь: Ариал; 2017).

Richter A.A. Improving the fruit quality of southern crops (Sovershenstvovaniye kachestva plodov yuzhnykh kultur). Simferopol: Tavriya; 2001. [in Russian] (Рихтер А.А. Совершенствование качества плодов южных культур. Симферополь: Таврия; 2001).

Ryabov I.N. Variety studies and primary variety testing of stone fruit crops in the State Nikita Botanical Gardens (Sortoizucheniye i pervichnoye sortoispytaniye kostochkovykh plodovykh kultur v Gosudarstvennom Nikitskom botanicheskom sadu). *Trudy VASKhNIL = Proceedings of the Lenin All-Russian Academy of Agricultural Sciences*. 1961;(41):5-83. [in Russian] (Рябов И.Н. Сортоизучение и первичное сортоиспытание косточковых плодовых культур в Государственном Никитском ботаническом саду. *Труды ВАСХНИЛ*. 1961;(41):5-83).

Sedov E.N., Ogoltsova T.P. (eds). Program and methodology of variety studies for fruit, berry and nut crops (Programma i metodika sortoizucheniya plodovykh, yagodnykh i orekhoplodnykh kultur). Orel: VNIISPK; 1999. [in Russian] (Программа и методика сортоизучения плодовых, ягодных и орехоплодных культур / под ред. Е.Н Седова, Т.П. Огольцовой. Орел: ВНИИСПК; 1999).

Smykov A.V., Mesyats N.V. Promising peach cultivars for use in breeding. *Plant Biology and Horticulture: Theory, Innovation.* 2023;1(166):62-76. [in Russian] (Смыков А.В., Месяц Н.В. Перспективные сорта персика для использования в селекции. *Биология растений и садоводство: теория, инновации*. 2023;1(166):62-76). DOI: 10.36305/2712-7788-2023-1-166-62-77

Smykov A.V., Shoferistov E.P., Mesyats N.V. Conveyor of a new assortment of peaches and nectarines for Crimea and southern Russia. *Plant Biology and Horticulture: Theory, Innovation*. 2021;(159):72-82. [in Russian] (Смыков А.В., Шоферистов Е.П., Месяц Н.В. Конвейер нового сортимента персика и нектарина для Крыма и юга России. *Биология растений и садоводство: теория, инновации*. 2021;(159):72-82). DOI: 10.36305/2712-7788-2021-2-159-72-82

State Commission of the Russian Federation for Testing and Protecting Breeding Achievements (Gosudarstvennaya komissiya Rossiyskoy Federatsii po ispytaniyu i okhrane selektsionnykh dostizheniy): [website]. [in Russian] (Государственная комиссия Российской Федерации по испытанию и охране селекционных достижений: [сайт]). URL: https://gossortrf.ru [дата обращения: 16.04.2024].

Trifonova A.A., Boris K.V., Mesyats N.V., Tsiupka V.A., Smykov A.V., Mitrofanova I.V. Genetic diversity of peach

cultivars from the collection of the Nikita Botanical Garden based on SSR markers. *Plants (Basel)*. 2021;10(12):2609. DOI: 10.3390/plants10122609

Yablonsky E.A., Elmanova T.S. Influence of different climatic conditions of the Crimea on the stability of peach cultivars (Vliyaniye razlichnykh klimaticheskikh usloviy Kryma na ustoychivost sortov persika). *Works of the State Nikita Botanical Gardens*. 1979;79:90-112. [in Russian] (Яблонский Е.А., Елманова Т.С. Влияние различных климатических условий Крыма на устойчивость сортов персика. *Сборник научных трудов Никитского ботанического сада*. 1979;79:90-112).

Информация об авторах

Наталья Васильевна Месяц, кандидат сельскохозяйственных наук, научный сотрудник, Никитский ботанический сад – Национальный научный центр Российской академии наук, 298648 Россия, Республика Крым, Ялта, Никита, Никитский спуск, 52, vlasova_natali.zxcv@mail.ru, https://orcid.org/0000-0003-0292-4031

Анатолий Владимирович Смыков, доктор сельскохозяйственных наук, главный научный сотрудник, Никитский ботанический сад – Национальный научный центр Российской академии наук, 298648 Россия, Республика Крым, Ялта, Никита, Никитский спуск, 52, selectfruit@yandex.ru, https://orcid.org/0000-0003-0931-7955

Information about the authors

Natalya V. Mesyats, Cand. Sci. (Agriculture), Researcher, Nikita Botanical Gardens – National Research Center of the Russian Academy of Sciences, 52 Nikitsky Spusk, Nikita, Yalta 298648, Republic of Crimea, Russia, vlasova_natali.zxcv@mail.ru, https://orcid.org/0000-0003-0292-4031

Anatoliy V. Smykov, Dr. Sci. (Agriculture), Chief Researcher, Nikita Botanical Gardens – National Research Center of the Russian Academy of Sciences, 52 Nikitsky Spusk, Nikita, Yalta 298648, Republic of Crimea, Russia, selectfruit@yandex.ru, https://orcid.org/0000-0003-0931-7955

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 22.04.2024; одобрена после рецензирования 26.09.2024; принята к публикации 03.12.2024.
The article was submitted on 22.04.2024; approved after reviewing on 26.09.2024; accepted for publication on 03.12.2024.

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

Научная статья
УДК 634.21 (575.22)
DOI: 10.30901/2227-8834-2024-4-176-185

CC BY

Анализ генетических взаимосвязей селекционных форм *Prunus armeniaca* L. из коллекции генофонда Горного ботанического сада Дагестана

Д. М. Анатов[1], И. И. Супрун[2], И. В. Степанов[2], Р. М. Османов[1], С. В. Токмаков[2]

[1] *Дагестанский федеральный исследовательский центр Российской академии наук, Горный ботанический сад – обособленное подразделение ДФИЦ РАН, Махачкала, Россия*

[2] *Северо-Кавказский федеральный научный центр садоводства, виноградарства, виноделия, Краснодар, Россия*

Автор, ответственный за переписку: Джалалудин Магомедович Анатов, djalal@list.ru

Актуальность. Для Дагестана характерна давняя традиция возделывания абрикоса, сформировавшая уникальный генофонд культуры. К сожалению, до сих пор селекционный потенциал местных сортов абрикоса в Дагестане слабо изучен. Данный факт актуализирует исследования дагестанской генплазмы абрикоса.
Материалы и методы. В настоящей работе осуществлена генетическая оценка материала дагестанской селекции, включающего 23 формы и пять сортов абрикоса. Все образцы условно разделили на 4 группы по происхождению («Краснощекого», «Крымского Медунца», «Шалаха», «Бухары»). Анализ генетического разнообразия селекционных образцов проводили с использованием 11 SSR-маркеров. Всего в сумме по всем использованным в работе маркерам получено 43 аллели. Полиморфизм SSR-маркеров варьировал от 2 до 8 аллелей на локус (в среднем 5 аллелей на локус). Эффективное число аллелей (Ne) и индекс разнообразия Шеннона (I) демонстрировали низкие значения для выборки образцов, что характерно для сеянцев, имеющих в происхождении общие родительские формы. Различия между самыми контрастными группами для значений Ne и I незначительно.
Результаты. Комплексное изучение коллекции абрикоса показало большое количество гетерозигот у сеянцев относительно ожидаемых значений, что указывает на сильную генетическую отдаленность подобранных для скрещивания родительских пар. Наибольшей гетерозиготностью обладали сеянцы от скрещивания сортов ‘Крымский Медунец’ × ‘Краснощекий’, ‘Краснощекий’ × ‘Крымский Медунец’, ‘Крымский Медунец’ × ‘Хонобах’.
Заключение. Кластеризация образцов методом главных координат и байесовским анализом на основе данных генотипирования позволила выявить общие закономерности распределения сортов и генотипов, а именно концентрацию сеянцев рядом с их материнскими родителями. Установлено различное генетическое происхождение для двух генотипов, относимых к сорту ‘Бухара’. Задействованные в работе SSR-маркеры проявили себя как надежный инструмент генотипирования в рамках изученной культуры.

Ключевые слова: маркеры, SSR, *Prunus armeniaca* L., Дагестан, генетическое разнообразие

Благодарности: настоящая работа выполнена при финансовой поддержке гранта РФФИ № 19-34-50092 мол_нр. Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы.

Для цитирования: Анатов Д.М., Супрун И.И., Степанов И.В., Османов Р.М., Токмаков С.В. Анализ генетических взаимосвязей селекционных форм *Prunus armeniaca* L. из коллекции генофонда Горного ботанического сада Дагестана. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2024;185(4):176-185. DOI: 10.30901/2227-8834-2024-4-176-185

© Анатов Д.М., Супрун И.И., Степанов И.В., Османов Р.М., Токмаков С.В., 2024

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

Original article
DOI: 10.30901/2227-8834-2024-4-176-185

Analysis of genetic relationships in the breeding material of *Prunus armeniaca* L. from the collection of the Mountain Botanical Garden, Dagestan

Dzhalaludin M. Anatov[1], Ivan I. Suprun[2], Ilya V. Stepanov[2], Ruslan M. Osmanov[1], Sergey V. Tokmakov[2]

[1] *Dagestan Federal Research Center of the Russian Academy of Sciences, Mountain Botanical Garden – a separate division of the DFRC RAS, Makhachkala, Russia*

[2] *North Caucasian Federal Scientific Center of Horticulture, Viticulture, Wine-making, Krasnodar, Russia*

Corresponding author: Dzhalaludin M. Anatov, djalal@list.ru

Background. Dagestan boasts a long tradition of apricot cultivation that resulted in a unique gene pool of this fruit tree. However, the potential of local apricot cultivars for breeding still remains poorly investigated. This fact validates the need for further research into apricot genetic resources in Dagestan.
Materials and methods. The local breeding material of apricot (23 forms and 5 cultivars) underwent genetic evaluation. For convenience, all accessions were divided into 4 groups according to the origin of cvs. 'Krasnoshchekiy', 'Krymskiy Medunets', 'Shalakh', and 'Bukhara'. Their genetic diversity was analyzed using 11 SSR markers. Polymorphism of SSR markers varied 2 to 10 alleles per locus (on average, 5 alleles per locus). The effective number of alleles (Ne) and the Shannon Diversity Index (I) showed low values for the set of accessions, which is typical for seedlings with shared parental forms in their pedigrees. The differences in Ne and I values between the most contrasting groups were insignificant: Ne = 2.719 and I = 1.085 for the Shalakh group versus Ne = 2.014 and I = 0.782 for the Krasnoshchekiy group.
Results. A comprehensive study of the apricot collection showed greater numbers of heterozygotes in hybrid seedlings than the expected values, attesting to large genetic distances between the pairs of parents selected for crosses. The highest heterozygosity was observed in the seedlings from the crosses 'Krymskiy Medunets' × 'Krasnoshchekiy', 'Krasnoshchekiy' × 'Krymskiy Medunets', and 'Krymskiy Medunets' × 'Khonobakh'.
Conclusion. Clustering the accessions with the principal coordinates analysis and Bayesian analysis on the basis of their genotyping data made it possible to identify general patterns in the distribution of cultivars and seedlings, namely the concentration of seedlings next to their maternal parents. Two genotypes attributed to cv. 'Bukhara' were found to have different genetic origin.

Keywords: markers, SSR, *Prunus armeniaca* L., Dagestan, genetic diversity

Acknowledgements: this study was conducted with financial support from the Russian Foundation for Basic Research, Grant No. 19-34-50092 mol_nr.
The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work.

For citation: Anatov D.M., Suprun I.I., Stepanov I.V., Osmanov R.M., Tokmakov S.V. Analysis of genetic relationships in the breeding material of *Prunus armeniaca* L. from the collection of the Mountain Botanical Garden, Dagestan. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2024;185(4):176-185. DOI: 10.30901/2227-8834-2024-4-176-185

Введение

Абрикос является одной из важнейших плодовых культур. Культурные сорта абрикоса в основном представлены видом *Prunus armeniaca* L. (абрикос обыкновенный). К главным центрам выращивания абрикоса можно отнести страны Центральной, Восточной и Передней Азии, а также некоторые районы Европы, Северной Америки, Южной Африки и Австралии. В России основные насаждения абрикоса сосредоточены на юге: Республика Дагестан, Чеченская Республика, Ингушетия, Кабардино-Балкарская Республика, Ростовская область, Крым, Краснодарский и Ставропольский края (Smykov, 1989; Gorina, 2010; Dragavtseva et al., 2019;), из них наибольшие площади рентабельного производства – в Дагестане (Results of the All-Russian …, 2018).

Абрикос в Дагестане в своем ассортименте насчитывает более сотни местных форм и сортов. Коллекция абрикоса Горного ботанического сада Дагестанского федерального исследовательского центра Российской академии наук (ДФИЦ РАН) представляет собой богатый генофонд, насчитывающий более 200 сортов, форм и гибридов, относящихся по происхождению к различным эколого-географическим группам, в основном к дагестанской региональной подгруппе, которые активно используются в селекционных работах (Gaziev et al., 2009; Asadulaev et al., 2020). Значимость данной работы определяется тем, что задействован ценный и наиболее перспективный селекционный генофонд, созданный и прошедший оценку по фенотипическим признакам в Дагестане, являющемся главным производителем абрикоса на территории Российской Федерации.

Одна из важнейших фундаментальных научных задач в исследованиях генофондов культурных растений – изучение генетических взаимосвязей коллекций и определение уровня их генетического разнообразия на основе данных анализа геномного полиморфизма исследуемых образцов (сортов, сибсов, полусибсов). Это позволяет более эффективно проводить мобилизацию генетических ресурсов для решения селекционных задач и повышать эффективность работы по пополнению генофонда с учетом данных об уровне генетического разнообразия коллекции и ее генетической структуры.

В работах, направленных на изучение генофонда абрикоса, SSR-маркеры зарекомендовали себя как надежный инструмент молекулярно-генетического анализа. К настоящему времени накоплен большой материал в процессе исследования коллекций абрикоса. Эффективность маркеров продемонстрирована в ряде работ на протяжении последних 20 лет. Осуществленные на больших выборках работы дали возможность установить основные маршруты распространения культуры абрикоса, в том числе и оценить генетическое разнообразие генплазм в локальных генофондах абрикоса, включая Россию (Hormaza, 2002; Lopes et al., 2002; Romero et al., 2003; Zhebentyayeva et al., 2003; Messina et al., 2004; Sanchez-Perez et al., 2005; Yilmaz et al., 2012; Yilmaz, Gurcan, 2012; Krichena et al., 2014; Raji et al., 2014; Stepanov et al., 2019; Bourguiba et al., 2020; Anatov et al., 2022).

Цель данной работы – анализ генетической структуры селекционного материала абрикоса Горного ботанического сада ДФИЦ РАН, определение уровня генетического разнообразия и выяснение генеалогических отношений между родительскими формами и их потомством.

Материалы и методы

Объем выборки составил 28 образцов абрикоса из коллекции Горного ботанического сада ДФИЦ РАН, представляющих особый интерес для селекции в регионе (табл. 1). В качестве генетического материала взята коллекция сеянцев от свободного скрещивания таких пер-

Таблица 1. Образцы абрикоса, отобранные для генотипирования
Table 1. Apricot accessions selected for genotyping

Генотипы / Genotypes	Сокращение / Abbreviation
Группа «Краснощекого» / The Krasnoshchekiy group	
с. Краснощекий / cv. Krasnoshchekiy	Krasnoshch
Краснощекий × Крымский Медунец 1 / Krasnoshchekiy × Krymskiy Medunets 1	KrshXMdnc 1
Краснощекий × Крымский Медунец 2 / Krasnoshchekiy × Krymskiy Medunets 2	KrshXMdnc 2
Краснощекий × Крымский Медунец 3 / Krasnoshchekiy × Krymskiy Medunets 3	KrshXMdnc 3
Краснощекий × Крымский Медунец 4 / Krasnoshchekiy × Krymskiy Medunets 4	KrshXMdnc 4
Краснощекий × Крымский Медунец 5 / Krasnoshchekiy × Krymskiy Medunets 5	KrshXMdnc 5
Хибил Баквалеб × Краснощекий / Khibil Bakvaleb × Krasnoshchekiy	KBakXKrsh
Группа «Крымского Медунца» / The Krymskiy Medunets group	
с. Крымский Медунец / cv. Krymskiy Medunets	Medunetc
Крымский Медунец × Краснощекий 1 / Krymskiy Medunets × Krasnoshchekiy 1	MdncXKrsh 1
Крымский Медунец × Краснощекий 2 / Krymskiy Medunets × Krasnoshchekiy 2	MdncXKrsh 2
Крымский Медунец × Хонобах 1 / Krymskiy Medunets × Khonobakh 1	MdncXKh 1
Крымский Медунец × Хонобах 2 / Krymskiy Medunets × Khonobakh 2	MdncXKh 2
С-ц Крымского Медунца (ГЭБ) / Sdl. of Krymskiy Medunets (GEB)	S.Mdnc

Таблица 1. Окончание
Table 1. The end

Генотипы / Genotypes	Сокращение / Abbreviation
Группа «Шалаха» / The Shalakh group	
с. Шалах / cv. Shalakh	Shalakh
С-ц Шалаха № 1 / Sdl. of Shalakh No. 1	S.Shalah 1
С-ц Шалаха № 2 / Sdl. of Shalakh No. 2	S.Shalah 2
ф. Чугли 295 / f.*** from Chugli	295
ф. Чугли 298 / f. from Chugli 298	298
ф. Чугли 362 / f. from Chugli 362	362
ф. Чугли 285 / f. from Chugli 285	285
ф. Чугли 289 / f. from Chugli 289	289
ф. Чугли 293 / f. from Chugli 293	293
ф. Чугли 290 / f. from Chugli 290	290
Группа «Бухары» / The Bukhara group	
с. Бухара (Кулибухна) / cv. Bukhara (Kulibukhna)	Bukhara(Kul)
с. Бухара (Хаджалмахи) / cv. Bukhara (Khadjalmakhi)	Bukhara(Khadz)
С-ц Бухары (Хиндах) / Sdl. of Bukhara (Khindakh)	S.Bukhara
С-ц Бухары № 1 / Sdl. of Bukhara No. 1	S.Bukhar 1
С-ц Бухары № 2 / Sdl. of Bukhara No. 2	S.Bukhar 2

Примечание: с. – сорт; С-ц – сеянец от свободного опыления; ф. – формы абрикоса из Чугли
Note: cv. – cultivar; Sdl. – seedling from open pollination; f. – apricot form from Chugli

спективных для разведения в регионе сортов абрикоса, как ‘Краснощекий’, ‘Крымский Медунец’, ‘Шалах’ и ‘Бухара’. Четыре указанных сорта имеют различное происхождение. Так, сорт ‘Шалах’ происходит из Закавказья и является сортом народной селекции Армении (Kostina, 1936). Сорт ‘Краснощекий’ – восточно-европейского происхождения, имеет ряд клонов, незначительно различающихся между собой (Smykov, 1989; Eremin et al., 2009). ‘Крымский Медунец’ выведен в Государственном Никитском ботаническом саду К. Ф. Костиной и А. М. Шолоховым путем скрещивания сортов ‘Степняк’ и ‘Шалах’ (Gorina et al., 2020). В свою очередь, ‘Бухара’ является местным дагестанским сортом народной селекции (Asadulaev et al., 2020). Особый селекционный интерес представляют чуглинские формы абрикоса. Они получены от скрещивания сорта ‘Шалах’ с местными дагестанскими формами абрикоса с целью продвижения культуры в суровые условия Горного Дагестана и найдены в с. Нижнее Чугли Левашинского района (Дагестан), 1175 м н. у. м., в частном саду Омара Хаписова (Anatov, Osmanov, 2021). Также в исследовании задействован сорт ‘Хонобах’ – местный дагестанский сорт народной селекции.

Данная подборка интересна тем, что помимо чисто практических целей получения перспективных селекционных форм стоял и ряд теоретических задач. Одна из них – определение связи между сортами ‘Краснощекий’ и ‘Бухара’, поскольку их внешнее сходство по морфологии плода, вкусовым качествам может указывать на их родство, а также наличие ряда близких форм, совокупно относимых местными жителями к сорту ‘Бухара’. Другой задачей стояло установление влияния родительских генотипов на сходство и различия с потомками. Третья задача – оценка генотипической гетерозиготности форм для разных комбинаций скрещивания как основа успешности подбора родительских пар.

Экстракцию проб ДНК проводили методом ЦТАБ из тканей листа в фазу распускания (Murray et al., 1980). Для проведения генотипирования отобрали 11 SSR-маркеров, разработанных на абрикосе сибирском: H1-3, H2-79, H1-7, A1-63, H2-22, A1-17, A3-28-2, H2-16, A1-7, A3-9, H2-45 (Wang et al., 2014). Выбор данных маркеров для абрикоса обыкновенного обусловлен задачей пополнения имеющегося набора SSR-маркеров путем апробации маркеров, разработанных на близкородственных видах.

Для осуществления ПЦР произвели подбор оптимальных параметров, таких как концентрация компонентов и температурный режим реакции. В результате определили следующий оптимальный протокол: в общий объем ПЦР смеси (25 µL) входили 50 нг ДНК, 0,25 мМ dNTPs, 0,2 µМ каждого праймера; 2,5 µL 10-х буфера, 1 u Taq-полимеразы. Проводилась ПЦР по следующей программе: начальная денатурация – 3 минуты при 94°С, далее 35 циклов: денатурация при 94°С – 45 секунд, этап отжига при 58°С – 45 секунд, элонгация при 72°С – 45 секунд; заключительный этап – элонгация 4 минуты 30 секунд при 72°С. На приборе ABI prism 3130 провели оценку размеров ПЦР-продуктов. Полученные результаты обработали в программе Gene Mapper 4.1.

При анализе ряда генетических показателей использовали макрос для программы Microsoft Office Excel 2007 – GenAlEx 6.503. Анализ методом главных координат (PCoA) проводили в программе PAST version 4.0. Результаты генотипирования представлены в виде бинарной матрицы. Также осуществили байесовский анализ в программе STRUCTURE 2.3.4.

Результаты

Выборку из 28 генотипов абрикоса проанализировали с применением 11 SSR-маркеров (табл. 2). Одной из поставленных в работе задач была апробация маркеров, разработанных на абрикосе сибирском, на выборке сортов абрикоса обыкновенного с целью дальнейшего использования наиболее полиморфных маркеров. Наиболее простым параметром, отражающим полиморфизм маркеров, является количество установленных аллелей. Количество установленных аллелей у 11 апробированных маркеров варьировало в диапазоне от 2 аллелей (A1-17, H2-16) до 8 (A1-63, H2-45), в среднем – 5 аллелей на локус. Всего в сумме по всем использованным в работе маркерам получили 55 аллелей. Такие показатели, как число эффективных аллелей и индекс разнообразия Шеннона, позволяют более достоверно оценить полиморфизм маркера, так как оценивается не только число наблюдаемых аллелей, но и частота их встречаемости в выборке. Набольшими значениями параметров (число эффективных аллелей и индекс разнообразия Шеннона) обладал маркер H2-45 (Ne = 6,149; I = 1,925), наименьшими – маркеры A1-63 (Ne = 4,392; I = 1,707) и H2-79 (Ne = 3,580; I = 1,442). Исходя из приведенных выше параметров, к наиболее перспективным маркерам для дальнейшего анализа генофонда абрикоса обыкновенного можно отнести H2-45, A1-63, H2-79 и H1-3.

Также оценили средние значения маркеров по ряду генетических параметров – как для всей выборки, так и каждой группы образцов отдельно (табл. 3).

Количество образцов в зависимости от группы варьировало от 5 до 10. Среднее число аллелей по 11 SSR-маркерам представлено для различных групп в диапазоне от 4,273 до 3,273. Различия между самыми различимыми группами значений Ne и I незначительны: например, у группы «Шалаха» Ne = 2,719, I = 1,085, у группы «Краснощекого» Ne = 2,014, I = 0,782. Для большинства групп исследованных образцов значения наблюдаемой гетеро-

Таблица 2. Характеристики использованных в работе SSR-маркеров
Table 2. Characteristics of the SSR markers used in this study

	H1-3	H2-79	H1-7	A1-63	H2-22	A1-17
Na	7,000	6,000	4,000	8,000	4,000	2,000
Ne	3,416	3,580	1,579	4,392	1,936	1,849
I	1,416	1,442	0,750	1,707	0,943	0,652
	A3-28-2	**H2-16**	**A1-7**	**A3-9**	**H2-45**	
Na	4,000	2,000	7,000	3,000	8,000	
Ne	2,718	1,600	2,477	2,699	6,149	
I	1,096	0,562	1,295	1,044	1,925	

Примечание: Na – число аллелей; Ne – число эффективных аллелей; I – индекс Шеннона

Note: Na – number of alleles; Ne – number of effective alleles; I – Shannon Diversity Index

Таблица 3. Характеристики 4 групп отобранных образцов абрикоса
Table 3. Characteristics of the four groups of selected apricot accessions

Группы образцов / Groups of accessions	N	Na	Ne	I	Ho	He	F
«Краснощекого» / Krasnoshchekiy group	7	3,273	2,014	0,782	0,364	0,422	0,098
«Крымского Медунца» / Krymskiy Medunets group	6	3,455	2,429	0,960	0,682	0,542	–0,262
«Шалаха» / Shalakh group	10	4,273	2,719	1,085	0,727	0,574	–0,266
«Бухары» / Bukhara group	5	3,455	2,265	0,893	0,509	0,484	–0,056
Общая выборка / Entire set	28	5,000	2,945	1,167	0,588	0,598	–0,121

Примечание: N – число образцов; Na – число аллелей; Ne – число эффективных аллелей; I – индекс Шеннона; Ho – наблюдаемая гетерозиготность; He – ожидаемая гетерозиготность; F – индекс фиксации

Note: N – number of accessions; Na – number of alleles; Ne – number of effective alleles; I – Shannon Diversity Index; Ho – observed heterozygosity; He – expected heterozygosity; F – Fixation Index

зиготности превышали значения ожидаемой гетерозиготности, что отразилось на отрицательном значении индекса фиксации.

Проведенная в программе Past кластеризация исследуемых образцов методом PCoA позволила выявить общие закономерности распределения сортов и генотипов (рис. 1). На плоскости координат в правой части компактно сгруппированы сеянцы, полученные от скрещивания абрикоса сорта ‘Краснощекий’. В центральной верхней части графика расположены генотипы, полученные от скрещивания сорта ‘Бухара’, и генотип сорта ‘Бухара’ из Кулибухны, а генотип сорта ‘Бухара’ из Хаджалмахи занимает обособленное положение. Установлено, что два генотипа, относимых к сорту ‘Бухара’, оказались различного генетического происхождения, в связи с чем отнесение генотипа из Хаджалмахи к сорту ‘Бухара’ вызывает сомнения. Сеянцы, в родителях которых имеются обозначенные выше сорта, концентрируются в области рядом с их материнским родителем. Соответственно, сеянцы, полученные от материнского растения сорта ‘Крымский Медунец’: ‘Крымский Медунец’ × ‘Краснощекий 1’, ‘Крымский Медунец’ × ‘Краснощекий 2’ и сеянец сорта ‘Крымский Медунец’ – расположены рядом с сортом ‘Крымский Медунец’. Два сеянца от скрещивания ‘Крымский Медунец’ × ‘Хонобах’ расположены в левой части графика рядом с сеянцами из Чугли. Один сеянец ‘Краснощекий’ × ‘Крымский Медунец’ находится в нижней части графика равноудаленно как от сорта ‘Краснощекий’, так и от сорта ‘Крымский Медунец’. Все сеянцы из Чугли расположены в левой части графика.

Результаты кластеризации в программе STRUCTURE 2.3.4 позволили получить сведения, дополняющие информацию о распределении сортов методом PCoA (рис. 2). Для анализа генетического родства было выбрано число кластеров равное 2 (K = 2). Соответственно происхождению сеянцев и сортов были установлены четыре группы генотипов. Для групп «Шалаха» и «Крымского Медунца» было характерно превалирование первого кластера. Группа «Бухары» включала генотипы как с преобладанием первого, так и второго кластера. Группа «Краснощекого» была представлена вторым кластером, за исключением генотипа ‘Краснощекий’ × ‘Медунец 4’.

Обсуждение результатов

Все задействованные в работе SSR-маркеры дали полиморфные продукты в ходе ПЦР. Среднее количество аллелей, выявленных у данных маркеров на культуре абрикоса обыкновенного (5 аллелей на локус) в проведенной нами работе, сходно со средним количеством аллелей, выявленных на выборке абрикоса сибирского (5,75 аллелей на локус) в исследовании 2014 года (Wang et al., 2014). Данный факт указывает на перспективность внедрения в генетическую практику использования SSR, разработанных на абрикосе сибирском, для изучения генетического разнообразия абрикоса обыкновенного.

Сведения, полученные в ходе генетического анализа селекционного материала абрикоса с использованием SSR-маркеров, позволяют судить о генетическом разнообразии задействованных генотипов.

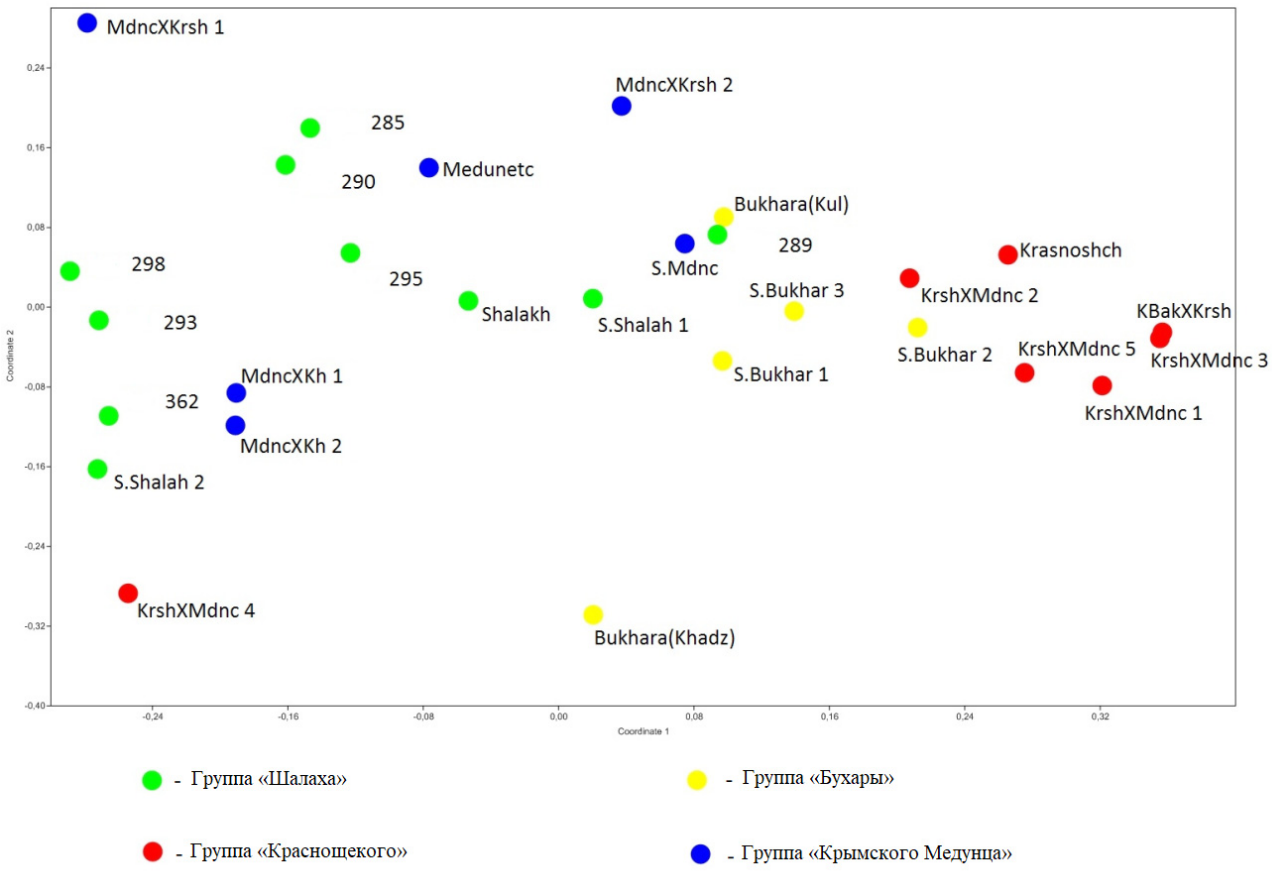


Рис. 1. График PCoA исследуемых образцов абрикоса

Fig. 1. PCoA scatter graph of the studied apricot accessions

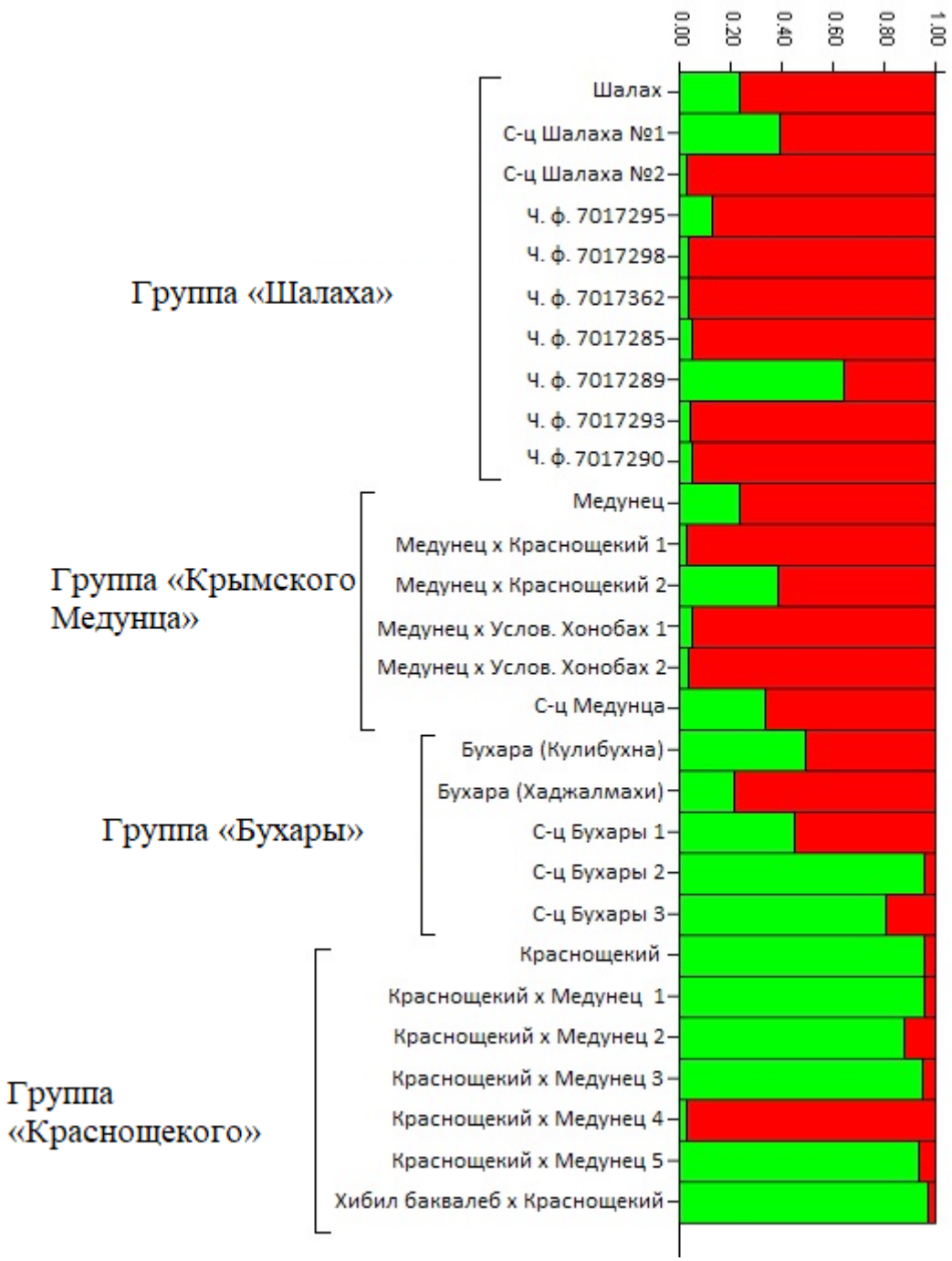


Рис. 2. График Байесовского анализа исследуемых образцов абрикоса

Fig. 2. Bayesian analysis graph of the studied apricot accessions

Стоит отметить, что сопоставление результатов оценки генетического полиморфизма мировых коллекций абрикоса обыкновенного затруднено фактом использования разных наборов SSR-маркеров в каждой отдельной работе. Тем не менее использование средних значений параметров по маркерам позволяет минимизировать данную проблему.

В проанализированных нами работах по изучению локальных генофондов абрикоса с применением SSR-маркеров среднее количество аллелей на локус варьировало от 1,73 до 15,143, в среднем – 7,77. Данный показатель в значительной степени зависел от размеров выборки. При сопоставлении литературных данных с полученными в ходе исследования результатами (5 аллелей на локус) можно утверждать, что выявленное количество аллельных вариантов можно отнести к средним значениям для мирового генофонда.

Однако в большинстве генетических исследований коллекций абрикоса показатели Ne и I выше полученных при оценке нашей выборки (Maghuly et al., 2006; Khan et al., 2008; Martínez-Mora et al., 2009; Bourguiba et al., 2010; Zhang et al., 2014; Bourguiba et al., 2015; Liu et al., 2015). Установленные относительно низкие значения параметров Ne и I для отдельных групп сортов свидетельствуют об ограниченном количестве исходных родительских форм. В свою очередь, исходя из высоких значений наблюдаемой гетерозиготности селекционных форм, можно утверждать о генетической отдаленности подо-

бранных для скрещивания родительских пар. Таким образом, подход, основанный на скрещивании контрастного по происхождению селекционного материала, позволяет сохранить генетическое разнообразие культивируемого вида и избежать генетического обеднения генофонда. Между группами образцов не было выявлено значимых расхождений в значениях основных генетических параметров (Na, Ne, I, Ho, He и F); данный факт указывает на общие закономерности, характерные для выборки в целом: низкие показатели генетического разнообразия (Ne, I) и высокие значения наблюдаемой гетерозиготности (Ho).

В свою очередь, проведенный в данном исследовании анализ дает возможность установить родственные взаимоотношения внутри оцениваемой выборки. Так, генетический анализ с помощью SSR служит надежным инструментом в достоверной оценке родительских форм полученных сеянцев и способом сортовой идентификации в случае возникновения сомнений в сортовой принадлежности образца. В целом по ряду групп сеянцев было подтверждено их происхождение от известных родителей. К таким группам можно отнести сеянцы от скрещивания сортов ‘Крымский Медунец’ × ‘Краснощекий’, ‘Краснощекий’ × ‘Крымский Медунец’, ‘Крымский Медунец’ × ‘Хонобах’, сеянцы от свободного опыления сорта ‘Бухара’, сеянцы из Чугли. Однако при анализе селекционного материала было выявлено значительное расхождение в аллельном наборе сеянца ‘Краснощекий’ × ‘Крымский Медунец 4’ от остальной группы сеянцев идентичного происхождения. Полученные результаты ставят под сомнение его происхождение от данных родителей.

Исходя из данных кластеризации в программе STRUCTURE 2.3.4 выявили два контрастных источника формирования изученной выборки сортов. Обособленное положение в выборке заняли сорт ‘Краснощекий’ и основная часть его сеянцев. Так как сорт ‘Краснощекий’ – европейского происхождения, сформированный кластер, возможно, отражает вклад европейского генофонда в выборку. Второй кластер включает генотипы из Чугли и, предположительно, представляет местный генофонд с генетическим вкладом сорта ‘Шалах’ закавказского происхождения. Данная картина в общих чертах согласуется с результатами PCoA-анализа: так, генотипы из Чугли занимают левый угол, а ‘Краснощекий’ и его сеянцы – верхнюю правую часть графика.

Заключение

Таким образом, использование SSR-маркеров для генетического анализа селекционного материала продемонстрировало свою эффективность. Маркеры были успешно задействованы в сортовой идентификации образцов абрикоса. Высокий уровень полиморфизма выявили у маркеров H1-3, H2-79, A1-63. Применение данной маркерной системы в качестве инструмента оценки родства изученных генотипов позволило подтвердить их происхождение. Данные, полученные в ходе генотипирования, послужили основой в оценке генетического разнообразия изученного селекционного материала.

Установлено, что два генотипа, относимых к сорту ‘Бухара’, оказались различного генетического происхождения, при этом фенотипических различий по плодам не выявлено, что подтверждает важность проведения генетического анализа при паспортизации сортов. Многомерный анализ генотипов абрикоса показал группирование их на два кластера.

Комплексное изучение коллекции абрикоса по 11 SSR-маркерам показало большое количество гетерозигот у гибридных сеянцев относительно ожидаемых значений, что указывает на сильную генетическую отдаленность подобранных для скрещивания родительских пар. Наибольшей гетерозиготностью обладали сеянцы от скрещивания сортов ‘Крымский Медунец’ × ‘Краснощекий’, ‘Краснощекий’ × ‘Крымский Медунец’’, ‘Крымский Медунец’ × ‘Хонобах’. В конечном итоге, исходя из полученных в работе сведений, сделано заключение об основных источниках формирования исследованной части дагестанского генофонда абрикоса.

References / Литература

Anatov D., Osmanov R. Phenotypic diversity of apricot cultivars derived from of Shalakh. variety. *BIO Web of Conferences*. 2021;34:02006. DOI: 10.1051/bioconf/20213402006

Anatov D.M., Suprun I.I., Stepanov I.V., Tokmakov S.V. Genetic diversity analysis of apricots from Dagestan using SSR markers. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2022;183(4):132-140. DOI: 10.30901/2227-8834-2022-4-132-140

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: 15.09.2023].

Bourguiba H., Batnini M.A., Krichen L., Trifi-Farah N., Audergon J.M. Population structure and core collection construction of apricot (*Prunus armeniaca* L.) in North Africa based on microsatellite markers. *Plant Genetic Resources*. 2015;15(1):21-28. DOI: 10.1017/S1479262115000313

Bourguiba H., Krichen L., Audergon J.M., Khadari B. Impact of mapped SSR markers on the genetic diversity of apricot (*Prunus armeniaca* L.) in Tunisia. *Plant Molecular Biology Reporter*. 2010;28(4):578-587. DOI: 10.1007/s11105-010-0189-x

Bourguiba H., Scotti I., Sauvage C., Zhebentyayeva T., Ledbetter C., Krška B. et al. Genetic structure of a worldwide germplasm collection of *Prunus armeniaca* L. reveals three major diffusion routes for varieties coming from the species’ center of origin. *Frontiers in Plant Science*. 2020;11:638. DOI: 10.3389/fpls.2020.00638

Dragavtseva I.A., Savin I.Yu., Klyukina A.V. Estimation of environmental resources of fruit trees’ bearing in the South of Russia in the conditions of a climate change (exemplified by apricot in Krasnodar Territory). *Bulletin of the State Nikita Botanical Gardens*. 2019;(132):37-44. [in Russian] (Драгавцева И.А., Савин И.Ю., Клюкина А.В. Оценка экологических ресурсов плодоношения плодовых культур на юге России в условиях изменения климата (на примере абрикоса в Краснодарском крае). *Бюллетень Государственного Никитского ботанического сада*. 2019;(132):37-44). DOI: 10.25684/NBG.boolt.132.2019.04

Eremin G.V., Zaremuk R.Sh., Alekhina E.M., Dragavtseva I.A., Eremina O.V., Eremin V.G. Atlas of the best fruit and berry crop cultivars in Krasnodar Territory. Vol. 2. Stone fruits (Atlas luchshikh sortov plodovykh i yagodnykh kultur Krasnodarskogo kraya. T. 2. Kostochkovye kultury). Krasnodar; 2009. [in Russian] (Еремин Г.В., Заремук Р.Ш., Алехина Е.М., Драгавцева И.А., Еремина О.В., Еремин В.Г. Атлас лучших сортов плодовых и ягодных культур Краснодарского края. Т. 2. Косточковые культуры. Краснодар; 2009).

Gaziev M.A., Asadulaev Z.M., Abdullatipov R.A. Genetic resources of fruit crops in Mountain Dagestan: Album-catalogue (Geneticheskiye resursy plodovykh kultur Gornogo Dagestana: Albom-katalog). Makhachkala: ALEF; 2009. [in Russian] (Газиев М.А., Асадулаев З.М., Абдуллатипов Р.А. Генетические ресурсы плодовых культур Горного Дагестана: Альбом-каталог. Махачкала: АЛЕФ; 2009).

Gorina V.M., Korzin V.V., Lukicheva L.A., Polyanichenko E.V., Richter A.A. Annotated catalogue of cultivars and promising breeding forms of apricot from the collection of Nikita Botanical Gardens (Annotirovanny katalog sortov i perspektivnykh selektsionnykh form abrikosa kollektsii Nikitskogo botanicheskogo sada). Simferopol; 2020. [in Russian] (Горина В.М., Корзин В.В., Лукичева Л.А., Полянченко Е.В., Рихтер А.А. Аннотированный каталог сортов и перспективных селекционных форм абрикоса коллекции Никитского ботанического сада. Симферополь; 2020).

Gorina V.M., Smykov V.K., Richter A.A. Apricot genofund and the perspectives of its using. In: L.P. Simirenko, V.K. Smykov (eds). *Collected Scientific Works. Vol. 132. Genofund of South Fruit Crops and Its Use*. Yalta: State Nikita Botanical Gardens; 2010. p.95-106. [in Russian] (Горина В.М., Смыков В.К., Рихтер А.А. Генофонд абрикоса и перспективы его использования. В кн.: *Сборник научных трудов. Том 132. Генофонд южных плодовых культур и его использование* / под ред. Л.П. Симиренко, В.К. Смыкова. Ялта: Государственный Никитский ботанический сад; 2010. С.95-105).

Hormaza J.I. Molecular characterization and similarity relationships among apricot (*Prunus armeniaca* L.) genotypes using simple sequence repeats. *Theoretical and Applied Genetics*. 2002;104(2-3):321-328. DOI: 10.1007/s001220100684

Khan M.A., Maghuly F., Borroto-Fernandez E.G., Pedryc A., Katinger H., Laimer M. Genetic diversity and population structure of apricot (*Prunus armeniaca* L.) from Northern Pakistan using simple sequence repeats. *Silvae Genetica*. 2008;57(1-6):157-164. DOI: 10.1515/sg-2008-0024

Kostina K.F. Apricot (Abrikos). Leningrad: VASKhNIL; 1936. [in Russian] (Костина К.Ф. Абрикос. Ленинград: ВАСХНИЛ; 1936).

Krichen L., Audergon J.M., Trifi-Farah N. Assessing the genetic diversity and population structure of Tunisian apricot germplasm. *Scientia Horticulturae*. 2014;172(5):86-100. DOI: 10.1016/j.scienta.2014.03.038

Liu M.P., Du H.Y., Zhu G.P., Fu D.L., Tana W.Y. Genetic diversity analysis of sweet kernel apricot in China based on SSR and ISSR markers. *Genetics and Molecular Research*. 2015;14(3):9722-9729. DOI: 10.4238/2015.August.19.4

Lopes M.S., Sefc K.M., Laimer M., Da Câmara Machado A. Identification of microsatellite loci in apricot. *Molecular Ecology Notes*. 2002;2(1):24-26. DOI: 10.1046/j.1471-8286.2002.00132.x

Maghuly F., Borroto-Fernandez E.G., Zelger R., Marschall K., Katinger H., Laimer M. Genetic differentiation of apricot (*Prunus armeniaca* L.) cultivars with SSR markers. *European Journal of Horticultural Science.* 2006;71(3):129-134.

Maghuly F., Fernandez E.B., Ruthner Sz. Pedryc A., Laimer M. Microsatellite variability in apricots (*Prunus armeniaca* L.) reflects their geographic origin and breeding history. *Tree Genetics and Genomes.* 2005;1(4):151-165. DOI: 10.1007/s11295-005-0018-9

Martínez-Mora C., Rodríguez J., Cenis J.L., Ruiz-García L. Genetic variability among local apricots (*Prunus armeniaca* L.) from the Southeast of Spain. *Spanish Journal of Agricultural Research*. 2009;7(4):855-868. DOI: 10.5424/sjar/2009074-1099

Messina R., Lain O., Marrazzo M.T. Cipriani G., Testolin R. New set of microsatellite loci isolated in apricot. *Molecular Ecology Notes*. 2004;4(3):432-434. DOI: 10.1111/j.1471-8286.2004.00674.x

Murray M.G., Thompson W.F. Rapid isolation of high molecular weight plant DNA. *Nucleic Acids Research*. 1980;8(19):4321-4325. DOI: 10.1093/nar/8.19.4321

Raji R., Jannatizadeh A., Fattahi R., Esfahlani M.A. Investigation of variability of apricot (*Prunus armeniaca* L.) using morphological traits and microsatellite markers. *Scientia Horticulturae*. 2014;176:225-231. DOI: 10.1016/j.scienta.2014.06.033

Results of the All-Russian Agricultural Census of 2016: In 8 volumes. Vol. 4. Arable areas under agricultural crops and areas under perennial plantations and berry crops. Book. 1. Areas under crops and perennial plantations (Itogi Vserossiyskoy selskokhozyaystvennoy perepisi 2016 goda: V 8 tomakh. T. 4. Posevnye ploshchadi selskokhozyaystvennykh kultur i ploshchadi mnogoletnikh nasazhdeniy i yagodnykh kultur. Kn. 1. Ploshchadi selskokhozyaystvennykh kultur i mnogoletnikh nasazhdeniy). Moscow: Statistika Rossii; 2018. [in Russian] (Итоги Всероссийской сельскохозяйственной переписи 2016 года: В 8 т. Т. 4. Посевные площади сельскохозяйственных культур и площади многолетних насаждений и ягодных культур. Кн. 1. Площади сельскохозяйственных культур и многолетних насаждений. Москва: Статистика России; 2018).

Romero C., Pedryc A., Muñoz V. Llacer G., Badenes M.L. Genetic diversity of different apricot geographical groups determined by SSR markers. *Genome*. 2003;46(2):244-252. DOI: 10.1139/g02-128

Sánchez-Pérez R., Ruiz D., Dicenta F. Egea J., Martínez-Gómez P. Application of simple sequence repeat (SSR) markers in apricot breeding: molecular characterization, protection, and genetic relationships. *Scientia Horticulturae*. 2005;103(3):305-315. DOI: 10.1016/j.scienta.2004.06.009

Smykov V.K. Apricot (Abrikos). Moscow: Agropromizdat; 1989. [in Russian] (Смыков В.К. Абрикос. Москва: Агропромиздат; 1989).

Stepanov I.V., Suprun I.I., Anatov D.M., Lobodina E.V., Osmanov R.M. SSR-analysis of some apricot varieties (*Prunus armeniaca* L.) of the Dagestan eco-geographical subgroup. *Horticulture and Viticulture*. 2019;(4):16-20. [in Russian] (Степанов И.В., Супрун И.И., Анатов Д.М., Лободина Е.В., Османов Р.М. SSR-анализ некоторых сортов абрикоса (*Prunus armeniaca* L.) дагестанской эколого-географической подгруппы. *Садоводство и виноградарство*. 2019;(4):16-20). DOI: 10.31676/0235-2591-2019-4-16-20

Wang Z., Liu H., Liu J., Li Y., Wu R., Pang X. Mining new microsatellite markers for Siberian apricot (*Prunus sibirica* L.) from SSR-enriched genomic library. *Scientia Horticulturae.* 2014;166:65-69. DOI: 10.1016/j.scienta.2013.12.004

Yilmaz K.U., Gurcan K. Genetic diversity in apricot. In: M. Çalışkan (ed.). *Genetic Diversity in Plants*. London: InTech; 2012. p.249-270. DOI: 10.5772/33361

Yilmaz K.U., Paydas S., Dogan S., Kafkas S. Genetic diversity analysis based on ISSR, RAPD and SSR among Turkish apricot germplasms in Iran Caucasian eco-geographical group. *Scientia Horticulturae*. 2012;138:138-143. DOI: 10.1016/j.scienta.2012.02.017

Zhang Q.P., Liu D.C., Liu S., Liu N., Wei X., Zhang A.M. et al. Genetic diversity and relationships of common apricot (*Prunus armeniaca* L.) in China based on simple sequence repeat (SSR) markers. *Genetic Resources and Crop Evolution*. 2013;61(2):357-368. DOI: 10.1007/s10722-013-0039-4

Zhebentyayeva T.N., Reighard G.L., Gorina V.M., Abbott A.G. Simple sequence repeat (SSR) analysis for assessment of genetic similarity in apricot germplasm. *Theoretical and Applied Genetics*. 2003;106(3):435-444. DOI: 10.1007/s00122-002-1069-z

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, Республика Дагестан, Махачкала, ул. М. Гаджиева, 45, djalal@list.ru, https://orcid.org/0000-0002-6725-4086

Иван Иванович Супрун, кандидат биологических наук, заведующий функциональным научным центром, Северо-Кавказский федеральный научный центр садоводства, виноградарства, виноделия, 350901 Россия, Краснодар, ул. 40 лет Победы, 39, supruni@mail.ru, https://orcid.org/0000-0003-0355-8395

Илья Владимирович Степанов, младший научный сотрудник, Северо-Кавказский федеральный научный центр садоводства, виноградарства, виноделия, 350901 Россия, Краснодар, ул. 40 лет Победы, 39, ivstepanof@gmail.com, https://orcid.org/0000-0002-6251-300X

Руслан Маликович Османов, младший научный сотрудник, Дагестанский федеральный исследовательский центр Российской академии наук, Горный ботанический сад – обособленное подразделение ДФИЦ РАН, 367000 Россия, Республика Дагестан, Махачкала, ru.osmanov@mail.ru, https://orcid.org/0000-0002-4857-6354

Сергей Вячеславович Токмаков, кандидат биологических наук, и. о. заведующего лабораторией, Северо-Кавказский федеральный научный центр садоводства, виноградарства, виноделия, 350901 Россия, Краснодар, ул. 40 лет Победы, 39, ad-a-m@mail.ru, https://orcid.org/0000-0002-2092-7757

Information about the authors

Dzhalaludin M. Anatov, Cand. Sci. (Biology), Senior Researcher, Dagestan Federal Research Center of the Russian Academy of Sciences, Mountain Botanical Garden – a separate division of the DFRC RAS, 45 M. Gadzhieva St., Makhachkala 367000, Republic of Dagestan, Russia, djalal@list.ru, https://orcid.org/0000-0002-6725-4086

Ivan I. Suprun, Cand. Sci. (Biology), Head of a Functional Scientific Center, North Caucasian Federal Scientific Center of Horticulture, Viticulture, Wine-making, 39 40 let Pobedy St., Krasnodar 350901, Russia, supruni@mail.ru, https://orcid.org/0000-0003-0355-8395

Ilya V. Stepanov, Associate Researcher, North Caucasian Federal Scientific Center of Horticulture, Viticulture, Wine-making, 39 40 let Pobedy St., Krasnodar 350901, Russia, ivstepanof@gmail.com, https://orcid.org/0000-0002-6251-300X

Ruslan M. Osmanov, Associate Researcher, Dagestan Federal Research Center of the Russian Academy of Sciences, Mountain Botanical Garden – a separate division of the DFRC RAS, 45 M. Gadzhieva St., Makhachkala 367000, Republic of Dagestan, Russia, ru.osmanov@mail.ru, https://orcid.org/0000-0002-4857-6354

Sergey V. Tokmakov, Cand. Sci. (Biology), Acting Head of a Laboratory, North Caucasian Federal Scientific Center of Horticulture, Viticulture, Wine-making, 39 40 let Pobedy St., Krasnodar 350901, Russia, ad-a-m@mail.ru, https://orcid.org/0000-0002-2092-7757

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 01.11.2023; одобрена после рецензирования 25.10.2024; принята к публикации 03.12.2024.
The article was submitted on 01.11.2023; approved after reviewing on 25.10.2024; accepted for publication on 03.12.2024.

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

Научная статья
УДК 633.367.2:631.526.3
DOI: 10.30901/2227-8834-2024-4-186-195

CC BY

Разнообразие коллекции *Lupinus angustifolius* L. ВИР по окраске соцветий

Е. В. Власова[1], Г. П. Егорова[2]

[1] *Федеральный научный селекционно-технологический центр садоводства и питомниководства, Москва, Россия*

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

Автор, ответственный за переписку: Елена Викторовна Власова, stevlas@yandex.ru

Актуальность. Фенотипическое разнообразие *Lupinus angustifolius* L. динамически расширяется из-за рекомбиногенеза и мутаций. Поэтому сложившиеся представления о разнообразии окраски соцветий у люпина узколистного нуждаются в регулярном обновлении.
Материалы и методы. Объектом исследования служили 887 образцов люпина узколистного коллекции ВИР. Морфологические описания образцов проводили в 2009–2023 гг. в условиях полевого опыта в Московской области РФ. Многолетние наблюдения позволили оценить возможные модификации окраски соцветий в варьирующих погодных условиях.
Результаты. В генофонде выявлено 15 биотипов, которые различались по антоциановой пигментации отдельных частей соцветия: флага, крыльев и лодочки цветка, а также оси соцветия. Биотипы характеризовались также индивидуальными особенностями окраски семядолей, листьев, стебля и семян. Проведена сверка фенотипических характеристик биотипов с диагностическими признаками внутривидовых таксонов и известных генов окраски цветка.
Заключение. Выявлены 3 новые разновидности и 6 подразновидностей. Установлены вероятные носители генов как основной окраски цветка – *roseus* (*fco 1*), *violaceus* (*fco 3*), *albus* (*fco 4*), *leucospermus* (*fco 2[1]*, *fco 2[2]*), так и ее модификаций – *Supercoeruleus*, *dispersus*, *discolor*, *albiflorus*. Описания некоторых биотипов не соответствовали данным о фенотипической экспрессии ни одного из известных генов, что указывало на наличие новых мутаций, рекомбинаций либо неизученных ассоциаций генов.

Ключевые слова: люпин узколистный, окраска цветка, внутривидовое разнообразие, антоцианы

Благодарности: работа выполнена в рамках реализации государственных заданий Федерального научного селекционно-технологического центра садоводства и питомниководства № 0432-2021-0003 «Сохранить, пополнить, изучить генетические коллекции сельскохозяйственных растений и создать репозитории плодовых и ягодных культур, заложенные свободными от вредоносных вирусов растениями» и в соответствии с тематическим планом ВИР по проекту № FGEM-2022-0002 «Выявление возможностей генофонда бобовых культур для оптимизации их селекции и диверсификации использования в различных отраслях народного хозяйства».
Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы.

Для цитирования: Власова Е.В., Егорова Г.П. Разнообразие коллекции *Lupinus angustifolius* L. ВИР по окраске соцветий. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2024;185(4):186-195. DOI: 10.30901/2227-8834-2024-4-186-195

© Власова Е.В., Егорова Г.П., 2024

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

Original article
DOI: 10.30901/2227-8834-2024-4-186-195

Diversity of VIR's collection of *Lupinus angustifolius* L. in the inflorescence color

Elena V. Vlasova[1], Galina P. Egorova[2]

[1] *Federal Horticultural Center for Breeding, Agrotechnology and Nursery, Moscow, Russia*

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

Corresponding author: Elena V. Vlasova, stevlas@yandex.ru

Background. The phenotypic structure of *Lupinus angustifolius* L. is dynamically expanding due to genetic recombinations and mutagenesis. Therefore, the existing concepts of the inflorescence color diversity in narrowleaf lupine need regular updating.
Materials and methods. Research materials consisted of 887 narrowleaf lupine accessions from the VIR collection. Their morphological descriptions were made in 2009–2023 during field trials under the conditions of Moscow Province, Russia. Long-term observations made it possible to evaluate probable color modifications in inflorescences under varying weather conditions.
Results. The lupine gene pool was divided into 15 biotypes differing in the anthocyanin pigmentation of separate inflorescence parts, such as the vexillum, wings, and keel, as well as the inflorescence axis. Individual color features of cotyledons, leaves, stem, and seeds also characterized the biotypes. Phenotypic characteristics of lupine biotypes were compared with diagnostic traits of intraspecific taxa and known genes for flower color.
Conclusion. Three new varieties and six new subvarieties were marked out for narrowleaf lupine. Probable carriers of genes responsible for the flower's basic color: *roseus* (*fco 1*), *violaceus* (*fco 3*), *albus* (*fco 4*), and *leucospermus* (*fco 2*[1], *fco 2*[2]), and its modifications: *Supercoeruleus*, *dispersus*, *discolor*, and *albiflorus*, were identified. Descriptions of some biotypes failed to agree with the data on any known gene's phenotypic expression, which attested to the presence of new mutations, recombinations, or unstudied gene associations.

Keywords: narrowleaf lupine, flower color, intraspecific diversity, anthocyanins

Acknowledgements: the research was carried out within the framework of the state tasks assigned to the Federal Horticultural Center for Breeding, Agrotechnology and Nursery, No. 0432-2021-0003 "Preserve, replenish, and study genetic collections of agricultural plants and establish repositories of fruit and berry crops planted free of viruses", and the N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources (VIR), No. FGEM-2022-0002 "Identifying possibilities in the genetic diversity of leguminous crops to optimize their breeding and diversify uses in various sectors of the national economy".
The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work.

For citation: Vlasova E.V., Egorova G.P. Diversity of VIR's collection of *Lupinus angustifolius* L. in the inflorescence color. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2024;185(4):186-195. DOI: 10.30901/2227-8834-2024-4-186-195

Введение

Окраска венчика у самоопыляемого вида *Lupinus angustifolius* L. наследуется по типу комплементарного взаимодействия неаллельных генов. Синюю расцветку определяет блок доминантных генов дикого типа (Kuptsov, Takunov, 2006). Наличие рецессивных моногенных мутаций в одном из локусов обуславливают розовую (*roseus*), фиолетовую (*violaceus*), бледно-фиолетовую (*albus*) либо бело-фиолетовую (*leucospermus*) окраску (Hackbarth, 1957; Maysuryan, Atabekova, 1974; Gladstones, 1998). Присутствие двух и большего числа неаллельных рецессивных генов обуславливает чисто-белую окраску цветка (Kuptsov, Takunov, 2006). Помимо генов, определяющих основной цвет, существует ряд генов, изменяющих интенсивность окраски либо добавляющих в палитру дополнительные оттенки. J. Mikołajczyk (1966) описал фенотипический эффект рецессивных генов, снижающих количество пигмента в нижних частях лепестков (*discolor*) и осветляющих окраски венчика (*dispersus*) у розово- и синецветковых биотипов, а также определяющих серовато-синюю (*subcoeruleus*) и беловато-синюю (*subalbidus*) окраску цветка. Он обнаружил рецессивный ген *albiflorus*, который в сочетании с геном *roseus* обуславливает формирование белых лепестков с желтоватым оттенком. Тем же автором выявлен доминантный ген *Supercoeruleus*, который способствует интенсификации синтеза синего пигмента. Под влиянием этого гена синие цветки приобретают более интенсивную окраску, а у розовых цветков появляется фиолетовый оттенок.

Следует отметить, что по данным многочисленных источников (Hackbarth, 1957; Mikołajczyk, 1966; Maysuryan, Atabekova, 1974), большинство генов окраски цветка (*leucospermus*, *albus*, *violaceus*, *subcoeruleus*, *discolor*, *subalbidus*, *dispersus*, *albiflorus*) обладают плейотропным эффектом на окраску семян, семядолей, стебля и листьев. Взаимосвязь этих признаков можно проследить по классификации, разработанной Б. С. Курловичем и А. К. Станкевич (Kurlovich, Stankevich, 1990), представленной позднее в ряде других источников (Kurlovich, Stankevich, 2002; Kurlovich, 2019). Свои дополнения внесли в нее другие исследователи (Kuptsov, Takunov, 2006; Vlasova, 2015). Классификация представляет собой систему внутривидовых таксонов (разновидностей – varieties и подразновидностей – subvarieties). Разновидности выделены по окраске цветка и семян, подразновидности – по окраске вегетативных органов. Классификация используется при апробации посевов, способствует поддержанию аутентичности образцов коллекций в ходе их репродуцирования и необходима генетикам для установления сцепления генов (Vishnyakova et al., 2021). Она дает представление о фенотипическом разнообразии вида, знание которого необходимо для решения проблемы сокращения генетического полиморфизма среди возделываемых сортов (Cowling, 2020; Vishnyakova et al., 2020) и проведения молекулярно-генетических исследований (Plewiński et al., 2019). Однако спектр рекомбинационной изменчивости *L. angustifolius* динамически расширяется под влиянием гибридизации и мутагенеза (Kuptsov, Popov, 2019). Поэтому сложившиеся представления о фенотипической структуре вида нуждаются в периодическом обновлении. Селекционный материал, регулярно пополняющий коллекцию ВИР, представляет интерес для такого рода наблюдений (Kushnareva et al., 2020; Vishnyakova et al., 2021).

Цель исследования – систематизация данных о разнообразии окраски частей соцветий у *L. angustifolius* по результатам многолетнего изучения мировой коллекции ВИР (2009–2023 гг.).

Материалы и методы

Коллекция *Lupinus angustifolius* ВИР содержит 887 образцов из 26 стран мира. Основную массу коллекции составляют местные сорта (88%), сорта научной селекции и другой селекционный материал (Vishnyakova et al., 2021). Объектом исследования служили образцы коллекции ВИР, которые высевали с целью обновления репродукций семян (осуществляется не реже чем через каждые 5–7 лет) либо экологического изучения новых образцов (ведется в течение трех лет подряд) в соответствии с методикой ВИР (Vishnyakova et al., 2010). Растения выращивали в полевых условиях на базе Федерального научного селекционно-технологического центра садоводства и питомниководства (ФНЦ садоводства) в п. Михнево Ступинского района Московской области в 2009–2023 гг. Морфологическое описание образцов проводили с использованием «Международного классификатора СЭВ рода *Lupinus* L.» (Stepanova et al., 1985) и с учетом существующих таксонов во внутривидовой классификации (Kurlovich, Stankevich, 1990, 2002; Kuptsov, Takunov, 2006; Vlasova, 2015; Kurlovich, 2019). Ежегодно, в соответствии с планом, делали описания не менее 200 образцов. Таким образом, по каждому образцу коллекции ВИР получены результаты не менее чем трех лет наблюдений, оценено сходство данных и варианты модификации окраски в изменяющихся погодных условиях. В тех случаях, когда образцы не удавалось отнести к определенной разновидности и подразновидности в соответствии с классификацией из-за несоответствия характеристик, их дополнительно высевали несколько лет подряд для уточнения фенотипа.

Результаты и обсуждение

Внутривидовое разнообразие *L. angustifolius* по окраске вегетативных и генеративных органов удобно описывать путем сравнения с нормальным, «диким» типом, морфологическая характеристика которого общепризнана и не вызывает сомнений (Hallqvist, 1921; Hackbarth, 1957; Gladstones, 1998; Kurlovich, 2002; Kuptsov, Takunov, 2006):

Окраска соцветия (рис. 1, a–c). Флаг цветка синий. Крылья синие с пятном розово-фиолетового цвета в верхней трети и синевато-белой окраской в нижней части. Жилки синего цвета, светлеющие ближе к основанию. Лодочка белая с синими жилками и с интенсивно окрашенным темно-синим кончиком. Чашелистики зеленые с синей пигментацией бороздок, жилок и краев. Прицветники и прицветнички содержат антоциановый пигмент, но рано опадают. Пурпурная пигментация оси соцветия в верхней части интенсивная, в базальной бледнеет и исчезает. С возрастом окраска цветка становится более интенсивной.

Окраска семян (рис. 1, d). Семена пестрые, трехцветные. Фон серый (некоторые описывают его как серо-синий). Коричневые (ржаво-коричневые, темно-коричневые, бурые) пятна образуют сетчатый рисунок или мраморность. Белые пятна резко очерчены. Над рубчиком – черное треугольное (стрельчатое) пятно среднего размера, под рубчиком – полоска среднего размера.

Лист и стебель темно-зеленого цвета с восковым налетом. Нижняя сторона семядолей и гипокотиль имеют антоциановую пигментацию (рис. 1, e).

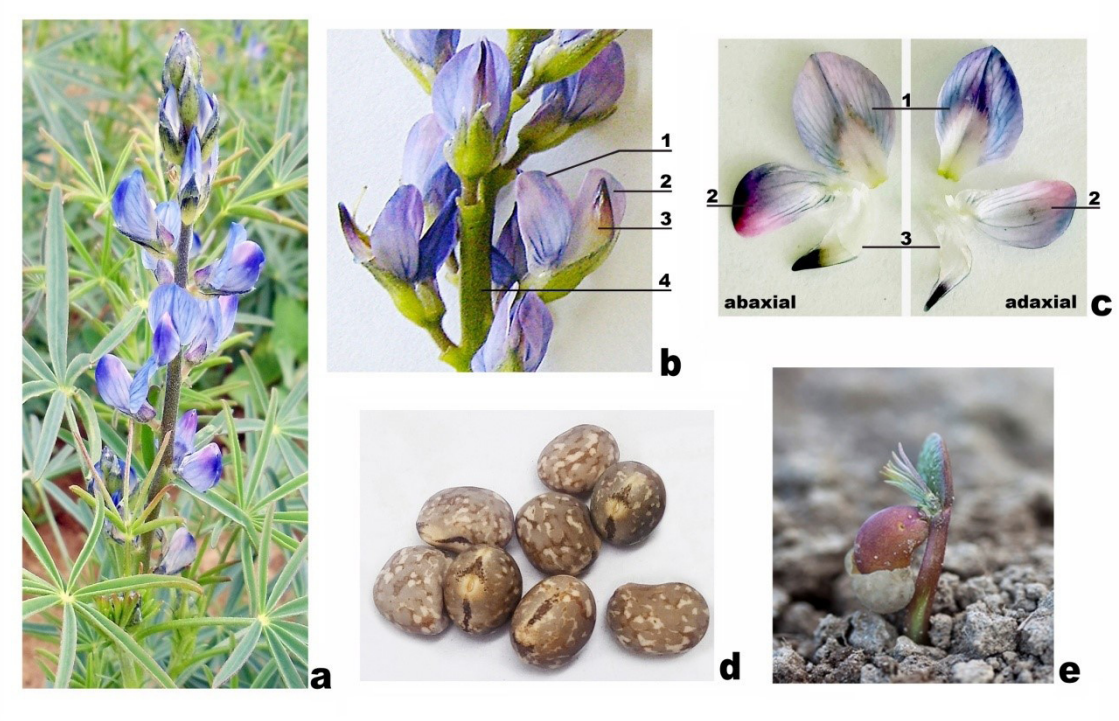


Рис. 1. Особенности окраски некоторых частей растения *Lupinus angustifolius* L. «дикого» типа (на примере образца к-1482 'Синерозовый 645', Россия): a – внешний вид соцветия; **b** и **c** – окраска лепестков венчика (1 – флаг, 2 – крыло, 3 – лодочка) с наружной (abaxial) и внутренней (adaxial) сторон и оси соцветия (4); **d** – внешний вид семян; **e** – проросток с антоцианом на гипокотиле и нижней (абаксиальной) стороне семядолей

Fig. 1. Color features of some parts of the *Lupinus angustifolius* L. plant belonging to the "wild" type (on the example of accession k–1482 'Sinerozovy 645', Russia): a – exterior of the inflorescence; **b** and **c** – color of the petals (1 – vexillum, 2 – wing, and 3 – keel) on the external (abaxial) and internal (adaxial) sides, and the inflorescence axis (4); **d** – exterior of the seeds, **e** – a seedling with anthocyanin on the hypocotyl and the lower (abaxial) side of the cotyledons

Большинство исследователей досконально не описывают расцветки лепестков венчика и под окраской цветка подразумевают основной цвет флага и крыльев. У лодочки окрашен только кончик, который становится заметным лишь при полном раскрытии цветка. Цвет кончика лодочки визуально определить трудно, поэтому при определении разновидности отмечают только наличие или отсутствие антоциана. Интенсивность окраски лепестков венчика зависит от агроэкологического фона. Максимальная яркость окрасок наблюдается в условиях хорошей влагообеспеченности растений и при умеренных температурах воздуха. При дефиците осадков в период цветения люпина окраска цветка бывает бледной, и некоторые биотипы с трудом дифференцируются. По нашим наблюдениям, существует тесная положительная связь присутствия антоциановой пигментации на оси соцветия и на нижней стороне семядолей. Но распространение антоцианов по стеблю с этими признаками не коррелирует.

В коллекции ВИР мы выявили 15 биотипов окраски соцветия. На рисунке 2 приводятся их изображения. Биотипы объединены в 5 групп по основной окраске венчика: 1. синей, 2. розовой, 3. фиолетовой, 4. бледно-фиолетовой, 5. белой. Группы разбиты на подгруппы (1.1–1.6, 2.1–2.2, 3.0, 4.1–4.2, 5.1–5.4) по оттенкам в окраске флага и крыльев, а также наличию и интенсивности антоцианового окрашивания кончика лодочки и оси соцветия. При описании биотипов перечислены типичные образцы, приведены данные о цветовой характеристике семян и особенностях окраски вегетативных органов. Если существуют опубликованные данные, то приведена таксономическая принадлежность и генетическая характеристика образцов. Помимо традиционных названий генов окраски цветка приводятся их синонимичные (син.) символы *fco* (*flower colour*), данные в работе Н. С. Купцова, И. П. Такунова (Kuptsov, Takunov, 2006).

1. Синяя

1.1. Типичная синяя окраска венчика, соответствует описанию «дикого» типа. Кончик лодочки и ось соцветия содержат антоциан. Интенсивность синей пигментации и размеры пятен розового, пурпурного и белого цветов варьируют по образцам. Окраска цветка контролируется блоком доминантных генов «дикого» типа. В сочетании с различной окраской семян представляет разновидности: var. *angustifolius* subvar. *angustifolius* (рис. 3, a), var. *albopunctatus* Kurl. et Stankev., var. *griseomaculatus* Kurl. et Stankev., var. *chalybeus* Kurl. et Stankev. (рис. 3, d), var. *corylinus* Kurl. et Stankev. Нижняя сторона семядольных листьев антоциановая. Типичные образцы: к-3565 'Stevens', ЮАР; к-3411 'Uhretnece', Чехословакия; к-3815 'Глат', к-2955 'Першацвет', к-3932 'Щучинский 470', Беларусь; к-1907 'Стодолищенский Л-610', к-1482 'Синерозовый 645', Россия.

1.2. Темно-синяя окраска флага и крыльев. Кончик лодочки и ось соцветия содержат антоциан. Образцы к-3847 'Пралеска', к-3829 'Василек', к-3931 'Хвалько', Беларусь, имеют окраску семян, характерную для разновидности var. *chalybeus* Kurl. et Stankev. (рис. 3, d). Антоциановая пигментация присутствует на нижней стороне семядольных листьев, стебле и выделяет кайму на листьях. Усиление синей окраски лепестков, вероятно, связано с экспрессией гена *Supercoeruleus* (*Sup*).

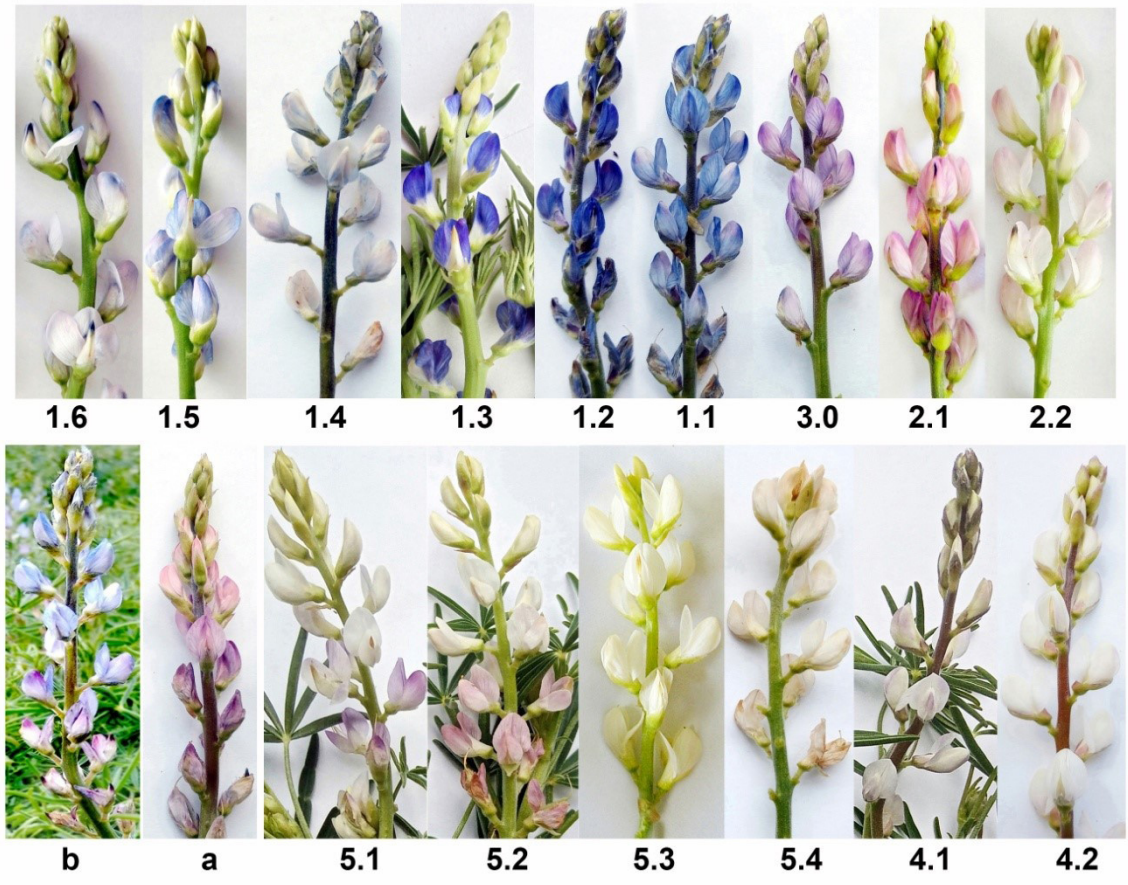


Рис. 2. Внешний вид соцветий у биотипов 1.1–5.4, различающихся по окраске оси соцветия и лепестков венчика (на изображениях соцветий биотипов **5.1** и **5.2**, а также форм **a** и **b** видна неоднородность окраски цветков в пределах соцветия)

Fig. 2. Exterior of inflorescences in biotypes 1.1–5.4, differing in the color of the inflorescence axis and petals (the images of inflorescences of biotypes **5.1** and **5.2** as well as forms **a** and **b** show the heterogeneity of the flower color within the inflorescence)

1.3. Насыщенная, ярко-синяя окраска флага и крыльев. Антоциан на кончике лодочки и оси соцветия отсутствует. Образцы к-167 и к-179, Германия; к-333 и к-337, Польша; к-450, Литва, характеризуются отсутствием антоциана на вегетативных органах и необычной для синецветковых биотипов окраской семян: на белом фоне – светло-коричневые пятна, треугольное пятно и полоска светло-коричневые (рис. 3, f). Такую цветовую характеристику семян и вегетативных органов до настоящего времени связывали с плейотропным влиянием гена *leucospermus* (*leuc*), обуславливающим бело-фиолетовую или бело-розовую окраску флага и крыльев. Сверхэкспрессия синего пигмента во флаге и крыльях, возможно, связана с присутствием гена *Supercoeruleus* (*Sup*).

1.4. Бело-синяя окраска флага и крыльев. Антоциан присутствует на оси соцветия, но отсутствует на кончике лодочки. Окраска семян – «дикого» типа (рис. 3, a). Образец – к-439, Литва. Антоциановая пигментация присутствует на нижней стороне семядольных листьев и стебле. Возможно, что осветление синей окраски лепестков связано с действием гена *dispersus* (*dip*), который не вызывает снижения интенсивности антоциановой пигментации на оси соцветия и вегетативных органах. Однако литературные данные о том, что этот ген контролирует окраску лодочки, отсутствуют.

1.5. Голубая окраска флага и крыльев. Антоциан на кончике лодочки и оси соцветия отсутствует или слабо выражен. Окраска и рисунок на семенах – как у «дикого» типа, но с коричневым оттенком (рис. 3, c). Антоциан на семядолях отсутствует или слабо выражен, на стебле и листьях отсутствует. Образцы: к-334, Польша; к-1479, Сидеральный к-7, Беларусь; к-2997 'Von Kamekes Frühe', Венгрия; к-3606, Италия. Var. *angustifolius* subvar. *viridulus* Kurl. et Stankev. Вероятно присутствие гена *discolor*, снижающего количество пигмента в нижних частях флага и крыльев, на кончике лодочки, оси соцветия и вегетативных органах и влияющего на изменение окраски семян.

1.6. Голубая окраска флага и крыльев. Кончик лодочки антоциановый. Антоциан на оси соцветия отсутствует или слабо выражен. Образцы: к-1481, Синий алкалоидный 148, Украина; к-45, Германия. Окраска и рисунок на семенах – как у «дикого» типа, но с серо-коричневым оттенком (рис. 3, b). Антоциан на семядолях отсутствует или слабо выражен, на стебле и листьях отсутствует. Биотип визуально отличается от биотипа 1.5 наличием антоциана на кончике лодочки и тем, что окраска семян менее отчетливо отклоняется от «дикого» типа.

2. Розовая

2.1. Розовая окраска флага и крыльев. Кончик лодочки и ось соцветия антоциановые. Окраска цветка в комбинации с различной окраской семян представляет разновидности: var. *purpureus* Kurl. et Stankev. (рис. 3, a), var. *rubidus* Kurl. et Stankev. subvar. *rubidus*, var. *atabekovae*

Kurl. et Stankev., var. *sparsiusculus* Kurl. et Stankev. (рис. 3, d), var. *brunneus* Kurl. et Stankev. Нижняя сторона семядольных листьев антоциановая. Ген *roseus* (*ros*), син.: *fco 1*. Типичные образцы: к-1269 'Пулавский', к-3027 'Натальевский 1', Беларусь; к-1339 'Новозыбковский 34-34', к-2886 'Брянский 123', к-3504 'Брянский 1299', к-3631 'Сидерат 38', Россия; к-1498 'Гюльцевский', к-1812 'Gülzower Bittere', к-3763 'Rubine', Германия; к-2570 'Mirela', к-2662 'Emir', Польша.

2.2. Бледно-розовая окраска флага и крыльев, с отсутствием либо слабо выраженной пигментацией кончика лодочки и оси соцветия. Окраска семян – как у «дикого» типа, но с серо-коричневым оттенком (рис. 3, b). Антоциан на семядолях отсутствует. Образцы: к-144, Беларусь; к-340, к-341, Польша; к-454 Литва; к-1628 'Кормовой НМ-1', Россия; к-1992 La-3, ЮАР. Вероятно присутствие гена *roseus* (*ros*, син.: *fco 1*) в ассоциации с геном *discolor*, снижающего количество пигмента в нижних частях флага, крыльев, на кончике лодочки, оси соцветия и вегетативных органах, а также влияющего на изменение окраски семян.

3. Фиолетовая

3.0. Фиолетовая (сине-розовая, сиреневая) окраска флага и крыльев. Антоциановые кончик лодочки, ось соцветия и нижняя сторона семядольных листьев. Образцы: к-336, Польша; к-735, Германия; к-1318 № 97, Польша; к-1507 'Синий 1', Россия. Семена «дикого» типа с коричневым оттенком (рис. 3, c). Предположительно контролируется геном *violaceus* (*viol*), син.: *fco 3*, который, по данным J. Mikołajczyk (1966), плейотропно определяет изменения в окраске семян.

4. Бледно-фиолетовая

4.1. Бледно-фиолетовая окраска флага и крыльев. Антоциан на кончике лодочки отсутствует. Нижняя сторона семядольных листьев антоциановая. Лепестки венчика в засушливых условиях могут быть чисто-белыми, но ось соцветия всегда имеет пурпурную пигментацию. Var. *albosyringeus* Taran subvar. *albosyringeus*. Типичные образцы: к-1981 'Немчиновский 846', к-3634 'Белозерный 110', к-2648 'Ладный', к-3636 'Брянский 1119', к-3805 'Вектор', Россия; к-3764 'Boltensia', к-3765 'Bora', Германия; к-3963 'Salsa', Польша. Окраска соцветия наследуется с чисто-белой окраской семян (рис. 3, e), что обусловлено плейотропным действием гена *albus* (*alb*), син.: *fco 4*.



Рис. 3. Внешний вид семян: a – «дикого» типа (биотип 1.4, а также некоторые разновидности биотипов 1.1 и 2.1); **b** – «дикого» типа с серо-коричневым оттенком (биотипы 1.6, 2.2, 5.4); **c** – «дикого» типа с коричневым оттенком (биотипы 1.5, 3.0 и 5.4); **d** – белые с редкими бурыми и серыми пятнами (биотип 1.2, некоторые разновидности биотипов 1.1 и 2.1); **e** – чисто-белые (биотипы 4.1, 4.2, 5.3); **f** – белые с коричневым пигментом (биотипы 1.3, 5.1 и 5.2)

Fig. 3. Exterior of the seeds: a – "wild" type (biotype 1.4, and some varieties of biotypes 1.1 and 2.1); **b** – "wild" type with a gray-brown tint (biotypes 1.6, 2.2 and 5.4); **c** – "wild" type with a brown tint (biotypes 1.5, 3.0 and 5.4); **d** – white with sparse brown and gray spots (biotype 1.2, and some varieties of biotypes 1.1 and 2.1); **e** – pure white (biotypes 4.1, 4.2 and 5.3); **f** – white with a brown pigment (biotypes 1.3, 5.1 and 5.2)

4.2. Окраска флага и крыльев белая с очень слабым бледно-фиолетовым или розоватым оттенком, антоциан на кончике лодочки отсутствует, ось соцветия темно-розовая. Нижняя сторона семядольных листьев антоциановая. Семена чисто-белые (рис. 3, e). Var. *candidus* Kuptsov et Kurl. subvar. *virescens* Kuptzov et Kurl. Образцы: к-2972 ДМ-зеленый и к-3466 'Полонез 3', Беларусь. Биотип визуально отличается от биотипа 5.1 изменением цвета пигмента в лепестках венчика и оси соцветия от пурпурного к красному.

5. Белая

5.1. Флаг и крылья белые на ранних стадиях развития, но с возрастом становятся бледно-фиолетовыми. Антоциан на лодочке и оси соцветия неизменно отсутствует. В засушливых условиях окраска венчика остается белой, а в благоприятных флаг и крылья приобретают бледно-фиолетовую расцветку, преимущественно на цветках в нижней части соцветия. Семена белого цвета

с присутствием коричневого пигмента на семенной оболочке (рис. 3, f). Вегетативные органы имеют зеленую и светло-зеленую окраску, без антоциана. Такое сочетание окраски соцветия, семян и вегетативных органов обусловлено плейотропным влиянием гена *leucospermus* (*leuc*), син.: *fco 2*[1]. Var. *albidus* Kurl. et Stankev. Типичные образцы: к-2182 'Wielkopolski Gorzki', Польша; к-2270 'Marry', к-3059 'Gungurru', к-3748 'Wonga', Австралия; к-3546 'Дикаф 14', к-3813 'Белогорский 310', Россия; к-3817 'Михал', к-3830 'Дзіўны', к-2952 'Ксеран 653', Беларусь.

5.2. Аналогичная связь с окраской семян (рис. 3, f) и вегетативных органов наблюдается у форм с белой окраской лепестков венчика, которая с возрастом может меняться на бледно-розовую. Антоциан на лодочке и оси соцветия отсутствует. Ген *leucospermus* (*leuc*), син.: *fco 2*[2]. Var. *albidus* Kurl. et Stankev. Типичные образцы: к-3144 Гл 151/ДII, к-3147 Гл 152, к-3187 ЗЛБР-1, к-3194 УБС-3, Беларусь; к-1906 'Стодолищенский Л-569', к-3550 Ланедекс 1/46 × Mirela, к-3814 'Олигарх', Россия; к-2096 'Unicrop', к-3766 'Myallie', Австралия; к-3567 'Jak', Германия.

Поскольку биотипы 5.1 и 5.2 представляют одну разновидность *albidus*, то для их разделения желательно выделить подразновидности.

5.3. Постоянно чисто-белую окраску венчика имеют образцы с чисто-белыми семенами (рис. 3, e) var. *candidus* Kuptsov et Kurl. subvar. *candidus*: к-2441 12-65-M-2(6)-M (sweet), Великобритания; к-2700 ДМ-52, к-2704 ДС-50, к-2843 ДМ-33, к-2846 ДМ-117, к-3184 ЗЛНР-2, к-3213 МДУ-55, к-3215 ЗЛНР-3, к-3529 БСХА-350, к-3635 СН-55, к-3820 ЛАН 96 (ГБГ-13), к-3922 'Липень', Беларусь; к-3827 'Витязь', к-3694 'Снежеть', к-3948 ВНИИЛ 13-13, Россия. Антоциан на кончике лодочки, оси соцветия и вегетативных органах отсутствует. Перечисленные характеристики первоначально связывали с плейотропным действием рецессивного гена *niveus* (*niv*). Однако, по данным Н. С. Купцова, И. П. Такунова (Kuptsov, Takunov, 2006), чисто-белая окраска цветка является рекомбинантной и контролируется присутствием в генотипе двух или более неаллельных рецессивных мутантных генов, например *fco 1 fco 2*[3], *fco 1 fco 4*, *fco 2 fco 4*, *fco 1 fco 2*[3] *fco 4*.

5.4. Белая с желтоватым оттенком (кремовая, грязновато-белая) окраска флага и крыльев. Эти оттенки белого проявляются только в благоприятных условиях. В жаркую и засушливую погоду лепестки чисто-белые. Антоциан на кончике лодочки, оси соцветия и вегетативных органах отсутствует. Образцы: к-1609 'Чувашский 2' и к-2244 Белоцветковый мутант, Россия. Имеют нетипичную для белоцветковых биотипов окраску семенной оболочки: «дикого» типа с серо-коричневым оттенком (рис. 3, b). J. Mikołajczyk (1966) сообщал о наличии в польской коллекции Przebedowo биотипа с похожим описанием окраски соцветия, семян и вегетативных органов, который содержал рецессивные неаллельные гены *roseus* (*ros*) и *albiflorus* (*as*).

Следует обратить внимание на то, что особенности окраски соцветий у некоторых биотипов сочетались с отклонениями от типичной окраски семян «дикого» типа. У биотипов 1.6, 2.2 и 5.4 семена были менее выразительные и имели серо-коричневый оттенок (рис. 3, b). А у биотипов 1.5, 3.0 присутствовало больше коричневого пигмента в рисунке на поверхности семени и в окраске треугольного пятна и полоски (рис. 3, c). Подобные отклонения в окраске семян описал J. Mikołajczyk (1966) у мутантных форм, несущих гены *discolor*, *violaceus*, *albiflorus*, а также *subcoeruleus*.

У некоторых розовоцветковых образцов (к-1334 С-3530, к-1344 'Розовый С-63', к-1629 'Брянский 2', к-3364 Детерминант 1, к-3648, 'Узколистный 42', к-3654 'Узколистный 423', к-3821 'Мелкосемянный 1', Россия; к-1307, Эстония; к-1823 'Sethes Frühe Rote', Германия; к-1936 'G-286', США; к-1665 'Rozowy', к-2570 'Mirela', к-3330 'La III', Польша; к-1313 '645', к-1342 'Розовый 399', к-3527 'БСХА-505', к-3528 'БСХА-506', Беларусь) в отдельные годы отмечали изменение окраски цветков в нижней части соцветия. Они приобретали фиолетовую (сиреневую) окраску (рис. 2, a). Мы не выделили эту группу образцов в отдельный биотип из-за крайней нерегулярности подобных явлений, хотя изменчивость окраски цветка в пределах соцветия является диагностической характеристикой белоцветковых биотипов 5.1 и 5.2. Менее контрастный диморфизм по окраске венчика иногда наблюдался у синецветковых образцов, например у образца к-2545, Россия (рис. 2, b). Возрастные изменения окраски лепестков венчика свойственны представителям *Angiospermae*, в том числе видам рода *Lupinus* L. (Reid, 2019), и в большинстве случаев происходят после опыления цветков.

При формировании внутривидовой классификации Б. С. Курлович и А. К. Станкевич (Kurlovich, Stankevich, 1990) ограничились четырьмя окрасками цветка (синей, розовой, белой, бледно-фиолетовой). Минимизация числа градаций по этому признаку была полезна на начальном этапе систематизации данных, поскольку позволяла исключить ошибки, связанные с изменчивостью окрасок при различных погодных условиях и субъективностью восприятия цвета. Однако для того чтобы классификация реально отображала фенотипическое разнообразие вида, ее желательно дополнить данными об оттенках в окраске лепестков венчика и семян, а также наличии антоциана на оси соцветия. Кроме того, в ходе проведенного исследования нами были выделены биотипы, описание которых отличается от фенотипа существующих таксонов. С учетом данных об особенностях окраски семян и вегетативных органов этих биотипов предлагаем дополнить классификацию следующими новыми разновидностями или подразновидностями.

Новые разновидности:

Биотип 1.3: **var. *incredibilis*** Vlas. et Egor. var. nova. – Vexillum et alae laete caeruleae. Carina, axis inflorescentiae, organa vegetativa sine coloratione anthocyanea. Semina alba, maculae pallide brunneae; macula triangulata supra hylum et stria sub hylum pallide brunneae.

Typus: к-179, Германия, репродукции ФГБНУ ФНЦ Садоводства. 25.08.2023. Е.В. Власова

Флаг и крылья ярко-синие. Антоциан на лодочке, оси соцветия, семядолях, листьях и стебле отсутствует. Семена белые со светло-коричневыми пятнами, треугольным пятном над рубчиком и полоской под рубчиком.

Биотип 3.0: **var. *violeus*** Vlas. et Egor. var. nova. – Vexillum et alae violaceae. Extremitas carinae distalis, axis inflorescentiae et cotyledons in latere abaxiali coloratione anthocyanea. Semina tricolorata: basis griseus, maculae brunneae densae et albae rariousculae; macula triangulata supra hylum et stria sub hylum brunneae.

Флаг и крылья фиолетовые. Кончик лодочки, ось соцветия и абаксиальная сторона семядольных листьев антоциановые. Семена трехцветные: на сером фоне – редкие белые пятна и густые коричневые пятна; треугольное пятно над рубчиком и полоска под рубчиком коричневые.

Typus: к-336, Польша, репродукции ФГБНУ ФНЦ Садоводства. 25.08.2023. Е.В. Власова.

Биотип 5.4: **var. *spilanthus*** Vlas. et Egor. var. nova. – Corolla alba flavida. Carina, axis inflorescentiae, organa vegetativa sine coloratione anthocyanea. Semina tricolorata: basis griseus, maculae brunneae densae et albae rariousculae; macula triangulata supra hylum et stria sub hylum brunnea.

Typus: к-2244 Белоцветковый мутант, Россия, репродукции ФГБНУ ФНЦ Садоводства. 25.08.2023. Е.В. Власова.

Венчик белый с желтоватым оттенком. Антоциан на лодочке, оси соцветия и вегетативных органах отсутствует. Семена трехцветные: на сером фоне редкие белые пятна и густые коричневые пятна; треугольное пятно над рубчиком и полоска под рубчиком коричневые.

Новые подразновидности:

Биотип 1.2: **var. *chalybeus*** Kurl. et Stankev. **subvar *obscurus*** Vlas. et Egor. subvar. nova. – Vexillum et alae perobscure caeruleae. Extremitas carinae distalis, axis inflorescentiae et cotyledons in latere abaxiali coloratione anthocyanea. Semina alba, maculae rariusculae brunneae vel griseae; macula triangulata supra hylum nulla, stria sub hylum pallide nigra indistincta.

Typus: к-3847 ‘Пралеска’, Беларусь, репродукции ФГБНУ ФНЦ Садоводства. 25.08.2023. Е.В. Власова.

Флаг и крылья темно-синие. Кончик лодочки, ось соцветия, абаксиальная сторона семядольных листьев антоциановые. Семена белые с редкими бурыми или серыми пятнами, треугольного пятна нет, полоска бледная, черная, с нечеткими очертаниями.

Биотип 1.4: **var. *angustifolius* subvar. *lividus*** Vlas. et Egor. subvar. nova. – Vexillum et alae albo-caeruleae. Carina sine coloratione anthocyanea. Axis inflorescentiae et cotyledons in latere abaxiali coloratione anthocyanea. Semina tricolorata: basis griseus, maculae brunneae et albae; macula triangulata supra hylum et stria sub hylum atro-brunneae vel nigrae.

Typus: к-439, Литва, коллекция ВИР, репродукции ФГБНУ ФНЦ Садоводства. 25.08.2023. Е.В. Власова.

Флаг и крылья бело-синие. Антоциан на кончике лодочки отсутствует. Ось соцветия и нижняя сторона семядольных листьев антоциановые. Семена трехцветные: на сером фоне коричневые и белые пятна; треугольное пятно над рубчиком и полоска под рубчиком темно-коричневые или черные.

Биотип 1.6: **var. *angustifolius* subvar. *caelestis*** Vlas. et Egor. subvar. nova. – Vexillum et alae azureae. Extremitas carinae distalis coloratione anthocyanea. Axis inflorescentiae et cotyledons in latere abaxiali pallide anthocyanea vel sine anthocyanin. Folia et caulis sine coloratione anthocyanea. Semina tricolorata: basis griseus, maculae brunneae et albae; macula triangulata supra hylum brunnea, stria sub hylum atro-brunnea vel nigra.

Typus: к-45, Германия, коллекция ВИР, репродукции ФГБНУ ФНЦ Садоводства. 25.08.2023. Е.В. Власова.

Флаг и крылья голубые. Кончик лодочки антоциановый. Антоциан на оси соцветия и абаксиальной стороне семядольных листьев отсутствует или слабо выражен. Антоциан на стебле и листьях отсутствует. Семена трехцветные: на сером фоне коричневые и белые пятна; треугольное пятно над рубчиком коричневое, полоска под рубчиком темно-коричневая либо черная.

Биотип 2.2: **var. *purpureus*** Kurl. et Stankev. **subvar. *pallidus*** Vlas. et Egor. subvar. nova. – Vexillum et alae dilute roseae. Extremitas carinae distalis, axis inflorescentiae et cotyledons in latere abaxiali pallide anthocyanea vel sine anthocyanin. Semina tricolorata: basis griseus, maculae brunneae et albae; macula triangulata supra hylum et stria sub hylum brunneae.

Typus: к-341, Польша, коллекция ВИР, репродукции ФГБНУ ФНЦ Садоводства. 25.08.2023. Е.В. Власова.

Флаг и крылья бледно-розовые. Антоциан на оси соцветия, кончике лодочки, абаксиальной стороне семядольных листьев отсутствует или слабо выражен. Семена трехцветные: на сером фоне коричневые и белые пятна; треугольное пятно над рубчиком и полоска под рубчиком коричневые.

Биотип 5.1: **var. *albidus*** Kurl. et Stankev. **subvar. *syringeus*** Vlas. et Egor. subvar. nova. – Vexillum et alae albae aetate pallide violaceae. Carina, axis inflorescentiae, organa vegetativa sine coloratione anthocyanea. Semina alba, maculae pallide brunneae; macula triangulata supra hylum et stria sub hylum pallide brunneae.

Typus: к-2270 ‘Marry’, Австралия, коллекция ВИР, репродукции ФГБНУ ФНЦ Садоводства. 25.08.2023. Е.В. Власова.

Флаг и крылья белые, с возрастом становятся бледно-фиолетовыми. Антоциан на лодочке, оси соцветия и вегетативных органах отсутствует. Семена белые со светло-коричневыми пятнами; треугольное пятно над рубчиком и полоска под рубчиком светло-коричневые.

Биотип 5.2: **var. *albidus*** Kurl. et Stankev. **subvar. *pinkish*** Vlas. et Egor. subvar. nova. – Vexillum et alae albae aetate dilute roseae. Carina, axis inflorescentiae, organa vegetativa sine coloratione anthocyanea. Semina alba, maculae pallide brunneae; macula triangulata supra hylum et stria sub hylum pallide brunneae.

Typus: к-2096 ‘Unicrop’, Австралия, коллекция ВИР, репродукции ФГБНУ ФНЦ Садоводства. 25.08.2023. Е.В. Власова.

Флаг и крылья белые, с возрастом становятся бледно-розовыми. Антоциан на лодочке, оси соцветия и вегетативных органах отсутствует. Семена белые со светло-коричневыми пятнами; треугольное пятно над рубчиком и полоска под рубчиком светло-коричневые.

Заключение

1. В результате систематизации данных морфологического описания образцов *Lupinus angustifolius* L. коллекции ВИР в 2009–2023 гг. установлено наличие 15 биотипов окраски соцветий. Они различаются по оттенкам в окраске флага и крыльев, а также наличию и интенсивности антоциановой пигментации кончика лодочки и оси соцветия. Подавляющее число образцов (97%) относились к биотипам с синей (1.1), розовой (2.1), бледно-фиолетовой (4.1), бело-фиолетовой (5.1), бело-розовой (5.2) и чисто-белой (5.3) окраской цветка. Малочисленные (от 1 до 6) группы образцов характеризовались биотипами 1.2, 1.3, 1.4, 1.5, 1.6, 2.2, 4.2, 5.4.

2. По фенотипическим признакам установлены предполагаемые носители генов основной окраски цветка *roseus* (*fco 1*), *violaceus* (*fco 3*), *albus* (*fco 4*), *leucospermus* (*fco* 2^1, *fco* 2^2) и генов-модификаторов *Supercoeruleus* (*Sup*), *dispersus* (*dip*), *discolor*, *albiflorus* (*as*). С генетической характеристикой биотипов 1.3, 1.4, 1.6, 4.2 возникли трудности из-за того, что они в разной степени не соответствовали особенностям фенотипической экспрессии известных генов. Препятствия указывали на наличие у данных биотипов новых рекомбинаций, неизвестных генов либо новых ассоциаций генов.

3. Обоснована целесообразность уточнения диагностических признаков существующих внутривидовых таксонов во внутривидовой классификации данными об оттенках в окраске лепестков венчика и семян, а также на-

личии антоциана на оси соцветия. Для достижения этой цели требуется провести анализ внутривидового разнообразия окраски семян и вегетативных органов.

4. В ходе исследования выделены новые разновидности (var. *incredibilis*, var. *violeus*, var. *spilanthus*) и подразновидности (var. *chalybeus* Kurl. et Stankev. subvar. *obscurus*, var. *angustifolius* (subvar. *lividus* и subvar. *caelestis*), var. *purpureus* Kurl. et Stankev. subvar. *pallidus*.), var. *albidus* Kurl. et Stankev. (subvar. *syringeus* и subvar. *pinkish*), дополняющие внутривидовую классификацию *Lupinus angustifolius* L.

References / Литература

Cowling W.A. Genetic diversity in narrow-leafed lupin breeding after the domestication bottleneck. In: K.B. Singh, L.G. Kamphuis, M.N. Nelson (eds). *The Lupin Genome*. Cham: Springer, 2020. p.1-17. DOI: 10.1007/978-3-030-21270-4_1

Gladstones J.S. Distribution, origin, taxonomy, history and importance. In: J.S. Gladstones, C.A. Atkins, J. Hamblin (eds). *Lupins as Crop Plants: Biology, Production, and Utilization*. Wallingford: CAB International; 1998. p.1-36.

Hackbarth J. Die Gene der Lupinenarten. III. Schmallblaettige Lupinen (*Lupinus angustifolius* L.). *Zeitschrift für Pflanzenzüchtung*. 1957;37(1):81-95. [in German]

Hallqvist C. The inheritance of the flower colour and the seed colour in *Lupinus angustifolius. Hereditas*. 1921;2(3):299-363. DOI: 10.1111/j.1601-5223.1921.tb02633.x

Kuptsov N.S., Popov E.G. The technology of storing the maximum number of genes of a plant species in the minimum number of components of its biological gene bank (Tekhnologiya khraneniya maksimalnogo kolichestva genov vida rasteniy v minimalnom kolichestve komponentov yego biologicheskogo banka genov). *Topical Biotechnology*. 2019;3(30):592-595. [in Russian] (Купцов Н.С., Попов Е.Г. Технология хранения максимального количества генов вида растений в минимальном количестве компонентов его биологического банка генов. *Актуальная биотехнология*. 2019;3(30):592-595).

Kuptsov N.S., Takunov I.P. Lupine (genetics, breeding, and heterogeneous plantings) (Lyupin [genetika, selektsiya, geterogennye posevy]). Bryansk; 2006. [in Russian] (Купцов Н.С., Такунов И.П. Люпин (генетика, селекция, гетерогенные посевы). Брянск; 2006).

Kurlovich B.S. Genetics of lupins. In: B.S. Kurlovich (ed.). *Lupins (Geography, Classification, Genetic Resources and Breeding)*. St. Petersburg: Intan; 2002. p.313-350.

Kurlovich B.S. Vavilov's concept of the species as a system. *International Journal of Food Science and Agriculture*. 2019;3(4):275-286. DOI: 10.26855/ijfsa.2019.12.003

Kurlovich B.S., Stankevich A.K. Classifications of lupins. In: B.S. Kurlovich (ed.). *Lupins (Geography, Classification, Genetic Resources and Breeding)*. St. Petersburg: Intan; 2002. p.39-88.

Kurlovich B.S., Stankevich A.K. Intraspecific diversity of three annual lupine species (*Lupinus* L.). *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 1990;135:19-34. [in Russian] (Курлович Б.С., Станкевич А.К. Внутривидовое разнообразие трех однолетних видов люпина (*Lupinus* L.). *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции.* 1990;135:19-34).

Kushnareva A.V., Shelenga T.V., Perchuk I.N., Egorova G.P., Malyshev L.L., Kerv Yu.A. et al. Selection of an optimal method for screening the collection of narrow-leaved lupine held by the Vavilov Institute for the qualitative and quantitative composition of seed alkaloids. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2020;24(8):829-835. DOI: 10.18699/VJ20.680

Maysuryan N.A., Atabekova A.I. Lupine (Lyupin). Moscow: Kolos; 1974. [in Russian] (Майсурян Н.А., Атабекова А.И. Люпин. Москва: Колос; 1974).

Mikołajczyk J. Genetic studies in *Lupinus angustifolius*. II. Inheritance of some morphological characters in blue lupine. *Genetica Polonica*. 1966;7(3-4):153-180.

Plewiński P., Książkiewicz M., Rychel-Bielska S., Rudy E., Wolko B. Candidate domestication-related genes revealed by expression quantitative trait loci mapping of narrow-leafed lupin (*Lupinus angustifolius* L.). *International Journal of Molecular Sciences*. 2019;20(22):5670. DOI; 10.3390/ijms20225670

Reid C. Floral longevity and attraction of Arctic lupine, *Lupinus arcticus*: implications for pollination efficiency. *The Arbutus Review*. 2019;10(1):83-99. DOI; 10.18357/tar101201918921

Stepanova S., Nazarova N., Korneichuk V., Lehmann C., Mikolaichik Y. The international COMECON list of descriptors for the genus *Lupinus* L. Leningrad: VIR; 1985. [in Russian] (Степанова С., Назарова Н., Корнейчук В., Леман Х., Миколайчик Я. Международный классификатор СЭВ рода *Lupinus* L. Ленинград: ВИР; 1985).

Vishnyakova M.A., Buravtseva T.V., Bulyntsev S.V., Burlyaeva M.O., Semenova E.V., Seferova I.V., Aleksandrova T.G., Yankov I.I., Egorova G.P, Gerasimova T.V., Drugova E.V. Methodological guidelines. The VIR global collection of grain legume crop genetic resources: replenishment, conservation and studying (Metodicheskiye ukazaniya. Kollektsiya mirovykh geneticheskikh resursov zernovykh bobovykh VIR: popolneniye, sokhraneniye i izucheniye). St. Petersburg: VIR; 2010. [in Russian] (Вишнякова М.А., Буравцева Т.В., Булынцев С.В., Бурляева М.О., Семенова Е.В., Сеферова И.В., Александрова Т.Г., Яньков И.И., Егорова Г.П., Герасимова Т.В., Другова Е.В. Методические указания. Коллекция мировых генетических ресурсов зерновых бобовых ВИР: пополнение, сохранение и изучение. Санкт-Петербург: ВИР; 2010).

Vishnyakova M.A., Kushnareva A.V., Shelenga T.V., Egorova G.P. Alkaloids of narrow-leafed lupine as a factor determining alternative ways of the crop's utilization and breeding. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2020;24(6):625-635. DOI: 10.18699/VJ20.656

Vishnyakova M.A., Vlasova E.V., Egorova G.P. Genetic resources of narrow-leaved lupine (*Lupinus angustifolius* L.) and their role in its domestication and breeding, *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2021;25(6):620-630. DOI: 10.18699/VJ21.070

Vlasova E.V. Morphological and taxonomic description of *Lupinus angustifolius* L. spikelike samples into VIR collection. *Revista Botanică*. 2015;1(10):88-91.

Информация об авторах

Елена Викторовна Власова, кандидат биологических наук, заведующая лабораторией, Федеральный научный селекционно-технологический центр садоводства и питомниководства, 115598 Россия, Москва, ул. Загорьевская, 4, stevlas@yandex.ru, https://orcid.org/0000-0003-3285-8186

Галина Павловна Егорова, ведущий специалист, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44, g.egorova@vir.nw.ru, https://orcid.org/0000-0002-8645-3072

Information about the authors

Elena V. Vlasova, Cand. Sci. (Biology), Head of a Laboratory, Federal Horticultural Center for Breeding, Agrotechnology and Nursery, 4 Zagorevskaya St., Moscow, 115598, Russia, stevlas@yandex.ru, https://orcid.org/0000-0003-3285-8186

Galina P. Egorova, Leading Specialist, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, g.egorova@vir.nw.ru, https://orcid.org/0000-0002-8645-3072

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 27.04.2024; одобрена после рецензирования 24.09.2024; принята к публикации 03.12.2024.
The article was submitted on 27.04.2024; approved after reviewing on 24.09.2024; accepted for publication on 03.12.2024.

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

Научная статья
УДК 631.524.86:632.4
DOI: 10.30901/2227-8834-2024-4-196-208

CC BY

Молекулярный скрининг образцов редких тыквенных культур на наличие маркеров генов и QTL, контролирующих устойчивость к мучнистой росе

Е. Н. Маркова[1, 2], Ф. А. Беренсен[1], И. В. Гашкова[1], О. Ю. Антонова[1]

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

[2] *Научно-технологический университет «Сириус», Научный центр генетики и наук о жизни, Краснодарский край, Россия*

Автор, ответственный за переписку: Елена Николаевна Маркова, markova.en@talantiuspeh.ru

Мучнистая роса (*Podosphaera xanthii* (Castagne) Braun & Shishkoff) – наиболее распространенное заболевание тыквенных культур, особенно в северо-западной и южной зонах России. Так, в Краснодарском крае, крупнейшем производителе кабачков, ущерб от мучнистой росы достигает 20–40%, что приводит к значительным экономическим потерям. Возможным решением данной проблемы является повышение резистентности растений-хозяев к патогенам за счет внесения генов устойчивости из диких или редких родственных культур, поскольку другие варианты, такие как применение фунгицидов, могут нарушить экосистемы и нанести вред живым организмам. Методы молекулярной селекции, такие как молекулярные маркеры, позволяют быстро идентифицировать необходимые фрагменты ДНК для выявления устойчивых и поражаемых форм растений-доноров. Предполагая наличие оригинальных генов устойчивости к мучнистой росе у редких тыквенных культур, мы провели молекулярный скрининг для 50 образцов люффы (*Luffa cylindrica* M. Roem.), 50 образцов лагенарии (*Lagenaria siceraria* (Molina) Standl.) и 10 образцов *Cucumis* sp. из коллекции ВИР на наличие 15 маркеров генов устойчивости к мучнистой росе, известных для распространенных и редких тыквенных культур.

Ключевые слова: *Luffa cylindrica* M. Roem., *Lagenaria siceraria* (Molina) Standl., *Podosphaera xanthii* (Castagne) Braun & Shishkoff, устойчивость, молекулярные маркеры

Благодарности: результаты получены при финансовой поддержке исследования, реализуемого в рамках государственной программы федеральной территории «Сириус» «Научно-технологическое развитие федеральной территории “Сириус”» (соглашение № 18-03 от 10.09.2024).
Авторы благодарят кандидата сельскохозяйственных наук Т. М. Пискунову за предоставление образцов кабачка, восприимчивых к мучнистой росе.
Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы.

Для цитирования: Маркова Е.Н., Беренсен Ф.А., Гашкова И.В., Антонова О.Ю. Молекулярный скрининг образцов редких тыквенных культур на наличие маркеров генов и QTL, контролирующих устойчивость к мучнистой росе. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2024;185(4):196-208. DOI: 10.30901/2227-8834-2024-4-196-208

© Маркова Е.Н., Беренсен Ф.А., Гашкова И.В., Антонова О.Ю., 2024

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

Original article
DOI: 10.30901/2227-8834-2024-4-196-208

Molecular screening of rare cucurbit accessions for the presence of markers for genes and QTLs controlling resistance to powdery mildew

Elena N. Markova[1, 2], Fedor A. Berensen[1], Irina V. Gashkova[1], Olga Yu. Antonova[1]

[1] *N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, St. Petersburg, Russia*

[2] *Sirius University of Science and Technology, Research Center of Genetics and Life Sciences, Krasnodar Territory, Russia*

Corresponding author: Elena N. Markova, markova.en@talantiuspeh.ru

Powdery mildew (*Podosphaera xanthii* (Castagne) Braun & Shishkoff) is considered the most common disease of cucurbitaceous crops, especially in the northwestern and southern regions of Russia. For example, in Krasnodar Territory, the largest domestic squash producer, the damage from powdery mildew reaches 20–40%, which leads to significant economic losses. A possible solution to this problem is to increase the resistance of host plants to pathogens by introducing resistance genes from wild species or rare crop relatives, since other options, including the use of fungicides, can disrupt ecosystems and harm living organisms. Marker-assisted molecular breeding techniques make it possible to quickly identify necessary DNA fragments in order to find resistant and susceptible forms of donor plants. Assuming the presence of original genes for resistance to powdery mildew in rare cucurbits, we conducted molecular screening of 50 sponge gourd (*Luffa cylindrica* M. Roem.), 50 bottle gourd (*Lagenaria siceraria* (Molina) Standl.), and 10 *Cucumis* sp. accessions from the VIR collection for the presence of 15 markers of powdery mildew resistance genes known for widespread and rare cucurbitaceous crops, and clarified the effectiveness of 3 molecular markers.

Keywords: *Luffa cylindric*a M. Roem., *Lagenaria siceraria* (Molina) Standl., *Podosphaera xanthii* (Castagne) Braun & Shishkoff, resistance, molecular markers

Acknowledgments: the results were obtained with financial support from the state program for the Sirius Federal Territory "Scientific and technological development of the Sirius Federal Territory" (Agreement No. 18-03 dated Sept. 10, 2024).
The authors are grateful to Dr. T. M. Piskunova for making available cucurbit accessions susceptible to powdery mildew from the VIR collection.
The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work.

For citation: Markova E.N., Berensen F.A., Gashkova I.V., Antonova O.Yu. Molecular screening of rare cucurbit accessions for the presence of markers for genes and QTLs controlling resistance to powdery mildew. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2024;185(4):196-208. DOI: 10.30901/2227-8834-2024-4-196-208

Введение

Представители семейства Cucurbitaceae Juss. (Тыквенные) являются одними из наиболее популярных овощных культур в мировом сельском хозяйстве, поскольку их плоды обладают высокой питательной ценностью, способны к долгосрочному хранению и удобны при транспортировке. В 2020 г., по данным ФАО (https://www.fao.org/statistics/en), Российская Федерация занимала третье место в мире после Китая и Индии по валовому производству данных культур. При этом, однако, многие виды, широко возделываемые в странах Азии, мало культивируются в России, где их относят к редким тыквенным культурам. Возделывание таких видов, как люффа цилиндрическая (*Luffa cylindrica* M. Roem.), лагенария обыкновенная (*Lagenaria siceraria* (Molina) Standl.), *Benincasa hispida* (Thunb.) Cogn., трихозант змеевидный (*Trichosanthes cucumerina* L.), дикие виды рода *Cucumis* L., ограничивается различными лимитирующими абиотическими факторами (влажность, температура), а также историческими культурными предпочтениями населения. На данный момент из имеющегося многообразия видов семейства Cucurbitaceae в Государственный реестр селекционных достижений Российской Федерации включено всего лишь 5 сортов момордики и по 2 сорта лагенарии и бенинказы, в то время как сортов тыквы, кабачка, огурца и арбуза суммарно зарегистрировано более тысячи (State Register…, 2019).

Некоторые примеры выращивания таких культур в России все же имеются. На южном черноморском побережье еще с советских времен культивируется люффа цилиндрическая – диплоидное растение (2n = 2x = 26) из трибы Benincasae (Rai et al., 2023), плоды и семена которого используют в пищевой, косметической и других отраслях промышленности. Помимо использования в пищу, губчатая часть плода люффы как органический и легко перерабатываемый материал с пористой структурой находит широкое применение при изготовлении упаковочных материалов, звукоизоляционных покрытий, губок для ванны и мытья посуды, адсорбентов для удаления тяжелых металлов (никеля, свинца, хрома, меди) из сточных вод (Demir et al., 2008). Также масла люффы могут быть использованы как вариант биотоплива для двигателей внутреннего сгорания (Bamgboye, Oniya, 2012).

Другая культура, поддерживаемая на Адлерской опытной станции ВИР, – лагенария обыкновенная, также называемая горлянкой, или бутылочной тыквой. Данный вид имеет число хромосом, равное 22 (Singh, 1990), при этом в популяции растения зачастую гетерозиготны и весьма изменчивы (https://prosea.prota4u.org). Лагенарию часто используют в качестве подвоя для других тыквенных культур, например арбуза (Karaca et al., 2013). Такие подвои обеспечивают быстрый рост и высокую устойчивость к абиотическим факторам и некоторым заболеваниям, например к вирусу желтой мозаики цуккини (Dhillon et al., 2018).

Урожайность тыквенных, как и других культивируемых растений, сильно зависит от поражения различными патогенами. Одним из наиболее распространенных грибковых заболеваний является мучнистая роса, вызываемая микроорганизмами *Podosphaera xanthii* (Schltdl.) U. Braun & S. Takam. (syn. *Sphaerotheca fuliginea* Poll.) и *Erysiphe cichoracearum* DC. (syn. *Golovinomyces cichoracearum* DC.). Мучнистая роса – один из самых агрессивных патогенов бахчевых культур и в настоящий момент считается наиболее распространенным заболеванием тыквы, кабачка и патиссона в открытом грунте в Российской Федерации, прежде всего в северо-западной и южной зонах (Ling, Levi, 2007). Все виды мучнистой росы относятся к облигатным фитопатогенам, которые растут на поверхности листьев хозяина и получают питательные вещества из клеток мезофилла через специализированные структуры – гаустории. Характерной особенностью патогена является белый налет на верхней поверхности листьев, спороношение может встречаться также на стеблях и плодах. В первую очередь болезнь развивается на нижнем ярусе листьев, постепенно переходя на более молодые. Пораженные листья буреют и засыхают. Источником инфекции в новом сезоне служат зимующие на растительных остатках клейстотеции (плодовые тела) (Varivoda et al., 2017).

Применение фунгицидов и других агрохимикатов не всегда эффективно, поскольку патоген способен развивать устойчивость к ним (McGrath, 2001); кроме того, фунгициды нарушают естественные почвенные экосистемы и оказывают негативное влияние на живые организмы. Поэтому необходимо повышать резистентность самих растений за счет интродукции в них генов устойчивости.

Работы в области генетики резистентности тыквенных к мучнистой росе и молекулярного маркирования *R*-генов и QTL (Quantitative Trait Loci) устойчивости ведутся на протяжении длительного времени. Для разных видов широко распространенных тыквенных культур разработано значительное количество маркеров различных типов, которые активно применяются в селекции. В случае интрогрессии ценного гена в геномы других видов или при высокой степени синтении один маркер может быть использован в отношении сразу нескольких растительных культур.

Так, локус, связанный с устойчивостью к мучнистой росе у кабачка (*Cucurbita pepo* L.), интрогрессировали от дикого вида *C. okeechobeensis* subsp. *martinezii* (Small) L.H. Bailey через вид-мостик *C. moschata* Duch. (Contin, Munger, 1977). Было показано, что резистентность у полученных линий с интрогрессией обеспечивается одним геном в группе сцепления 10, который получил название *Pm-0*. В дальнейшем на основе этих линий создали коммерческие сорта *C. pepo*, и ген *Pm-0* получил достаточно широкое распространение в современном сортименте кабачка и патиссона (Contin, Munger, 1977; Holdsworth et al., 2016; Berensen et al., 2023). Для его идентификации разработаны два CAPS-маркера. Основной внутригенный маркер NBS_S9_1495924/HaeIII локализован в области NBS-LRR, дополнительный маркер S9_1539675/MspI проявляет полную косегрегацию с признаком устойчивости. Показано, что маркеры пригодны для молекулярного скрининга коллекций: одновременное присутствие маркеров NBS_S9_1495924/HaeIII и S9_1539675/MspI хорошо коррелировало с устойчивостью к мучнистой росе.

У мускатной тыквы *C. moschata* информативный маркер создан в процессе полногеномного поиска ассоциаций GWAS (Alavilli et al., 2022). При секвенировании 407 контрастных образцов выявили новый ген-кандидат *CmoAP2/ERF*, ассоциированный с устойчивостью к мучнистой росе, после чего с помощью технологии dCAPS-маркирования (dCAPS = Derived Cleaved Amplified Polymorphic Sequences) разработали маркер CmoAP2/ERF-PstI, эффективно различавший устойчивые и поражаемые формы. Другая группа исследователей на основе

SNP, выявленных методом генотипирования с помощью секвенирования (GBS) у 204 образцов гибридов мускатной тыквы, картировала QTL устойчивости на 10-й группе сцепления и разработала 7 SCAR-маркеров, показавших свою эффективность в молекулярном скрининге (Park et al., 2020). Следует отметить, что ни одна из групп авторов не сделала попытки связать выявленные локусы устойчивости с описанными ранее у мускатной тыквы генами *pm-1* и *pm-2* (Adeniji, Coyne, 1983).

Для такой экономически значимой культуры, как огурец обыкновенный (*Cucumis sativus* L.), также существуют маркеры, позволяющие проводить отбор на устойчивость к мучнистой росе. В своем исследовании M. B. Anarjan с соавторами (Anarjan et al., 2021) разработали два маркера для определения восприимчивости или устойчивости корейских линий огурца: CAPS-маркер CsLRR-RPK2 для гена *CsGy5G015660* и InDel-маркер CsaMLO8 для гена *Csa5G623470*. Первый из них демонстрировал более сильную корреляцию с фенотипом, устойчивым к болезням, – 84%. В то же время маркер CsaMLO8 показал 70% соответствия фенотипа и генотипа.

На основе AFLP-анализа генома линии дыни (*Cucumis melo* L.) TGR-1551, содержащего доминантный ген устойчивости к трем расам мучнистой росы, распространенным в южной Европе, F. Yuste-Lisbona с коллегами (Yuste-Lisbona et al., 2011) выделили ассоциированный с устойчивостью фрагмент E31M66-T3 и связанный с восприимчивостью фрагмент E31M66-B1. Секвенирование этих двух аллельных AFLP-фрагментов позволило создать на основе выявленного полиморфизма SCAR-маркер PM6-SCAR, пригодный для молекулярного скрининга.

В геноме арбуза (*Citrullus lanatus* (Thunb.) Matsum. & Nakai) на второй хромосоме был идентифицирован кластер из 8 генов устойчивости (*Cla019831–Cla019863*), из которых, однако, только три гена имели отличия последовательностей у устойчивого и восприимчивого родителя. В последовательности одного из главных кандидатов, гена *Cla019831*, у контрастных форм обнаружили полиморфизм по наличию/отсутствию рестрикционного сайта TaqI, что позволило авторам разработать CAPS-маркер (Kim et al., 2015). Поскольку арбуз является близким родственником *Lagenaria siceraria* (Xie et al., 2019; Rehman et al., 2022), данный маркер представляет большой интерес для проведения молекулярного скрининга у редких тыквенных культур.

Ввиду большого количества данных для распространенных видов тыквенных культур, для них гораздо легче найти уже разработанные и верифицированные маркеры устойчивости к мучнистой росе, чем для редких представителей данного семейства. Однако у люффы и лагенарии такие маркеры все же известны – соответственно M5349 (Zhaoqing Quanfa Agricultural Development Co Ltd., 2021) и GPDSATG_CTC75 (Wang et al., 2011).

Следует отметить, что все эти маркеры получены для генов устойчивости к *P. xanthii*, вероятно, ввиду ее более широкого распространения по сравнению со вторым патогенным видом.

В данной работе все вышеперечисленные маркеры использованы для молекулярного скрининга образцов видов *Luffa cylindrica*, *Lagenaria siceraria* и *Cucumis* sp. из коллекции редких тыквенных культур ВИР. Суммарно было апробировано 15 молекулярных маркеров, созданных для 5 распространенных и 2 редких тыквенных культур; данные скрининга сопоставили с результатами фенотипической оценки на наличие устойчивости образцов к мучнистой росе в условиях влажных субтропиков на Адлерской опытной станции – филиале Федерального исследовательского центра Всероссийского института генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова (ВИР).

Материалы и методы

Растительный материал

Экспериментальную выборку составили образцы трех родов редких тыквенных культур из коллекции отдела генетических ресурсов овощных и бахчевых культур ВИР (табл. 1): 50 образцов *Luffa cylindrica*, 50 образцов *Lagenaria siceraria* и 10 образцов видов рода *Cucumis*. Образцы люффы цилиндрической представлены местными сортами, полученными по обмену с научно-исследовательскими учреждениями или в результате экспедиционных сборов с 1928 по 1984 г. В выборке присутствуют образцы различного географического происхождения: европейские страны – 7 образов, страны Африки – 9 образцов, Средняя Азия – 5 образцов, Индокитай – 13 образцов, Восточная Азия – 14 образцов и 2 образца из Латинской Америки (Венесуэла). Изменчивость морфологических признаков растений слабая, единственный контрастный признак – белая окраска семян (обычно семена черной окраски) – выявлен у образца к-629 из Кыргызстана.

У образцов лагенарии (местный материал 1928–2019 гг. из стран Европы – 5 образцов, Африки – 11 образцов, Средней Азии – 9 образцов, Индокитая – 15 образцов, Восточной Азии – 10 образцов) наблюдается сильная вариабельность признака «форма плода». Диапазон изменчивости формы плода – от мелкоплодных «погремушек» до длинноплодных цилиндрических и пальцевидных плодов. Семена лагенарии имеют оригинальную форму и варьируют по размеру и окраске (от белой до серо-коричневой). Образцы рода *Cucumis* – диплоидные растения 2n = 24 (материал 1959–1985 гг. из Кении, ЮАР, Ганы и Франции) – характеризуются мелкими овальными или округлыми плодами с различной густотой опушения. Семена белые или кремовые, длиной 2–6 мм.

Также в исследовании полевой устойчивости образцов к мучнистой росе в условиях субтропического климата в качестве контроля использовали 10 образцов, поражаемых мучнистой росой, а для молекулярного скрининга – образцы кабачка, у которых ранее (Berensen et al., 2023) было показано наличие маркеров гена *Pm-0* (табл. 2).

Фитопатологический анализ

Высадка опытных растений производилась на территории Адлерской опытной станции ВИР, расположенной в субтропическом климатическом поясе Российской Федерации. Рассаду тыквенных культур высаживали в грядки с определенными интервалами между растениями (схема посадки – 80 × 80 см для кабачков, 150 × 80 см – для тыкв и 100 × 80 см для остальных культур), чтобы обеспечить им достаточное пространство для роста и развития.

В течение летне-осеннего сезона 2023 г. провели оценку образцов на наличие поражения мучнистой росой в условиях открытого грунта в период массового распространения болезни (конец сентября – начало октября) согласно методике ВИР (Piskunova, 2020).

На территории посадок осматривали каждое растение и оценивали степень поражения в баллах по шкале: 0 – поражение отсутствует – иммунность; 1 балл – слабое

Таблица 1. **Образцы редких тыквенных культур, включенных в исследование**
Table 1. **Accessions of rare cucurbitaceous crops used in the study**

Вид (сокращение для подписей на рисунках) / Species (abbreviation for designations in the figures)	Число изученных образцов / Number of accessions studied	№ по каталогу ВИР (к-...) / VIR catalogue No. (k-...)
Luffa cylindrica (Lc)	50	127, 150, 162, 286, 448, 462, 513, 515, 517, 518, 519, 520, 521, 524, 527, 529, 530, 532, 533, 534, 535, 536, 537, 538, 539, 540, 547, 548, 550, 551, 552, 558, 559, 560, 580, 581, 582, 583, 584, 585, 589, 590, 611, 613, 619, 621, 629, 630, 638, 639
Lagenaria siceraria (Ls)	50	819, 848, 878, 976, 985, 986, 988, 989, 991, 993, 1000, 1003, 1067, 1068, 1072, 1083, 1088, 1091, 1118, 1125, 1148, 1150, 1177, 1181, 1205, 1208, 1213, 1219, 1223, 1224, 1228, 1231, 1237, 1238, 1239, 1240, 1241, 1246, 1252, 1253, 1264, 1265, 1266, 1267, 1268, 1271, 1273, 1274, 1275, 1276
Cucumis anguria L. (C. sp*)*	2	5, 40
C. dispaceus L. (C. sp*)*	1	3
C. longipes L. (C. sp*)*	1	17
C. miriocarpus L. (C. sp*)*	1	11
C. prohpeterum L. (C. sp*)*	1	12
C. saelinexi L. (C. sp)	1	15
C. zeyheri L. (*C.* sp*)*	1	16
Cucumis sp. (*C.* sp*)*	2	63, 80
ИТОГО:	110	

Таблица 2. **Контрольные образцы, задействованные в исследовании**
Table 2. **Control accessions used in the study**

Вид (сокращение для подписей на рисунках) / Species (abbreviation for designations in the figures)	Число образцов / Number of accessions studied	№ по каталогу ВИР (к-...) / VIR catalogue No. (k-...)
Контроли для фитопатологической оценки		
Cucurbita maxima (Cm)	1	4479
C. pepo (Cp)	9	5060; 5484; 5485; 5524; 5525; 5529; 5530; 5531; 5602
Контроли для проведения молекулярного скрининга		
C. pepo (Cp)	2	5522; 5611

поражение (менее 10% поверхности листьев); 2 балла – среднее поражение (до 25% поверхности листьев); 3 балла – сильное поражение (до 50% поверхности листьев); 4 балла – очень сильное поражение, вызывающее гибель растений.

Средний балл поражения образца (B) вычисляли по формуле: $\Sigma (a \times b) / N$, где $\Sigma (a \times b)$ – сумма произведений числа пораженных растений на соответствующий балл поражения, N – число проанализированных растений.

Степень развития болезни (C) определяли по формуле: $C = \Sigma (a \times b) \times 100 / N \times 4$, где 4 – максимальный балл поражения.

По степени развития болезни образцы разделяли по типам устойчивости, используя шкалу: менее 10% – очень высокая; 10–25% – высокая; 26–50% – средняя; 51–75% – низкая; более 75% – очень низкая (Piskunova, 2020).

Выделение ДНК

Экстракцию ДНК проводили как из индивидуальных растений, так и способом объединенных (bulk) проб. Объединенная проба включала либо материал нескольких недельных проростков (до 10 растений на образец), либо навеску семян. Размер навески зависел от размера семян: использовали до 25 семян в случае *Luffa cylindrica*, до 15 семян в случае *Lagenaria siceraria* и до 50 семян в случае видов *Cucumis*.

В работе задействовали два метода выделения ДНК: модификацию SDS-метода (Dorokhov, Klocke, 1997) при выделении из семян и оригинальную модификацию CTAB-

метода для листового материала (Antonova et al., 2020). Использование двух методов объяснялось тем, что метод CTAB-экстракции не позволял получать ДНК хорошего качества при выделении из семян.

Концентрацию и качество полученной ДНК оценивали спектрофотометрическим методом на приборе Implen NanoPhotometer N60 и путем электрофореза в 1-процентном агарозном геле (с использованием 1 × TBE при напряжении 5 В/см).

Молекулярный скрининг

Для проведения молекулярного скрининга образцов редких тыквенных культур отобрали из литературных источников различные маркеры генов устойчивости к мучнистой росе, разработанные для люффы и лагенарии, а также для широко распространенных тыквенных – огурца, кабачка, тыквы, дыни. Перечень маркеров представлен в таблице 3.

ПЦР проводили в реакционной смеси объемом 20 мкл, содержащей 40 нг геномной ДНК, 1× реакционный буфер («Диалат», Москва, http://dialat.ru/), 2,5 мМ $MgCl_2$, 0,5 мМ каждого из dNTPs, по 0,20 мкМ прямого и обратного праймеров и 1 ед. Taq-полимеразы («Диалат», Москва, http://dialat.ru/). Программы ПЦР соответствовали рекомендованным авторами праймеров.

Рестрикцию проводили в 35 мкл реакционной смеси в течение 8 часов в условиях, рекомендованных фирмой-изготовителем ферментов («СибЭнзим», Новосибирск, https://sibenzyme.com/).

Разделение продуктов амплификации и рестрикционных фрагментов осуществляли методом электрофореза в 2-процентных агарозных гелях с использованием 1× TBE и с напряжением в камере 5 В/см на протяжении 80 минут. Гели окрашивали бромистым этидием. Для визуализации в проходящем УФ-свете использовали систему Gel-Doc XR (Bio-Rad, США).

Результаты

Фитопатологическая оценка устойчивости образцов в условиях открытого грунта

В 2023 г. все 110 образцов экспериментальной выборки редких тыквенных культур высадили на территории Адлерской опытной станции ВИР для изучения их устойчивости к мучнистой росе в условиях влажных субтропиков. Одновременно для контроля высадили 10 образцов, сильно поражаемых мучнистой росой (по результатам многолетних наблюдений ведущего научного сотрудника отдела генетических ресурсов овощных и бахчевых культур ВИР Т. М. Пискуновой). Каждый образец был представлен 4–5 растениями. К сожалению, из-за крайне неблагоприятных метеорологических условий на опытном участке (аномальные ливни и град в начале июля 2023 г. в Адлерском районе г. Сочи) значительное число образцов было повреждено и удалено из выборки ввиду их нежизнеспособности. Всего удалось проанализировать 50 образцов, в том числе 8 контрольных.

Фитопатологическую оценку по стандартной методике ВИР (Piskunova, 2020) провели в конце сентября в период максимального распространения инфекции. Все 8 контрольных образцов тыквы и кабачка были сильно поражены мучнистой росой (средний балл – 3,68 ± 0,08), что свидетельствовало о наличии высокого инфекционного фона на опытном участке. При этом все 42 изученных образца видов *Lagenaria siceraria* и *Luffa cylindrica* мучнистой росой практически не поражались (рис. 1).

Молекулярный скрининг с использованием ДНК-маркеров генов устойчивости к мучнистой росе

По результатам анализа литературы мы подобрали и апробировали для редких тыквенных культур 13 молекулярных маркеров генов устойчивости к мучнистой росе, разработанных для традиционных тыквенных культур, и 2 маркера собственно для *Lagenaria siceraria* и *Luffa cylindrica* (табл. 3). Скрининг провели для всех 110 образцов экспериментальной выборки (Electronic Supplementary Materials, Suppl. 1, Table S1)[1]; также в него включили контрольные образцы распространенных тыквенных культур (кабачки и тыквы) – 10 поражаемых мучнистой росой и 2 устойчивых, имеющих маркеры гена *Pm-0*.

Маркеры, разработанные для *Cucumis sativus*

Мы использовали 2 маркера, разработанные для идентификации генов устойчивости у огурца: CAPS-маркер CsLRR-RPK2/HinfI (ген *CsLRR-RPK2*) и SCAR-маркер CsaMLO8 (ген *CsaMLO8*, контролирующий рецессивную устойчивость к мучнистой росе) (Anarjan et al., 2021). Примерно 70% образцов выборки давало амплификационные продукты, однако для обоих маркеров были выявлены только фрагменты, ассоциированные с восприимчивостью к мучнистой росе, размером соответственно 324 пн и 405 пн (Electronic Supplementary Materials, Suppl. 2, Fig. S1)[2].

Маркеры гена *Pm-0*, известные у кабачка и мускатной тыквы

Проведен скрининг с маркерами гена *Pm-0*, контролирующего устойчивость к мучнистой росе у кабачка и мускатной тыквы. Мы использовали два CAPS-маркера этого гена, из которых маркер NBS_S9_1495924/HaeIII является внутригенным и характеризуется авторами как «основной», а маркер S9_1539675/MspI тесно сцеплен с геном и рассматривается как дополнительный. В скрининг привлекли два контрольных образца, у которых присутствие этих маркеров было показано ранее (Berensen et al., 2023).

Действительно, на контрольных образцах кабачка мы смогли определить диагностические фрагменты маркеров гена *Pm-0*. Однако большинство образцов редких тыквенных культур не генерировали ПЦР-продукты, еще у части были отмечены слабые продукты амплификации, не совпадающие по размеру с ожидаемыми и не поддающиеся воздействию рестриктаз (Electronic Supplementary Materials, Suppl. 3, Fig. S2)[3].

[1] Приложение 1, табл. S1, представлено в онлайн-формате. Электронная версия статьи: https://doi.org/10.30901/2227-8834-2024-4-196-208 / Electronic Supplementary Materials, Suppl. 1, Table S1. The online version of this article: https://doi.org/10.30901/2227-8834-2024-4-196-208

[2] Приложение 2, рис. S1, представлено в онлайн-формате. Электронная версия статьи: https://doi.org/10.30901/2227-8834-2024-4-196-208 / Electronic Supplementary Materials, Suppl. 2, Fig. S1. The online version of this article: https://doi.org/10.30901/2227-8834-2024-4-196-208

[3] Приложение 3, рис. S2, представлено в онлайн-формате. Электронная версия статьи: https://doi.org/10.30901/2227-8834-2024-4-196-208 / Electronic Supplementary Materials, Suppl. 3, Fig. S2. The online version of this article: https://doi.org/10.30901/2227-8834-2024-4-196-208

Таблица 3. **Апробированные в исследовании маркеры генов устойчивости к мучнистой росе у различных тыквенных культур**

Table 3. **Markers for powdery mildew resistance genes in various cucurbitaceous crops tested in the study**

Маркер / Marker	Тип маркера / Marker type	Последовательности праймеров * / Primer sequences	T_m, C	Рестриктаза / Restriction enzyme	Размер (пн) ожидаемых фрагментов (R/S) / Size (bp) of expected fragments (R/S)	Литературный источник / Reference source
Огурец *Cucumis sativus*						
CsLRR-RPK2	dCAPS	F: gcaacaagttcaatggaccac R: gaatctctccagtcaaattgtttcc	60	HinfI	224+100/324	Anarjan et al., 2021
CsaMLO8	InDel	F: tatggctgcctttcatctcct R: tccaagcaaagaaggcaagc	60	–	1854/405	Anarjan et al., 2021
Кабачок *Cucurbita pepo* subsp. *pepo*						
NBS_S9_1495924	CAPS	F: tcaacggatatctccaccaag R: tacagagcagcctggatgagt	58	HaeIII	759 +134/ 443+316+134	Holdsworth et al., 2016
S9_1539675	CAPS	F: acttagagaatggttcgacctctg R: ctggagagctgtaagtgaagatca	60	HpaII	550+300/850	Holdsworth et al., 2016
Мускатная тыква *Cucurbita moschata*						
PMR1	InDel	F: tcgtttttcttcttgcaacc R: aaacaggtcaaagtgcaccag	48	–	419/334	Park et al., 2020
PMR2	InDel	F: caagtaagcacaacaaagttcattc R: agcacaaatcaaagaagagttcg	52	–	360/178	Park et al., 2020
PMR3	InDel	F: ccgcattcaacctataagtcttt R: agcacaaatcaaagaagagttcg	64	–	275/296	Park et al., 2020
PMR4	InDel	F: gttttgattggaggagaggtttatg R: ttctcggggaaagctatagattagt	54	–	420/381	Park et al., 2020

Таблица 3. Окончание
Table 3. The end

Маркер / Marker	Тип маркера / Marker type	Последовательности праймеров * / Primer sequences	T_m, C	Рестриктаза / Restriction enzyme	Размер (пн) ожидаемых фрагментов (R/S) / Size (bp) of expected fragments (R/S)	Литературный источник / Reference source
Мускатная тыква *Cucurbita moschata*						
PMR5	InDel	F: ctgactcaagcaacagtttagacc R: gatcaatgccacagatttcgag	53	–	295/353	Park et al., 2020
PMR6	InDel	F: cggttatggttaccaatcaggt R: gatcgataaaaaccaccacgac	53	–	324/360	Park et al., 2020
CmoAP2/ERF	dCAPS	F: caattcaggcggcaggcgggtgctg R: attattcggcctccattact	56→48	PstI	180/200	Alavilli et al., 2022
Дыня *Cucumis melo*						
PM6-SCAR	SCAR	F: gaattcaaaccacaatcttcg R: cgagaatcagagagggtcgt	59	–	281/246	Yuste-Lisbona et al., 2011
Арбуз *Citrullus lanatus*						
Cla019831	CAPS	F: cttttgcttgcattgtgcat R: ggatgcaaaggagctgtttc	60→55	TaqI	527/334+223	Kim et al., 2015
Лагенария *Lagenaria siceraria*						
GPDSATG_CTC75	SCAR	F: catgaaagaaaaatcggcttgg R: taactccagcactcccttccc	56	–	75/105	Wang et al., 2011
Люффа *Luffa cylindrica*						
M5349	SCAR	F: ttgaggtattacttccatc R: gcatcttgaaatctaggt	46	–	151/195	Zhaoqing Quanfa Agricultural Development Co Ltd., 2021

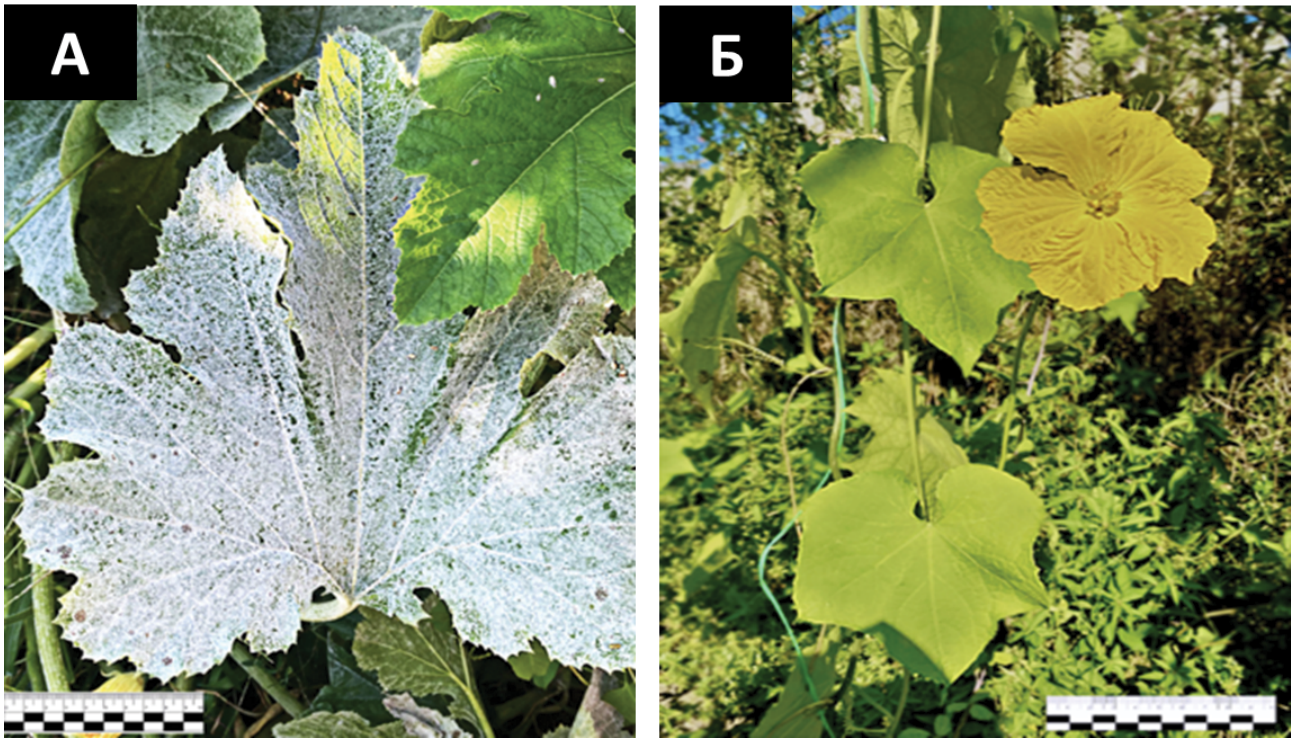


Рис. 1. А – листовая пластинка кабачка, пораженного мучнистой росой, образец к-5602; Б – листовые пластинки образца *Luffa cylindrica* к-558, устойчивого к мучнистой росе

Fig. 1. A – the leaf blade of a squash plant affected by powdery mildew, accession k-5602; Б – the leaf blades of *Luffa cylindrica*, accession k-558: an example of resistance to powdery mildew

Маркеры QTL и генов устойчивости мускатной тыквы и дыни

В скрининге участвовало 6 SCAR-маркеров (PMR1–PMR6), разработанных для картированного на 10-й хромосоме QTL устойчивости мускатной тыквы (Park et al., 2020), и CAPS-маркер гена *CmoAP2/ERF*, картированного в области ~400 пн между нуклеотидами 7562022~7981972 в хромосоме 3 (Alavilli et al., 2022).

При скрининге со SCAR-маркерами PMR1–PMR6 только для небольшого числа образцов выборки удалось получить ПЦР-продукты, но их размеры в большинстве случаев не согласовывались с литературными данными, то есть они не могли считаться диагностическими. В случае маркера PMR1 часть образцов генерировала фрагменты, ассоциированные с восприимчивостью к мучнистой росе (см. Suppl. 1, Table S1). Не было найдено ни одного образца с диагностическими фрагментами устойчивости, которые, согласно литературным данным, должны составлять примерно 420 пн. Аналогично в изученной выборке не было выявлено ни одного образца с диагностическими фрагментами SCAR-маркера PM6, разработанного F. Yuste-Lisbona с соавторами (Yuste-Lisbona et al., 2011) для дыни *Cucumis melo*.

Только в случае маркера CmoAP2/ERF-dCAPS/PstI обнаружен один образец люффы цилиндрической к-513, генерировавший рестрикционный фрагмент, ассоциированный с устойчивостью (рис. 2). Еще у нескольких образцов нашли фрагменты, связанные с восприимчивостью. Однако молекулярные данные у этих образцов не совпадали с оценкой их устойчивости к мучнистой росе в полевых условиях. Более того, фрагмент, который, согласно авторам, должен быть ассоциирован с устойчивостью, присутствовал также и у контрольного поражаемого образца тыквы (*Cucurbita maxima*) к-4479.

Маркер, разработанный для детекции генов устойчивости у арбуза

CAPS-маркер Cla019831/TaqI разработали K. H. Kim с соавторами (Kim et al., 2015) для детекции гена устойчивости к мучнистой росе *Cla019831* у арбуза. У поражаемых образцов ПЦР-продукт должен расщепляться ферментом TaqI, у устойчивых образцов рестрикции не происходит. В нашем случае ПЦР-продукты с праймерами Cla019831 образовывались только у единичных образцов одного вида – *Lagenaria siceraria*. При этом все они не разрезались TaqI, то есть соответствовали маркеру функциональной аллели гена *Cla019831* (рис. 3, А). Все образцы, у которых присутствовали маркерные фрагменты, при фитопатологической оценке проявили себя как устойчивые к мучнистой росе.

Таким образом, маркер Cla019831/TaqI можно предварительно оценить как эффективный для образцов лагенарии, однако для других тыквенных культур он не подходит. Следует отметить, что виды *Lagenaria siceraria* и *Citrullus lanatus* действительно эволюционно близки и на кластерах, построенных по результатам анализа различных нуклеотидных и белковых последовательностей, они располагаются совместно (Chomicki, Renner, 2015; Xie et al., 2019; Ma et al., 2020; Rehman et al., 2022).

Маркеры генов устойчивости, разработанные для редких тыквенных культур

SCAR-маркер M5349, разработанный китайскими исследователями (Zhaoqing Quanfa Agricultural Development Co Ltd., 2021) для анализа QTL устойчивости у *Luffa cylindrica*, при скрининге экспериментальной выборки выявили только у нескольких образцов люффы (см. Suppl. 1, Table S1). При этом образцы с маркерными фрагментами устойчивости (~151 пн) (рис. 3, Б) показали наличие

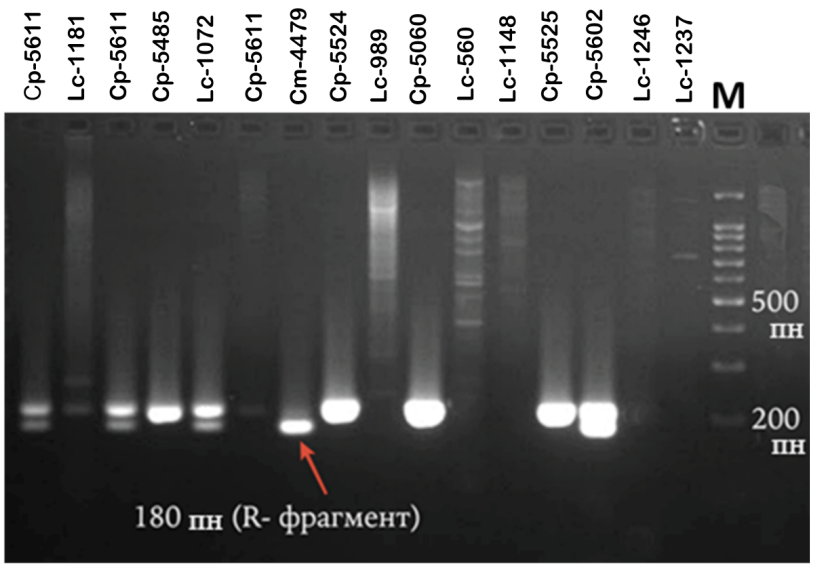


Рис. 2. Результаты апробации маркера CmoAP2/ERF-dCAPS/PstI, разработанного для дыни, с ДНК-пробами образцов редких тыквенных культур. Фрагменты, ассоциированные, по литературным данным, с устойчивостью, обозначены как «R-фрагменты» (M – маркер молекулярного веса 100 bp+ («СибЭнзим»); сокращения видовых названий даны в соответствии с таблицами 1 и 2)

Fig. 2. Test results for the marker CmoAP2/ERF-dCAPS/PstI (developed for melon) on DNA samples of rare cucurbits. Fragments associated with resistance according to published sources are designated as R-fragments (R-фрагменты) (M – molecular weight marker 100 bp+ (SibEnzyme); the abbreviations of species names are given in accordance with Tables 1 and 2)

устойчивости в полевом эксперименте на Адлерской опытной станции ВИР.

У *Lagenaria siceraria* при использовании SCAR-маркера GPDSATG/CTC75 появление ПЦР-продукта размером 75 пн указывает на наличие устойчивости. Действительно, для 7 образцов лагенарии в молекулярном исследовании такой результат был достигнут (рис. 3, B; см. Suppl. 1, Table S1). Все эти образцы были устойчивы по результатам фитопатологической оценки в условиях открытого грунта на Адлерской опытной станции ВИР. Следует, однако, отметить, что образцы, не генерирующие диагностических фрагментов, также проявляли устойчивость к мучнистой росе.

Обсуждение

По результатам молекулярного скрининга образцов редких тыквенных культур изученные маркеры можно было разделить на три группы.

Группа 1. В результате ПЦР/рестрикции образуются диагностические фрагменты, которые, по литературным данным, ассоциированы с устойчивостью к мучнистой росе: маркеры Cla019831/TaqI и GPDSATG_CTC75 у лагенарии, маркер M5349 у люффы (см. Suppl. 1, Table S1).

Группа 2. В результате ПЦР/рестрикции получены только диагностические фрагменты, ассоциированные с восприимчивостью к мучнистой росе: маркеры CsLRR-RPK2/HinfI и CsaMLO8 у лагенарии, люффы и у рода *Cucumis*, PMR1 у люффы и CmoAP2/ERF-dCAPS/PstI у лагенарии (см. Suppl. 1, Table S1).

Группа 3. Полученные ампликоны имеют нестандартные размеры, не указанные в литературном источнике: SCAR-маркеры PMR2 – PMR6 и PM6 у люффы, CAPS-маркеры S9_1539675/HpaII и NBS_S9_1495924/HaeIII у всех редких тыквенных. Маркер PMR1 относился одновременно к группам 2 и 3. Следует отметить, что все использованные в работе праймеры генерировали ПЦР-продукты только у части изученных образцов редких тыквенных культур, у многих амплификация отсутствовала (Suppl. 1, Table S1).

Таким образом, при анализе редких тыквенных культур большинство проанализированных праймеров не дают ПЦР-продуктов, или же получаемые фрагменты отличаются по размеру от диагностических, то есть они не эффективны в молекулярном скрининге. Это может быть связано с давним эволюционным расхождением видов (Xie et al., 2019) и с независимыми изменениями структуры генов и QTL, обеспечивающих иммунный ответ при заражении патогеном. Диагностические фрагменты, связанные с устойчивостью, в принципе удается получить только для маркеров, разработанных для самих этих культур или для очень близких видов: маркера GPDSATG_CTC75, разработанного для лагенарии, маркера M5349, разработанного для люффы, а также маркера Cla019831/TaqI, изначально разработанного для арбуза. При этом те образцы лагенарии и люффы, которые не генерировали диагностических фрагментов маркеров, также проявляли устойчивость к мучнистой росе, то есть правильной ассоциации «маркер – признак» достигнуто не было.

Высокая устойчивость редких тыквенных культур к мучнистой росе в условиях влажных субтропиков на Черноморском побережье Кавказа может свидетельствовать о присутствии у них генов устойчивости, обеспечивающих защиту, которую не может преодолеть патоген. Известно, что устойчивость к мучнистой росе является расоспецифичной (Lebeda et al., 2008, 2016). В исследовании, проводившемся в пяти странах (Таиланд, Филиппины, Вьетнам, Индия, Китай), где обширно культивируются тыквенные культуры, относящиеся к редким на территории Российской Федерации, было показано, что восприимчивая линия горькой тыквы THMC 144 оказалась устойчивой к расам *Podosphaera xanthii*, выделенным из патогенов, поражающих

другие тыквенные в Европе и Средиземноморье (Lebeda et al., 2008). Велика вероятность того, что на территории Адлерской опытной станции, где проводились полевые эксперименты, не было тех рас патогена, которые могли бы поражать задействованные в ходе исследования образцы из коллекции ВИР. В этом случае молекулярный анализ с использованием маркеров GPDSATG_CTC75, M5349 и Cla019831/TaqI может выявить в коллекции формы, потенциально устойчивые к тем расам, которые пока отсутствуют на Черноморском побережье Кавказа, но могут попасть туда при расширении торговли с азиатскими странами, а именно 12 образцов *Luffa cylindrica* и столько же образцов *Lagenaria siceraria*, которые обладают новыми уникальными генами устойчивости.

Заключение

В ходе данной работы проведен молекулярный скрининг обширной выборки 110 образцов редких тыквенных культур с использованием 15 молекулярных маркеров генов и QTL устойчивости к мучнистой росе, известных из литературы. Параллельно проведена фенотипическая оценка их устойчивости в условиях влажных субтропиков на Адлерской опытной станции ВИР. Показано, что все растения *Lagenaria siceraria*, *Luffa cylindrica* и рода *Cucumis* не поражались патогеном, несмотря на то что на станции присутствовал высокий инфекционный фон. Большинство маркеров, разработанных для распространенных тыквенных культур, таких как кабачок, мускатная тыква, огурец, дыня, оказались абсолютно непригодны для редких тыквенных. Маркеры GPDSATG_CTC75, M5349 и Cla019831/TaqI, разработанные для лагенарии, люффы и родственного ей арбуза, генерировали у некоторых образцов редких тыквенных фрагменты, которые, по литературным данным, ассоциированы с устойчивостью. Вероятно, эти маркеры могут быть использованы для превентивного отбора образцов, устойчивых к тем расам *Podosphaera xanthii*, которые пока отсутствуют на Черноморском побережье Кавказа.

References / Литература

Adeniji A.A., Coyne D.P. Genetics and nature of resistance to powdery mildew in crosses of butternut with calabaza squash and 'Seminole Pumpkin'. *Journal of the American Society for Horticultural Science*. 1983;108(3):360-368. DOI: 10.21273/JASHS.108.3.360

Alavilli H., Lee J.J., You C.R., Poli Y., Kim H.J., Jain A. et al. GWAS reveals a novel candidate gene *CmoAP2/ERF* in pumpkin (*Cucurbita moschata*) involved in resistance to powdery mildew. *International Journal of Molecular Sciences*. 2022;23(12):6524. DOI: 10.3390/ijms23126524

Anarjan M.B., Bae I., Lee S. Marker-assisted evaluation of two powdery mildew resistance candidate genes in Korean cucumber inbred lines. *Agronomy*. 2021;11(11):2191. DOI: 10.3390/agronomy11112191

Antonova O.Yu., Klimenko N.S., Rybakov D.A., Fomina N.A., Zheltova V.V., Novikova L.Yu., Gavrilenko T.A. SSR analysis of modern Russian potato varieties using DNA samples of nomenclatural standards. *Plant Biotechnology and Breeding*. 2020;3(4):77-96. [in Russian] (Антонова О.Ю., Клименко Н.С., Рыбаков Д.А., Фомина Н.А., Желтова В.В., Новикова Л.Ю. Гавриленко Т.А. SSR-анализ современных российских сортов картофеля с использованием ДНК номенклатурных стандартов. *Биотехнология и селекция растений*. 2020;3(4):77-96). DOI: 10.30901/2658-6266-2020-4-o2

Bamgboye A.I., Oniya O.O. Fuel properties of loofah (*Luffa cylindrica* L.) biofuel blended with diesel. *African Journal of Environmental Science and Technology*. 2012;6(9):346-352. DOI: 10.5897/AJEST11.364

Berensen F.A., Piskunova T.M., Kuzmin S.V., Moskalu A.F., Antonova O.Yu., Artemyeva A.M. Molecular screening of squash and patisson squash collection samples using markers of the *Pm-0* gene, which controls resistance to powdery mildew. *Ecological Genetics*. 2023;21(2):107-121. [in Russian] (Беренсен Ф.А., Пискунова Т.М., Кузьмин С.В., Москалу А.Ф., Антонова О.Ю., Артемьева А.М. Молекулярный скрининг образцов коллекции кабачка и патиссона с использованием маркеров гена *Pm-0*, контролирующего устойчивость к мучнистой росе. *Экологическая генетика*. 2023;21(2):107-121). DOI: 10.17816/ecogen110988

Chomicki G., Renner S.S. Watermelon origin solved with molecular phylogenetics including Linnaean material: another example of museomics. *New Phytologist*. 2015;205(2):526-532. DOI: 10.1111/nph.13163

Contin M.E., Munger H.M. Inheritance of powdery mildew resistance in interspecific crosses with *Cucurbita martinezii*. *HortScience*. 1977;12(4):397.

Demir H., Top A., Balköse D., Ulkü S. Dye adsorption behavior of *Luffa cylindrica* fibers. *Journal of Hazardous Materials*. 2008;153(1-2):389-394. DOI: 10.1016/j.jhazmat.2007.08.070

Dhillon N.P.S., Sanguansil S., Srimat S., Schafleitner R., Manjunath B., Agarwal P. et al. Cucurbit powdery mildew-resistant bitter gourd breeding lines reveal four races of *Podosphaera xanthii* in Asia. *HortScience*. 2018;53(3):337-341. DOI: 10.21273/HORTSCI12545-17

Dorokhov D.B., Klocke E. A rapid and economic technique for RAPD analysis of plant genomes. *Russian Journal of Genetics*. 1997;33(4):443-450).

FAOSTAT. Food and Agriculture Organization of the United Nations. Statistics: [website]. Available from: https://www.fao.org/statistics/en [accessed Jun. 24, 2024].

Holdsworth W.L., LaPlant K.E., Bell D.C., Jahn M.M., Mazourek M. Cultivar-based introgression mapping reveals wild species-derived *Pm-0*, the major powdery mildew resistance locus in squash. *PLoS One*. 2016;11(12):e0167715. DOI: 10.1371/journal.pone.0167715

Karaca F., Yetişir H., Solmaz İ., Çandir E., Kurt Ş., Sarı N. Rootstock potential of Turkish *Lagenaria siceraria* germplasm for watermelon: plant growth, yield and quality. *Turkish Journal of Agriculture and Forestry*. 2013;36:167-177. DOI: 10.3906/SAG-1211-92

Kim K.H., Hwang J.H., Han D.Y., Park M., Kim S., Choi D. et al. Major quantitative trait loci and putative candidate genes for powdery mildew resistance and fruit-related traits revealed by an intraspecific genetic map for watermelon (*Citrullus lanatus* var. *lanatus*). *PLoS One*. 2015;10(12):e0145665. DOI: 10.1371/journal.pone.0145665

Lebeda A., Křístková E., Sedláková B., McCreight J.D., Coffey M.D. Cucurbit powdery mildews: methodology for objective determination and denomination of races. *European Journal of Plant Pathology*. 2016;144(2);399-410. DOI: 10.1007/s10658-015-0776-7

Lebeda A., Křístková E., Sedláková B., McCreight J.D., Coffey M.D. New concept for determination and denomination of pathotypes and races of cucurbit powdery mildew. In: M. Pitrat (ed.). *Proceedings of the IXth EUCARPIA Meeting on Genetics and Breeding of Cucurbitaceae. Avignon, France, 21–24 May 2008*. Avignon: INRA; 2008. p.125-134.

Ling K.S., Levi A. Sources of resistance to zucchini yellow mosaic virus in *Lagenaria siceraria* germplasm. *HortScience*. 2007;42(5):1124-1126. DOI: 10.21273/HORTSCI.42.5.1124

Ma L., Wang Q., Mu J., Fu A., Wen C., Zhao X. et al. The genome and transcriptome analysis of snake gourd provide insights into its evolution and fruit development and ripening. *Horticulture Research*. 2020;7(1):199. DOI: 10.1038/s41438-020-00423-9

McGrath M.T. Fungicide resistance in cucurbit powdery mildew: experiences and challenges. *Plant Disease*. 2001;85(3):236-245. DOI: 10.1094/PDIS.2001.85.3.236

Park B., Jang S., Yu Y., Choi G.J., Kang B., Seo S.T. QTL mapping and molecular markers of powdery mildew resistance in pumpkin (*Cucurbita moschata*). *Horticultural Science and Technology*. 2020;38(5):717-729. DOI: 10.7235/HORT.20200065

Piskunova T.M. Studying the global collection of pumpkin, marrow, pattypan and crookneck squashes and its maintenance in viable conditions: (guidelines). St. Petersburg: VIR; 2020. [in Russian] (Пискунова Т.М. Изучение и поддержание в живом виде мировой коллекции тыквы, кабачка, патиссона, крукнека: (методические указания). Санкт-Петербург: ВИР; 2020). DOI: 10.30901/978-5-907145-21-4

PROSEA. Plant Resources of South-East Asia: [website]. Available from: https://prosea.prota4u.org [accessed Jun. 24, 2024].

Rai S., Sarkar R.K., Datta S., Rai U., Sindhu V. Recent advances in luffa vegetables. In: *Futuristic Trends in Biotechnology*. Chikkamagaluru: Iterative International Publishers; 2023. p.1-13. DOI: 10.58532/V2BS28CH1

Rehman S., Rashid A., Manzoor M.A., Li L., Sun W., Riaz M.W. et al. Genome-wide evolution and comparative analysis of superoxide dismutase gene family in Cucurbitaceae and expression analysis of *Lagenaria siceraria* under multiple abiotic stresses. *Frontiers in Genetics.* 2022;12:784878. DOI: 10.3389/fgene.2021.784878

Singh A.K. Cytogenetics and evolution in the Cucurbitaceae. In: D.M. Bates, R.W. Robinson, C. Jeffrey (eds). *Biology and Utilization of Cucurbitaceae*. Ithaca, NY: Cornell University Press; 1990. p.10-28. Available from: https://api.pageplace.de/preview/DT0400.9781501745447_A37645839/preview-9781501745447_A37645839.pdf [accessed Jun. 17, 2024].

State Register for Selection Achievements Admitted for Usage (National List). Vol. 1 "Plant varieties" (official publication). Moscow: Rosinformagrotech; 2019. [in Russian] (Государственный реестр селекционных достижений, допущенных к использованию. Т. 1. «Сорта растений» (официальное издание). Москва: Росинформагротех; 2019).

Varivoda O.P., Maslennikova E.S. Assessment and selection of source material for creating melon hybrids with integrated resistance to anthracnose and powdery mildew. *Vegetable Crops of Russia*. 2019;(5):20-24. [in Russian] (Варивода О.П., Масленникова Е.С. Оценка и подбор исходного материала для создания гибридов дыни с комплексной устойчивостью к антракнозу и мучнистой росе. *Овощи России*. 2019;(5):20-24). DOI: 10.18619/2072-9146-2019-5-20-24

Wang L., Wu X., Wang B., Xu P., Li G. SCAR marker linked to resistance gene of powdery mildew in bottle gourd [*Lagenaria siceraria* (Molina) Standl.] breeding line J083. *Journal of Zhejiang University*. 2011;37(2):119-124. DOI: 10.3785/j.issn.1008-9209.2011.02.001

Xie D., Xu Y., Wang J., Liu W., Zhou Q., Luo S. et al. The wax gourd genomes offer insights into the genetic diversity and ancestral cucurbit karyotype. *Nature Communications*. 2019;10(1):5158. DOI: 10.1038/s41467-019-13185-3

Yuste-Lisbona F.J., Capel C., Gómez-Guillamón M.L., Capel J., López-Sesé A.I., Lozano R. Codominant PCR-based markers and candidate genes for powdery mildew resistance in melon (*Cucumis melo* L.). *Theoretical and Applied Genetics*. 2011:122(4);747-758. DOI: 10.1007/s00122-010-1483-6

Zhaoqing Quanfa Agricultural Development Co Ltd. Molecular marker related to towel gourd powdery mildew and application thereof. China; patent number: CN111996285B; 2021.

Информация об авторах

Елена Николаевна Маркова, младший научный сотрудник, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44, Научно-технологический университет «Сириус», Научный центр генетики и наук о жизни, 354340 Россия, Краснодарский край, федеральная территория «Сириус», пгт. Сириус, Олимпийский пр., 1, markova.en@talantiuspeh.ru, https://orcid.org/0000-0002-9454-6594

Федор Алексеевич Беренсен, заведующий лабораторией, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44, f.berensen@vir.nw.ru, https://orcid.org/0000-0002-0492-2024

Ирина Валерьевна Гашкова, 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.gashkova@vir.nw.ru, https://orcid.org/0000-0002-8758-893X

Ольга Юрьевна Антонова, 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, olgaant326@mail.ru, https://orcid.org/0000-0001-8334-8069

Information about the authors

Elena N. Markova, Associate Researcher, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, Sirius University of Science and Technology, Research Center of Genetics and Life Sciences, 1 Olimpiysky Ave., Sirius Settlem., Sirius Federal Territory, Krasnodar Territory 354340, Russia, markova.en@talantiuspeh.ru, https://orcid.org/0000-0002-9454-6594

Fedor A. Berensen, Head of a Laboratory, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, f.berensen@vir.nw.ru, https://orcid.org/0000-0002-0492-2024

Irina V. Gashkova, 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.gashkova@vir.nw.ru, https://orcid.org/0000-0002-8758-893X

Olga Yu. Antonova, Cand. Sci. (Biology), Leading Researcher, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, olgaant326@mail.ru, https://orcid.org/0000-0001-8334-8069

Вклад авторов: все авторы сделали существенный вклад в проведение исследования и подготовку публикации. Маркова Е.Н. – выделение ДНК-препаратов; проведение молекулярного скрининга; сбор и обработка материала; написание текста; обзор литературы. Беренсен Ф.А. – проведение молекулярного скрининга. Антонова О.Ю. – концепция и дизайн исследования; написание текста. Гашкова И.В. – формирование выборки; описание биологических и экологических особенностей редких тыквенных культур.
Contribution of the authors: all authors made a significant contribution to the study and preparation of the publication. Markova E.N. – DNA extraction; molecular screening; collection and processing of materials; writing of the text; reviewing of publications. Berensen F.A. – molecular screening. Antonova O.Yu. – concept and design of the study; writing of the text. Gashkova I.V. – formation of the subset of experimental accessions; description of biological and environmental features of rare cucurbits.

Конфликт интересов: авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.
Conflict of interests: the authors declare no conflicts of interests.

Статья поступила в редакцию 25.10.2024; одобрена после рецензирования 26.11.2024; принята к публикации 03.12.2024.
The article was submitted on 25.10.2024; approved after reviewing on 26.11.2024; accepted for publication on 03.12.2024.

СИСТЕМАТИКА, ФИЛОГЕНИЯ И ГЕОГРАФИЯ КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ И ИХ ДИКИХ РОДИЧЕЙ

Научная статья
УДК 581.93
DOI: 10.30901/2227-8834-2024-4-209-220

CC BY

Особенности биоморфологической и географической структур сегетальных флор ряда регионов России

О. Г. Баранова[1], А. С. Третьякова[2], Н. Н. Лунева[3], А. А. Зверев[4, 5], П. В. Кондратков[6], Т. А. Терехина[7], Г. Р. Хасанова[8], С. М. Ямалов[9], М. В. Лебедева[9], Н. А. Багрикова[10]

[1] *Ботанический институт им. В. Л. Комарова Российской академии наук, Санкт-Петербург, Россия*

[2] *Ботанический сад Уральского отделения Российской академии наук, Екатеринбург, Россия*

[3] *Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений, Санкт-Петербург, Россия*

[4] *Национальный исследовательский Томский государственный университет, Томск, Россия*

[5] *Центральный сибирский ботанический сад Сибирского отделения Российской академии наук, Новосибирск, Россия*

[6] *Уральский федеральный университет имени первого Президента России Б. Н. Ельцина, Екатеринбург, Россия*

[7] *Алтайский государственный университет, Барнаул, Россия*

[8] *Уфимский федеральный исследовательский центр Российской академии наук, Башкирский научно-исследовательский институт сельского хозяйства, Уфа, Россия*

[9] *Уфимский федеральный исследовательский центр Российской академии наук, Южно-Уральский ботанический сад-институт, Уфа, Россия*

[10] *Никитский ботанический сад – Национальный научный центр Российской академии наук, Ялта, Россия*

Автор, ответственный за переписку: Алена Сергеевна Третьякова, as.tretyakova1@yandex.ru

Актуальность. Проведение биоморфологического и географического анализов на протяженных географических градиентах актуально для выявления ботанико-географических особенностей сегетальных флор.
Материалы и методы. Приведен сравнительный анализ биоморфологических и географических элементов аборигенной и чужеродной фракций сегетальных флор девяти регионов России: Вологодской, Ленинградской, Новгородской, Свердловской и Ростовской областей, Республик Башкортостан и Крым, Удмуртской Республики, Алтайского края.
Результаты. В спектрах биоморфологических групп сравниваемых сегетальных флор примерно равное соотношение терофитов и гемикриптофитов, монокарпических и поликарпических травянистых растений. При этом в аборигенной фракции выше доля поликарпических трав (около 60–70%), а в чужеродной фракции преобладают монокарпические травы (80–90%). Аборигенные растения большей частью являются широко распространенными видами – голарктическими, евразийскими, преимущественно плюризональными. В чужеродной фракции сравниваемых сегетальных флор наиболее многочисленны группы евразийских и американских видов.
Заключение. Соотношение жизненных форм (повышение доли терофитов и снижение доли фанерофитов), вероятно, является характерной чертой для сегетальной флоры и связано с условиями в агрофитоценозах, где происходит периодическая механическая обработка почвы. Географический анализ аборигенной и чужеродной фракций подтвердил, что сегетальные флоры сохраняют свои биогеографические особенности.

Ключевые слова: аборигенные растения, географический анализ, жизненные формы, сегетальные растения, чужеродные растения

Благодарности: работа частично выполнена в рамках государственных заданий: Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (124020100075-2), Ботанического сада УрО РАН (1022040100468-6-1.6.11;1.6.20), Никитского ботанического сада – Национального научного центра РАН (FNNS-2022-0004), Башкирского НИИ сельского хозяйства УФИЦ РАН (FMRS-2022-0129), Южно-Уральского ботанического сада-института УФИЦ РАН (075-00570-24-00).
Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы.

Для цитирования: Баранова О.Г., Третьякова А.С., Лунева Н.Н., Зверев А.А., Кондратков П.В., Терехина Т.А., Хасанова Г.Р., Ямалов С.М., Лебедева М.В., Багрикова Н.А. Особенности биоморфологической и географической структур сегетальных флор ряда регионов России. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2024;185(4):209-220. DOI: 10.30901/2227-8834-2024-4-209-220

© Баранова О.Г., Третьякова А.С., Лунева Н.Н., Зверев А.А., Кондратков П.В., Терехина Т.А., Хасанова Г.Р., Ямалов С.М., Лебедева М.В., Багрикова Н.А., 2024

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

Original article
DOI: 10.30901/2227-8834-2024-4-209-220

Features of the biomorphological and geographic structure of segetal floras in a number of regions in Russia

Olga G. Baranova[1], Alyona S. Tretyakova[2], Natalya N. Luneva[3], Andrei A. Zverev[4, 5], Pavel V. Kondratkov[6], Tatyana A. Terekhina[7], Gulnaz R. Khasanova[8], Sergey M. Yamalov[9], Mariya V. Lebedeva[9], Nataliya A. Bagrikova[10]

[1] *Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, Russia*

[2] *Botanic Garden of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Yekaterinburg, Russia*

[3] *All-Russian Institute of Plant Protection, St. Petersburg, Russia*

[4] *National Research Tomsk State University, Tomsk, Russia*

[5] *Central Siberian Botanical Garden of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia*

[6] *Ural Federal University named after the first President of Russia B.N. Yeltsin, Yekaterinburg, Russia*

[7] *Altai State University, Barnaul, Russia*

[8] *Ufa Federal Research Center of the Russian Academy of Sciences, Bashkir Research Institute of Agriculture, Ufa, Russia*

[9] *Ufa Federal Research Center of the Russian Academy of Sciences, South-Ural Botanical Garden–Institute, Ufa, Russia*

[10] *Nikita Botanical Gardens – National Research Center of the Russian Academy of Sciences, Yalta, Russia*

Corresponding author: Alyona S. Tretyakova, as.tretyakova1@yandex.ru

Background. Biomorphological and geographic analyses conducted on long geographic gradients are relevant for identifying botanical and geographic features of segetal floras.
Materials and methods. A comparative analysis was used to study biomorphological and geographic elements of segetal floras in nine regions of Russia: Vologda, Leningrad, Novgorod, Sverdlovsk and Rostov Provinces, the Republic of Bashkortostan, the Republic of Crimea, the Udmurt Republic, and Altai Territory.
Results. Biomorphological groups in the compared segetal floras contained approximately equal ratios of therophytes and hemicryptophytes, monocarpic and polycarpic herbaceous plants. Meanwhile, the indigenous fraction manifested a higher share of polycarpic herbs (about 60–70%), while monocarpic herbs predominated in the alien fraction (80–90%). For the most part, indigenous plants represented widespread species (Holarctic and Eurasian), mainly plurizonal ones. At the same time, the composition of geographic elements in segetal floras retained the features of their locations. Species of southern distribution prevailed in the segetal flora of Crimea, while Central and East Asian species in Altai Territory. Depending on the zonal arrangement of segetal floras, the shares of boreal, forest-steppe and steppe species changed. The ratios among geographic elements in the alien fractions of the compared segetal floras were relatively stable. The groups of Eurasian and American species were the most numerous.
Conclusion. The ratio of life forms (an increased share of therophytes, and a decreased share of phanerophytes) is probably a characteristic feature of the segetal flora, associated with the living environments of plants in agricultural phytocenoses. Geographic analysis confirmed that segetal floras retained their biogeographical features.

Keywords: indigenous plants, geographic analysis, life forms, segetal plants, alien plants

Acknowledgements: these studies were partly conducted within the framework of the state tasks assigned of the Komarov Botanical Institute (124020100075-2), Botanic Garden of the Ural Branch of the RAS (1022040100468-6-1.6.11;1.6.20), Nikita Botanical Gardens (FNNS-2022-0004), Bashkir Research Institute of Agriculture (FMRS-2022-0129), and South-Ural Botanical Garden–Institute (075-00570-24-00).
The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work.

For citation: Baranova O.G., Tretyakova A.S., Luneva N.N., Zverev A.A., Kondratkov P.V., Terekhina T.A., Khasanova G.R., Yamalov S.M., Lebedeva M.V., Bagrikova N.A. Features of the biomorphological and geographic structure of segetal floras in a number of regions in Russia. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2024;185(4):209-220. DOI: 10.30901/2227-8834-2024-4-209-220

Введение

Наиболее значимыми для формирования видового состава растений агроценозов традиционно считаются две группы факторов: эдафо-климатические, отражающие параметры климата и особенностей почв, связанные с географическим положением, и антропогенные, такие как способы обработки почв и системы защитных мероприятий (Khasanova, Yamalov, 2013). Закономерности влияния этих групп факторов на основные фракции сегетальной флоры – аборигенную и чужеродную, соотношение которых изменчиво, на данный момент не изучено. В то же время анализ динамики состава и соотношения этих групп как на протяженных географических градиентах, так и в пределах отдельных регионов на сегодняшний день весьма актуально. Высокая инвазибельность сегетальных сообществ, выраженная сезонная и разногодичная динамика их состава делают их хорошим объектом для выявления закономерностей изменения флор и растительности в условиях изменяющего климата. По мнению ряда авторов, процентное соотношение жизненных форм является лучшим индикатором климата данного региона (Kamelin, 1973; Dvorakovsky, 1983 и др.).

Ранее мы провели сравнение видового состава аборигенной и чужеродной фракций сегетальных флор восьми регионов России. Сравнили семейственные и родовые спектры этих фракций, при этом получили сходные закономерности, что географически близкие регионы имеют большее сходство сегетальных флор по видовому составу (Tretyakova et al., 2020; Baranova et al., 2022). Подобные закономерности уже ранее подтверждали и другие исследователи (Maltsev, 1962; Nikitin, 1983). Сегетальная флора (Kolokolnikov, 1930), агрофитоценозы (Tuganayev, 1984) так же, как и земледелие в целом (Isakov et al., 1986), имеют зональную специфику. Для выявления ботанико-географических особенностей сегетальных флор, хорологии отдельных видов сорных растений, их жизненной стратегии, важно проведение биоморфологического и географического анализов.

Цель исследования – сравнение биоморфологической и географической структуры сегетальной флоры девяти регионов Российской Федерации и выявление ее общих черт и биогеографических особенностей.

Материалы и методы

В основу работы положены сведения по сегетальным флорам, имеющим разную степень удаленности друг от друга, девяти регионов Российской Федерации. На территории европейской части России регионы расположены на Северо-Западе (Вологодская, Ленинградская, Новгородская области), в южной ее части (Ростовская область, Республика Крым), в Предуралье и на Урале (Удмуртская Республика, Республика Башкортостан и Свердловская область) и в азиатской – юго-восточной части Западной Сибири (Алтайский край). Территория исследования охватывает лесную, лесостепную и степную зоны.

Авторы изучали видовой состав сорных растений с использованием стандартных методов, применяя маршрутный метод. Маршрутами была охвачена вся территория рассматриваемых регионов, где имеются посевные площади. В исследование включены сорные растения агрофитоценозов зерновых, технических, пропашных культур и многолетних трав, в анализ не были взяты сорные растения на виноградниках, в плодовых садах и полях эфиромасличных культур на территории Крыма. Кроме собственных данных авторов, использовались литературные источники и гербарные материалы, хранящиеся в разных научных и образовательных учреждениях: Ботаническом институте им. В.Л. Комарова (LE), Уральском федеральном университете (UFU), Уральском ботаническом саду УрО РАН (EKAT), Алтайском государственном университете (ALTB), Всероссийском институте защиты растений, Удмуртском государственном университете (UDU), Южно-Уральском ботаническом саду-институте, Никитском ботаническом саду (YALT).

Рассмотрены следующие показатели структуры сравниваемых сегетальных флор: соотношение биоморфологических групп по системе К. Раункиера (Raunkiaer, 1934), соотношение биоморфологических групп по системе И. Г. Серебрякова (Serebryakov, 1962), соотношение долготных и широтных географических групп для аборигенных видов, для чужеродных – по месту происхождения. Сравнение биоморфологической и географической структур флор выполнено отдельно для их аборигенной и чужеродной фракций. Списки видов сравниваемых сегетальных флор с биоэкологическими характеристиками отдельных видов внесены в базу данных в интегрированной ботанической информационной системе IBIS v.7.2. (Zverev, 2007, 2012). С ее помощью проведен дескриптивный типологический анализ и созданы биоморфологические и географические спектры флор.

Результаты и обсуждение

1. Биоморфологические особенности сегетальных флор

В спектре биоморф сегетальной флоры, по классификации К. Раункиера, выделяется две крупные группы, примерно равные по числу видов: гемикриптофиты и терофиты. Исключение составляют сегетальные флоры Ростовской области и Республики Крым, где доля терофитов существенно превышает долю гемикриптофитов – 51% против 39% и 61% против 27% соответственно (табл. 1).

Повышенную представленность терофитов можно рассматривать как отличительную особенность сегетальных флор. Доля терофитов (40–60%) значительно выше, чем в региональных бореальных флорах соответствующих регионов: например, во флоре Свердловской области терофиты составляют только 7% от общего числа (Tretyakova, Kulikov, 2014), Удмуртии – 17% (Baranova, 2002), во флоре севера Европейской России – 20% (Kamelin, 2017). В южных флорах их роль тоже высока: так, в сегетальной флоре Крыма – 61% против 30% в природной (Golubev, 1996).

Для сегетальных флор важной биоморфологической особенностью является крайне низкий процент участия в их составе фанерофитов, особи которых преимущественно выявлены на начальных стадиях онтогенеза. В сегетальных флорах Удмуртии и Свердловской области группа фанерофитов представлена всходами *Acer negundo* L. В сегетальной флоре Ростовской области на полях встречаются всходы *Robinia pseudoacacia* L. и *Sambucus nigra* L. Больше всего фанерофитов отмечено в составе сегетальной флоры Крыма – 0,8%; там можно встретить такие виды, как *Elaeagnus angustifolia* L., *Gleditsia triacanthos* L. и *Rosa canina* L. В большинстве сегетальных флор фанерофиты полностью отсутствуют (см. табл. 1).

Полученное соотношение жизненных форм (повышение доли терофитов и снижение доли фанерофитов), ве-

Таблица 1. Спектры биоморфологических групп по К. Раункиеру в сравниваемых сегетальных флорах в целом и их отдельных фракциях, %

Table 1. Composition of biomorphological groups according to K. Raunkier in the compared segetal floras as a whole, and in their individual fractions, %

Биоморфологическая группа	ЛО	НО	ВО	УдР	РБ	СО	РО	РКр	АлК
Сегетальная флора в целом									
Терофиты	43,1	48,1	49,2	40,0	46,8	42,5	50,5	61,3	49,5
Гемикриптофиты	48,8	43,9	41,1	49,6	46,1	48,8	39,4	27,2	42,9
Хамефиты	2,0	1,2	1,7	2,3	1,7	1,9	0,9	2,4	2, 2
Криптофиты, всего	6,6	6,9	8,1	7,8	5,4	6,3	8,6	7,7	5,4
в том числе: – геофиты	6,6	6,9	8,1	7,8	5,4	6,3	8,6	7,2	5,4
– гелофиты	0	0	0	0	0	0	0	0,5	0
Фанерофиты	0	0	0	0,3	0	0,4	0,7	0,8	0
Аборигенная фракция									
Терофиты	19,1	22,9	25,6	19,6	17,7	17,6	24,7	54,3	26,7
Гемикриптофиты	67,6	63,2	58,4	64,6	70,3	68,3	58,6	32,5	60,2
Хамефиты	3,5	2,1	2,9	3,8	3,2	3,5	1,9	3,1	4,2
Криптофиты, всего	9,8	11,8	13,1	11,9	8,9	10,6	14,2	9,7	8,9
в том числе: – геофиты	9,8	11,8	13,1	11,9	8,9	10,6	14,2	8,9	8,9
– гелофиты	0	0	0	0	0	0	0	0,7	0
Фанерофиты	0	0	0	0	0	0	0,6	0,3	0
Чужеродная фракция									
Терофиты	76,6	79,3	81,8	71,3	79,9	74,1	77,8	84,9	73,7
Гемикриптофиты	22,6	19,8	17,2	26,5	18,7	24,1	18,9	11,7	24,6
Криптофиты, всего	0,8	0,9	1,0	1,5	1,4	0,9	2,6	1,2	1,7
в том числе: – геофиты	0,8	0,9	1,0	1,5	1,4	0,9	2,6	1,2	1,7
Фанерофиты	0	0	0	0,7	0	0,9	0,7	2,3	0

Примечание (здесь и далее – условные обозначения регионов): ЛО – Ленинградская область; НО – Новгородская область; ВО – Вологодская область; УдР – Удмуртская Республика; РБ – Республика Башкортостан; СО – Свердловская область; РО – Ростовская область; РКр – Республика Крым; АлК – Алтайский край

Note (here and further, the symbols of regions are interpreted): ЛО – Leningrad Province; НО – Novgorod Province; ВО – Vologda Province; УдР – Udmurt Republic; РБ – Republic of Bashkortostan; СО – Sverdlovsk Province; РО – Rostov Province; РКр – Republic of Crimea; АлК – Altai Territory

роятно, является характерной чертой для сегетальной флоры и связано с условиями существования растений в агрофитоценозах, где происходит периодическая механическая обработка почвы.

Спектры жизненных форм по К. Раункиеру в исследованных сегетальных флорах для аборигенных и чужеродных видов различны. В аборигенной фракции представлен весь набор жизненных форм, от терофитов до фанерофитов, а в чужеродной фракции отсутствуют хамефиты (см. табл. 1). Отличия имеются в количественном соотношении отдельных групп. В большинстве сегетальных флор в аборигенных фракциях преобладают гемикриптофиты. Исключение составляет сегетальная флора Крыма, где в аборигенной фракции доля терофитов в полтора раза выше доли гемикриптофитов. Среди чужеродных растений повсеместно участие терофитов резко повышается, и они составляют более 70%.

Рассмотрим биоморфологические особенности сегетальных флор по составу элементов, выделяемых по классификации И. Г. Серебрякова (табл. 2). Согласно этой классификации, в соотношении «монокарпические / поликарпические травянистые растения» также преобла-

Таблица 2. Спектры биоморфологических групп по И. Г. Серебрякову в сравниваемых сегетальных флорах в целом и их отдельных фракциях, %

Table 2. Composition of biomorphological groups according to I. G. Serebryakov in the compared segetal floras as a whole, and in their individual fractions, %

Биоморфологическая группа	ЛО	НО	ВО	УдР	РБ	СО	РО	РКр	АлК
Сегетальная флора в целом									
Монокарпики	53,9	56,2	55,9	48,4	57,9	50,8	61,0	69,9	60,3
Поликарпики, всего	44,8	42,3	41,9	49,3	41,4	47,2	37,5	26,4	38,6
в том числе: – стержнекорневые	11,4	11,2	11,4	16,5	14,8	15,4	8,9	10,4	15,9
– корневищные	17,5	16,2	14,4	15,7	14,8	15,7	14,9	6,7	12,7
– кистекорневые	1,7	1,5	3,0	2,9	1,7	2,0	1,0	1,1	0,5
– клубнеобразующие	1,0	0,8	1,3	1,4	1,3	0,8	1,6	0,8	1,4
– корнеотпрысковые	2,0	2,7	3,0	2,3	3,4	2,8	4,1	2,4	3,0
– столонообразующие и ползучие	4,4	3,8	3,4	4,1	3,7	3,9	2,2	1,1	1,1
– дерновинные	5,4	5,4	4,2	3,8	1,0	5,9	3,5	1,1	3,0
– лианоидные	1,0	0,4	0,4	0,6	0,3	0,4	1,0	0,8	1,1
– луковичные	–	-	0,4	1,4	–	–	0,3	1,6	–
– суккулентные	0,3	0,4	0,4	0,6	0,3	0,4	–	–	–
– турионообразующие	–	–	–	–	–	–	–	0,5	–
Древесные растения, всего	–	–	–	0,3	–	0,4	0,6	1,1	–
в том числе: – деревья	–	–	–	0,3	–	0,4	0,3	0,3	–
– кустарники	–	–	–	–	–	–	0,3	0,8	–
Полудревесные растения, всего	0,3	0,4	0,4	0,3	–	0,4	0,6	1,9	0,5
в том числе: – полукустарники	0,3	0,4	0,4	0,3	–	0,4	0,6	1,6	–
– полукустарнички	–	–	–	–	–	–	–	0,3	0,5
Споровые растения, всего	1,0	1,2	1,7	1,7	0,7	1,2	0,3	0,8	0,5
в том числе: – длиннокорневищные травянистые папоротники	–	–	–	0,3	–	–	–	–	–
– длиннокорневищные травянистые хвощи	1,0	1,2	1,7	1,4	0,7	1,2	0,3	0,8	0,5
Аборигенная фракция									
Монокарпики	27,2	27,1	29,9	25,8	27,8	24,6	35,2	64,0	37,7
Поликарпики, всего	70,5	70,1	66,4	70,8	70,9	72,5	62,3	31,8	60,2
в том числе: – стержнекорневые	17,3	18,8	18,2	21,5	24,1	20,4	14,8	12,5	24,6
– корневищные	29,5	28,5	24,1	25,4	27,8	27,5	27,8	8,3	22,5
– кистекорневые	2,3	2,8	4,4	3,3	2,5	2,8	1,9	1,4	1,0

Таблица 2. Окончание

Table 2. The end

Биоморфологическая группа	ЛО	НО	ВО	УдР	РБ	СО	РО	РКр	АлК
Аборигенная фракция									
– клубнеобразующие	1,7	1,4	2,2	1,9	2,5	0,7	2,5	1,0	1,6
– корнеотпрысковые	2,9	3,5	3,6	2,9	4,4	3,5	3,7	2,4	2,6
– столонообразующие и ползучие	7,5	6,9	5,8	6,7	7,0	7,0	4,3	1,4	2,1
– дерновинные	8,1	7,6	6,6	5,3	1,9	9,9	6,2	1,4	4,7
- лианоидные	0,6	–	–	0,5	–	–	0,6	0,7	1,0
– луковичные	–	–	0,7	2,4	–	–	0,6	2,1	–
– суккулентные	0,6	0,7	0,7	1,0	0,6	0,7	–	–	–
– турионообразующие	–	–	–	–	–	–	–	0,7	–
Древесные растения, всего	–	–	–	–	–	–	0,6	0,7	–
в том числе: – деревья	–	–	–	–	–	–	–	–	–
– кустарники	–	–	–	–	–	–	0,6	0,6	–
Полудревесные растения, всего	0,6	0,7	0,7	0,5	–	0,7	1,2	2,4	1,0
в том числе: – полукустарники	0,6	0,7	0,7	0,5	–	0,7	1,2	2,1	–
– полукустарнички	–	–	–	–	–	–	–	0,3	1,0
Споровые растения, всего	1,7	2,1	2,9	2,9	1,3	2,1	0,6	1,0	1,0
в том числе: – длиннокорневищные травянистые папоротники	–	–	–	0,5	–	–	–	–	–
– длиннокорневищные травянистые хвощи	1,7	2,1	2,9	2,4	1,3	2,1	0,6	1,0	1,0
Чужеродная фракция									
Монокарпики	91,1	92,2	91,9	83,1	92,1	83,9	88,2	89,5	84,4
Поликарпики, всего	8,9	7,8	8,1	16,2	7,9	15,2	11,1	8,1	15,6
в том числе: – стержнекорневые	3,2	1,7	2,0	8,8	4,3	8,9	2,6	3,5	6,7
– корневищные	0,8	0,9	1,0	0,7	–	0,9	1,3	1,2	2,8
– кистекорневые	0,8	–	1,0	2,2	0,7	0,9	–	–	–
– клубнеобразующие	–	–	–	0,7	–	0,9	0,7	–	1,1
– корнеотпрысковые	0,8	1,7	2,0	1,5	2,2	1,8	4,6	2,3	2,8
– дерновинные	1,6	2,6	1,0	1,5	-	0,9	0,7	-	1,1
– лианоидные	1,6	0,9	1,0	0,7	0,7	0,9	1,3	1,2	1,1
Древесные растения, всего	–	–	–	0,7	–	0,9	0,7	2,3	–
в том числе: – деревья	–	–	–	0,7	–	0,9	0,7	1,2	–
– кустарники	–	–	–	–	–	–	–	1,2	–

дают монокарпики. В сравниваемых сегетальных флорах, расположенных в бореальной зоне, этот перевес незначителен, а в сегетальных флорах Удмуртии и Свердловской области их соотношение почти равно 1 : 1. В «южных» сегетальных флорах перевес в сторону монокарпиков более значителен (см. табл. 2).

Большая часть поликарпиков представляет собой растения, обладающие интенсивным вегетативным размножением: корневищные, столонообразующие, корнеотпрысковые и др. Стержнекорневые виды по численности лишь немного уступают корневищным. Других групп видов с преимущественно семенным размножением заметно меньше. В сегетальной флоре Крыма представлены водные укореняющиеся длиннопобеговые турионообразующие виды *Potamogeton berchtoldii* Fieber и *P. pusillus* L., встречающиеся в посевах риса.

Крайне ограниченное участие в сложении сегетальной флоры принимают группы древесных и полудревесных растений и сосудистых споровых растений. Группа споровых растений представлена корневищными травянистыми хвощами. Единственный вид папоротников (*Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn) отмечен в сегетальной флоре Удмуртской Республики. Как показали наши исследования, ранее орляк встречался в посевах Свердловской области как распространенное сорное растение. В настоящее время, возможно, исчез с полей вследствие более интенсивных агротехнических мероприятий (Tretyakova, Kondratkov, 2018).

Доминирующее положение в составе каждой из выделенных фракций сравниваемых сегетальных флор занимают травянистые растения (более 90%). Абсолютное большинство чужеродных растений (более 80%) представлены монокарпиками. В отличие от них аборигенные растения – преимущественно поликарпики (более 60%). Существенное отличие по этому показателю наблюдается в сегетальной флоре Крыма, где даже в аборигенной фракции преобладают монокарпические травы.

Поликарпические травы представлены 10 жизненными формами среди аборигенных растений и только 7 – среди чужеродных. В аборигенной фракции наиболее многовидовыми группами поликарпических растений являются корневищные и стержнекорневые виды. В сложении чужеродной фракции высока доля стержнекорневых, дерновинных и корнеотпрысковых растений. Только в аборигенной фракции присутствует группа сосудистых споровых растений (см. табл. 2).

2. Географический анализ аборигенных фракций сравниваемых сегетальных флор

В аборигенной фракции всех исследованных сегетальных флор широко представлены виды с ареалами, охватывающими большую часть Голарктики и умеренную зону Евразии: голарктические, евразийские и европейско-западноазиатские виды. Причем в сегетальных флорах, расположенных в бореальной зоне, доля голарктических видов значительно выше по сравнению с флорами, находящимися в лесостепной и степной зонах. Меньше всего их число в сегетальной флоре Крыма. В сегетальных флорах в направлении с запада на восток заметно уменьшается доля европейских видов и, наоборот, увеличивается число видов с азиатским распространением (табл. 3).

Таблица 3. Состав долготных географических групп в аборигенных фракциях сравниваемых сегетальных флор, %

Table 3. Composition of longitudinal geographic groups in the indigenous fractions of the compared segetal floras, %

Долготная (секторальная) группа	ЛО	НО	ВО	УдР	РБ	СО	РО	РКр	АлК
Гемикосмополитная	1,7	1,4	1,5	1,9	0,6	1,4	1,9	0,7	1,6
Голарктическая	23,7	23,6	22,6	20,1	13,9	21,1	14,2	6,6	12,6
Евразийская	31,8	34,7	35,8	31,1	34,8	36,6	34,6	21,8	27,7
Европейская	9,8	6,9	6,6	7,2	5,1	4,2	14,2	7,3	2,6
Европейско-западноазиатская	27,2	26,4	27,0	31,6	31,6	24,6	30,2	21,8	25,1
Европейско-югозападноазиатская	–	–	–	–	–	–	–	5,5	–
Европейско-центральноазиатская	–	–	–	–	0,6	–	0,6	0,3	–
Евросибирская	3,5	3,5	2,9	4,3	2,5	5,6	2,5	0,7	1,6
Западноевропейско-западноазиатская	–	–	–	–	–	–	–	0,7	–
Восточноевропейско-азиатская	–	0,7	–	–	1,3	0,7	–	0,3	4,2
Восточноевропейско-западноазиатская	2,3	2,8	3,6	3,8	8,9	4,9	1,9	1,7	8,4
Восточноевропейско-югозападноазиатская	–	–	–	–	–	–	–	0,7	–

Таблица 3. Окончание
Table 3. The end

Долготная (секторальная) группа	ЛО	НО	ВО	УдР	РБ	СО	РО	РКр	АлК
Юговосточноевропейская	–	–	–	–	–	–	–	0,3	–
Юговосточноевропейско-западноазиатская	–	–	–	–	–	–	–	1,0	–
Юговосточноевропейско-югозападноазиатская	–	–	–	–	–	–	–	1,7	–
Юговосточноевропейско-центральноазиатская	–	–	–	–	–	–	–	0,7	–
Югозападноевропейская	–	–	–	–	–	–	–	0,3	–
Южноевропейская	–	–	–	–	–	–	–	3,1	–
Южноевропейско-югозападноазиатская	–	–	–	–	–	–	–	4,5	–
Южноевропейско-западноазиатская	–	–	–	–	0,6	–	–	17,6	–
Крымская	–	–	–	–	–	–	–	1,0	–
Крымско-кавказская	–	–	–	–	–	-	–	1,4	–
Сибирская	–	–	–	–	–	-	–	–	1,6
Азиатская	–	–	–	–	–	0,7	–	–	13,1
Центральноазиатская	–	–	–	–	–	–	–	–	0,5
Восточноазиатская	–	–	–	–	–	–	–	–	1,0

Соответственно, виды с ограниченным распространением единичны в составе сегетальных флор. По составу долготных групп резко отличаются аборигенные фракции сегетальной флоры Республики Крым и Алтайского края. В них содержатся специфичные дифференциальные виды, относящиеся к уникальным географическим группам, отсутствующим в других сравниваемых флорах. В сегетальной флоре Крыма доля таких видов – 38,2%, Алтайского края – 13,2%. Исключительно в сегетальной флоре Крыма представлены группы видов южного распространения, например наиболее многочисленная европейско-югозападноазиатская (5,5%) и южноевропейско-югозападноазиатская (4,5%) группы. Наоборот, только в сегетальной флоре Алтайского края представлены центрально- и восточноазиатские виды (см. табл. 3).

Практически во всех сравниваемых сегетальных флорах среди широтных географических групп преобладает плюризональная (табл. 4), включающая виды, встречающиеся в различных природных зонах. Состав групп с более ограниченным в широтном направлении распространением отражает зональное положение каждой исследованной сегетальной флоры. Для сегетальных флор, расположенных в бореальной зоне, характерно, что в спектре вторую строку по числу видов занимают бореальные виды. Соответственно, небольшим числом видов представлены лесостепная и степная группы. В сегетальных флорах, расположенных в лесостепной и степной зонах, наоборот, повышена роль степных и лесостепных видов. Например, в сегетальной флоре Крыма степные виды составляют около 60%. При этом меньшим числом видов представлены бореальная и неморальная группы (см. табл. 4).

3. Географический анализ чужеродных фракций сравниваемых сегетальных флор

Многие чужеродные растения сравниваемых сегетальных флор по своему происхождению являются внутриконтинентальными мигрантами, происходящими из Евразии. Среди них немало видов с широким распространением в умеренной зоне: евразийские, европейско-югозападноазиатские и европейско-западноазиатские (табл. 5).

Европейская группа включает 59 видов. Из них к собственно европейским относятся 23 вида, южноевропейским – 25, западноевропейским – 6, восточноевропейским – 3 и кавказским – 2. Доля европейских видов выше в сегетальных флорах Ленинградской, Новгородской и Вологодской областей. В восточном направлении доля европейских видов снижается. Достаточно четко прослеживается связь участия южноевропейских видов с географическим положением сегетальной флоры: их доля возрастает в южном направлении, в сегетальных флорах Ростовской области, Республики Крым и Алтайского края (см. табл. 5).

Группа видов, имеющих азиатское распространение, в целом меньше по объему и насчитывает только 34 вида: южноазиатские (12), азиатские и восточноазиатские (по 11). Максимальное участие азиатских видов

Таблица 4. **Состав широтных географических групп в аборигенных фракциях сравниваемых сегетальных флор, %**

Table 4. **Composition of latitudinal geographical groups in indigenous fractions of the compared segetal floras, %**

Широтная (зональная группа)	ЛО	НО	ВО	УдР	РБ	СО	РО	РКр	АлК
Арктоальпийская	–	0,7	–	–	–	–	–	–	–
Гипоаркто-бореальная	0,6	0,7	–	–	–	–	0,6	–	–
Плюризональная	65,3	68,8	72,3	64,6	52,5	67,6	51,9	29,8	45,0
Бореальная	19,7	18,8	18,2	12,0	12,0	17,6	8,6	1,7	7,3
Неморальная	1,7	0,7	0,7	3,3	3,2	–	1,9	1,4	1,0
Бореально-неморальная	7,5	4,9	4,4	9,1	3,2	7,0	4,3	–	4,2
Неморально-лесостепная	0,6	1,4	0,7	1,4	1,9	1,4	2,5	1,7	2,6
Лесостепная	3,5	3,5	2,2	5,7	13,9	2,8	5,6	6,2	11,5
Степная	1,2	0,7	1,5	3,8	13,3	3,5	24,7	59,2	28,3

Таблица 5. **Флорогенетические группы в чужеродных фракциях сравниваемых сегетальных флор, %**

Table 5. **Florogenetic groups in alien fractions of the compared segetal floras, %**

Флорогенетическая группа	ЛО	НО	ВО	УдР	РБ	СО	РО	РКр	АлК
Голарктическая	3,2	3,4	3,0	2,9	2,2	2,7	0,7	1,2	1,7
Евразийская	32,3	38,8	40,4	33,8	35,3	40,2	32,7	30,2	30,2
Европейская	12,1	11,2	14,1	7,4	5,8	8,0	7,8	4,7	6,1
Европейско-западноазиатская	14,5	14,7	11,1	12,5	13,7	12,5	8,5	9,3	13,4
Европейско-югозападноазиатская	4,8	5,2	4,0	3,7	4,3	1,8	7,2	4,7	3,4
Кавказская	0,8	0,9	–	1,5	–	0,9	–	–	0,6
Южноевропейская	4,0	1,7	2,0	2,2	2,9	2,7	7,2	7,0	5,6
Южноевропейско-западноазиатская	1,6	2,6	1,0	0,7	3,6	0,9	3,3	7,0	1,7
Южноевропейско-югозападноазиатская	2,4	1,7	1,0	–	0,7	0,9	3,9	1,2	1,7
Восточноевропейская	1,6	1,7	1,0	2,2	0,7	1,8	0,7	-	0,6
Восточноевропейско-азиатская	0,8	–	1,0	2,2	2,9	0,9	0,7	1,2	1,7
Западноевропейская	0,8	1,7	2,0	–	–	–	3,3	1,2	0,6
Азиатская	3,2	1,7	2,0	0,7	6,5	2,7	5,2	4,7	3,9
Восточноазиатская	2,4	2,6	3,0	2,9	1,4	0,9	0,7	2,3	5,0
Южноазиатская	1,6	0,9	1,0	2,2	1,4	1,8	2,0	4,7	3,4
Африканская	–	–	–	0,7	0,7	–	0,7	2,3	1,1
Североамериканская	7,3	7,8	7,1	14,7	10,1	10,7	11,1	12,8	12,8
Центральноамериканская	0,8	0,9	–	0,7	–	0,9	1,3	2,3	0,6
Южноамериканская	1,6	0,9	–	1,5	0,7	–	1,3	2,3	–
Культигенная	4,0	1,7	6,1	7,4	7,2	9,8	2,0	1,2	6,1

отмечено в сегетальных флорах Алтайского края и Республики Крым (12,3% и 11,7% соответственно).

Группа трансконтинентальных мигрантов представлена 53 видами. Среди них только двумя видами представлены африканские растения *Sorghum bicolor* nothosubsp. *drummondii* (Nees ex Steud.) de Wet ex Davidse и *Phalaris canariensis* L. Более многочисленны американские растения (50 видов), в частности североамериканские. Группа американских видов представлена примерно в равном объеме во всех рассматриваемых сегетальных флорах (см. табл. 5).

Заключение

Исследования показали, что для спектра биоморфологических групп сравниваемых сегетальных флор, выделяемых по классификации К. Раункиера, характерно примерно равное соотношение терофитов и гемикриптофитов, а по классификации И. Г. Серебрякова – монокарпических и поликарпических травянистых растений. При этом в аборигенной фракции выше доля поликарпиков (около 60–70%), среди которых наиболее крупными являются группы корневищных и стержнекорневых растений. В биоморфологическом спектре чужеродной фракции преобладают монокарпики (80–90%). В «южных» сегетальных флорах наблюдается повышение представленности терофитов и монокарпических травянистых растений. В частности, в сегетальной флоре Крыма терофиты и монокарпические травы преобладают даже в аборигенной фракции.

В аборигенной фракции сегетальной флоры преобладают растения с широким распространением в Голарктике (голарктические, евразийские и европейско-западноазиатские). Отличительной особенностью аборигенной фракции сегетальной флоры Крыма и Алтайского края является наличие видов, имеющих ограниченное долготное распространение. Для флоры Крыма это связано практически с островным положением региона. В составе широтных географических групп аборигенных растений также сохраняются биогеографические закономерности, но вместе с тем повсеместно преобладают плюризональные виды. В сегетальных флорах бореальной зоны вторую крупную группу образуют бореальные виды, а в сегетальных флорах, расположенных в лесостепной и степной зонах, наоборот, повышается участие степных и лесостепных видов.

Географический анализ аборигенной фракции подтвердил ранее отмеченную нами закономерность – при кластеризации сегетальных флор по сходству видового состава сохраняются биогеографические особенности (Tretyakova et al., 2020; Baranova et al., 2022).

Соотношение географических элементов чужеродной фракции сравниваемых сегетальных флор относительно стабильно. Повсеместно преобладают внутриконтинентальные чужеродные растения – евразийские и европейско-западноазиатские. Примерно в равном объеме во всех рассматриваемых сегетальных флорах представлена группа американских видов. К числу наиболее значимых отличий можно отнести снижение участия европейских видов в восточном направлении и повышение доли южноевропейских видов в южном направлении. Другими словами, флорогенетический состав чужеродных растений отражает биогеографическое положение сегетальной флоры, но в меньшей степени, чем состав аборигенных растений. Вероятно, это связано с более высоким уровнем сходства видового состава чужеродных растений, чем аборигенных. Повышение видового сходства чужеродных видов объясняется общей историей развития сельского хозяйства в сравниваемых регионах (Baranova et al., 2022).

References / Литература

Baranova O.G. Local flora: analysis, conspectus, and protection: a manual (Mestnaya flora: analiz, konspekt, okhrana: uchebnoye posobiye). Izhevsk: Udmurt State University; 2002. [in Russian] (Баранова О.Г. Местная флора: анализ, конспект, охрана: учебное пособие. Ижевск: Удмуртский государственный университет; 2002).

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., Лунева Н.Н., Зверев А.А., Кондратков П.В., Терехина Т.А. и др. Межрегиональные особенности таксономического состава сегетальных флор. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2022;183(1):174-187). DOI: 10.30901/2227-8834-2022-1-174-187

Dvorakovsky M.S. Plant ecology (Ekologiya rasteniy). Moscow: Vysshaya Shkola; 1983. [in Russian] (Двораковский М.С. Экология растений. Москва: Высшая школа; 1983).

Golubev V.N. Biological flora of Crimea (Biologicheskaya flora Kryma). Yalta: Nikita Botanical Gardens; 1996. [in Russian] (Голубев В.Н. Биологическая флора Крыма. Ялта: Никитский ботанический сад; 1996).

Isakov Yu.A., Kazanskaya N.S., Tishkov A.A. Zonal patterns of ecosystem dynamics (Zonalnye zakonomernosti dinamiki ekosistem). Moscow: Nauka; 1986. [in Russian] (Исаков Ю.А., Казанская Н.С., Тишков А.А. Зональные закономерности динамики экосистем. Москва: Наука; 1986).

Kamelin R.V. Flora of the North of European Russia (compared to adjacent territories): a manual (Flora Severa Yevropeyskoy Rossii [v sravnenii s blizlezhashchimi territoriyami]: uchebnoye posobiye). St. Petersburg: VVM; 2017. [in Russian] (Камелин Р.В. Флора Севера Европейской России (в сравнении с близлежащими территориями): учебное пособие. Санкт-Петербург: ВВМ; 2017).

Kamelin R.V. Florogenetic analysis of the natural flora in mountainous Central Asia (Florogeneticheskiy analiz yestestvennoy flory gornoy Sredney Azii). Leningrad: Nauka; 1973. [in Russian] (Камелин Р.В. Флорогенетический анализ естественной флоры горной Средней Азии. Ленинград: Наука; 1973).

Khasanova G., Yamalov S. Diversity segetal vegetation of South Ural: contribution zonal climatic factor. *Izvestia of Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences*. 2013.15(3–5):1490-1494. [in Russian] (Хасанова Г.Р., Ямалов С.М. Разнообразие сегетальной растительности Южного Урала: вклад зонально-климатического фактора. *Известия Самарского научного центра Российской академии наук*. 2013.15(3–5):1490-1494).

Kolokolnikov L.B. The weeds of the Vyatka region. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 1931;25(4):257-280. [in Russian] (Колокольников Л.Б. Очерк сорнополевой растительности Вятского края. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 1931;25(4):257-280).

Maltsev A.I. Weed vegetation of the USSR and measures to combat it (Sornaya rastitelnost SSSR i mery borby s ney). Moscow; Leningrad: Selkhozgiz; 1962. [in Russian] (Маль-

цев А.И. Сорная растительность СССР и меры борьбы с ней. Москва; Ленинград: Сельхозгиз; 1962).

Nikitin V.V. Weedy species in the flora of the USSR (Sornye rasteniya flory SSSR). Leningrad: Nauka; 1983. [in Russian] (Никитин В.В. Сорные растения флоры СССР. Ленинград: Наука; 1983).

Raunkiaer C. The life forms of plants and statistical plant geography. Oxford: Clarendon Press; 1934.

Serebryakov I.G. Ecological morphology of plants (Ekologicheskaya morfologiya rasteniy). Moscow: Vysshaya Shkola; 1962. [in Russian] (Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. Москва: Высшая школа; 1962).

Tretyakova A.S., Baranova O.G., Luneva N.N., Terekhina T.A., Yamalov S.M., Lebedeva M.V. et al. Segetal flora of some regions of Russia: characteristics of the taxonomic structure. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2020;181(2):123-133. [in Russian] (Третьякова А.С., Баранова О.Г., Лунева Н.Н., Терехина Т.А., Ямалов С.М., Лебедева М.В. и др. Сегетальная флора некоторых регионов России: характеристика таксономической структуры. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2020;181(2):123-133). DOI: 10.30901/2227-8834-2020-2-123-133

Tretyakova A.S., Kondratkov P.V. Dynamics of the segetal species composition in the Sverdlovsk region. *Botanicheskii zhurnal = Botanical Journal*. 2018;103(12):1607-1622. [in Russian] (Третьякова А.С., Кондратков П.В. Изменения видового состава сегетальных растений Свердловской области. *Ботанический журнал*. 2018;103(12):1607-1622). DOI: 10.1134/S0006813618120086

Tretyakova A.S., Kulikov P.V. Adventitious component of the flora Sverdlovsk region: bioecological characteristics. *Bulletin of Udmurt University. Series Biology. Earth Sciences*. 2014;(1):57-67. [in Russian] (Третьякова А.С., Куликов П.В. Адвентивный компонент флоры Свердловской области: биоэкологические особенности. *Вестник Удмуртского университета*. *Серия Биология. Науки о Земле.* 2014;(1):57-67).

Tuganayev V.V. Agricultural phytocenoses in modern agriculture, and their history (Agrofitotsenozy sovremennogo zemledeliya i ikh istoriya). Moscow: Nauka; 1984. [in Russian] (Туганаев В.В. Агрофитоценозы современного земледелия и их история. Москва: Наука; 1984).

Zverev A.A. Information technologies in the studies of vegetation (Informatsionnye tekhnologii v issledovaniyakh rastitelnogo pokrova). Tomsk: TML-Press; 2007. [in Russian] (Зверев А.А. Информационные технологии в исследованиях растительного покрова: Томск: ТМЛ-пресс; 2007).

Zverev A.A. Use of equivalence classes and factor sets in the analysis of botanical data. *Contemporary Problems of Ecology*. 2012;5(2):165-173. DOI: 10.1134/S1995425512020163

Информация об авторах

Ольга Германовна Баранова, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник, Ботанический институт им. В.Л. Комарова Российской академии наук, 197022 Россия, Санкт-Петербург, ул. Профессора Попова, 2, OBaranova@binran.ru, https://orcid.org/0000-0002-2964-0832

Алена Сергеевна Третьякова, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник, Ботанический сад Уральского отделения Российской академии наук, 620144 Россия, Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202а, as.tretyakova1@yandex.ru, https://orcid.org/0000-0001-8735-4482

Наталья Николаевна Лунева, доктор биологических наук, 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

Андрей Анатольевич Зверев, кандидат биологических наук, доцент, Национальный исследовательский Томский государственный университет, 634050 Россия, Томск, пр. Ленина, 36, старший научный сотрудник, Центральный сибирский ботанический сад Сибирского отделения Российской академии наук, 630090 Россия, Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101, ibiss@rambler.ru, https://orcid.org/0000-0002-4394-4605

Павел Вячеславович Кондратков, кандидат биологических наук, доцент, Уральский федеральный университет имени первого Президента России Б.Н. Ельцина, 620062 Россия, Екатеринбург, ул. Мира, 19, pavel.kondratkov@urfu.ru, https://orcid.org/0000-0001-6472-5455

Татьяна Александровна Терехина, доктор биологических наук, профессор, Алтайский государственный университет, 656049 Россия, Барнаул, ул. Ленина, 61, kafbotasu@mail.ru, https://orcid.org/0000-0003-0807-1551

Гульназ Римовна Хасанова, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, Уфимский федеральный исследовательский центр Российской академии наук, Башкирский научно-исследовательский институт сельского хозяйства – обособленное структурное подразделение УФИЦ РАН, 450059 Россия, Уфа, ул. Р. Зорге, 19, gulnazrim@yandex.ru, https://orcid.org/0000-0002-5971-9680

Сергей Маратович Ямалов, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник, Уфимский федеральный исследовательский центр Российской академии наук, Южно-Уральский ботанический сад-институт – обособленное структурное подразделение УФИЦ РАН, 450080 Россия, Уфа, ул. Менделеева, 195/3, yamalovsm@mail.ru, https://orcid.org/0000-0002-7052-522X

Мария Владимировна Лебедева, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, Уфимский федеральный исследовательский центр Российской академии наук, Южно-Уральский ботанический сад-институт – обособленное структурное подразделение УФИЦ РАН, 450080 Россия, Уфа, ул. Менделеева, 195/3, lebedevamv@mail.ru, https://orcid.org/0000-0002-5020-527X

Наталия Александровна Багрикова, доктор биологических наук, главный научный сотрудник, Никитский ботанический сад – Национальный научный центр Российской академии наук, 298648 Россия, Республика Крым, Ялта, Никита, Никитский спуск, 52, nbagrik@mail.ru, https://orcid.org/0000-0002-2305-4146

Information about the authors

Olga G. Baranova, Dr. Sci. (Biology), Leading Researcher, Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences, 2 Professora Popova Street, St. Petersburg 197022, Russia, OBaranova@binran.ru, https://orcid.org/0000-0002-2964-0832

Alyona S. Tretyakova, Dr. Sci. (Biology), Leading Researcher, Botanical Garden of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, 202a 8 Marta St., Yekaterinburg 620144, Russia, as.tretyakova1@yandex.ru, https://orcid.org/0000-0001-8735-4482

Natalya N. Luneva, Dr. Sci. (Biology), 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

Andrei A. Zverev, Cand. Sci. (Biology), Associate Professor, National Research Tomsk State University, 36 Lenina Ave., Tomsk 634050, Russia, Senior Researcher, Central Siberian Botanical Garden of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 101 Zolotodolinskaya St., Novosibirsk 630090, Russia, ibiss@rambler.ru, https://orcid.org/0000-0002-4394-4605

Pavel V. Kondratkov, Cand. Sci. (Biology), Associate Professor, Ural Federal University named after the first President of Russia B.N. Yeltsin, 19 Mira St., Yekaterinburg 620062, Russia, pavel.kondratkov@urfu.ru, https://orcid.org/0000-0001-6472-5455

Tatyana A. Terekhina, Dr. Sci. (Biology), Professor, Altai State University, 61 Lenina St., Barnaul 656049, Russia, kafbotasu@mail.ru, https://orcid.org/0000-0003-0807-1551

Gulnaz R. Khasanova, Cand. Sci. (Biology), Senior Researcher, Ufa Federal Research Center of the Russian Academy of Sciences, Bashkir Research Institute of Agriculture – subdivision of the UFRC RAS, 19 R. Zorge St., Ufa 450059, Russia, gulnazrim@yandex.ru, https://orcid.org/0000-0002-5971-9680

Sergey M. Yamalov, Dr. Sci. (Biology), Leading Researcher, Ufa Federal Research Center of the Russian Academy of Sciences, South-Ural Botanical Garden–Institute – subdivision of the UFRC RAS, 195/3 Mendeleeva St., Ufa 450080, Russia, yamalovsm@mail.ru, https://orcid.org/0000-0002-7052-522X

Mariya V. Lebedeva, Cand. Sci. (Biology), Senior Researcher, Ufa Federal Research Center of the Russian Academy of Sciences, Bashkir Research Institute of Agriculture – subdivision of the UFRC RAS, 19 R. Zorge St., Ufa 450059, Russia, lebedevamv@mail.ru, https://orcid.org/0000-0002-5020-527X

Nataliya A. Bagrikova, Dr. Sci. (Biology), Chief Researcher, Nikita Botanical Gardens – National Research Center of the Russian Academy of Sciences, 52 Nikitsky Spusk, Nikita, Yalta, 298648, Republic of Crimea, Russia, nbagrik@mail.ru, https://orcid.org/0000-0002-2305-4146

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 23.02.2024; одобрена после рецензирования 15.10.2024; принята к публикации 03.12.2024.
The article was submitted on 23.02.2024; approved after reviewing on 15.10.2024; accepted for publication on 03.12.2024.

СИСТЕМАТИКА, ФИЛОГЕНИЯ И ГЕОГРАФИЯ КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ И ИХ ДИКИХ РОДИЧЕЙ

Научная статья
УДК 633.13
DOI: 10.30901/2227-8834-2024-4-221-232

CC BY

Номенклатурные стандарты сортов ярового овса (*Avena sativa* L.) уральской и сибирской селекции

И. В. Варганова[1], В. Е. Кардашина[2], Л. В. Бессонова[3], Р. И. Вяткина[3], Н. В. Лебедева[1]

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

[2] *Уральский федеральный аграрный научно-исследовательский центр Уральского отделения Российской академии наук, Уральский научно-исследовательский институт сельского хозяйства, Екатеринбург, Россия*

[3] *Пермский федеральный исследовательский центр Уральского отделения Российской академии наук, Пермь, Россия*

Автор, ответственный за переписку: Ирина Викторовна Варганова, i.varganova@vir.nw.ru

Актуальность. Международный кодекс номенклатуры культурных растений (ICNCP) определяет, что оформление и обнародование номенклатурного стандарта сорта документирует сорт, поскольку закрепляет за конкретным образцом название сорта и позволяет обращаться к данному образцу в случае споров о сортовой принадлежности.
Материалы и методы. В настоящей статье публикуются номенклатурные стандарты и дается описание морфологических, биологических, экологических и хозяйственно значимых признаков сортов ярового овса ‘Уралец’ и ‘Кросс’ селекции Уральского НИИСХ – филиала УрФАНИЦ УрО РАН, а также сортов ‘Урал 2’ и ‘Блиц’, полученных совместно с другими оригинаторами. Сорт ‘Урал 2’ создан совместно с Сибирским НИИ кормов, сорт ‘Блиц’ – с Пермским НИИСХ. Растительный материал для создания гербариев, назначенных номенклатурными стандартами, отобран на научно-производственной базе «Пушкинские и Павловские лаборатории ВИР». Все листы номенклатурных стандартов содержат смонтированные целиком растения в состоянии молочной спелости, зрелые колосья и зерновки. Все образцы для гербария одного сорта являются растениями, выращенными из одной навески семян.
Результаты и заключение. Номенклатурные стандарты сортов ярового овса ‘Уралец’, ‘Кросс’, ‘Урал 2’, ‘Блиц’ созданы по правилам ICNCP. Номенклатурный стандарт сорта ‘Блиц’ представлен на одном гербарном листе и имеет дублеты – на четырех гербарных листах. Сорта ‘Уралец’, ‘Кросс’, ‘Урал 2’, имеют по одному листу номенклатурного стандарта и по три листа дублета каждый. Номенклатурные стандарты сортов ярового овса ‘Уралец’, ‘Кросс’, ‘Урал 2’, ‘Блиц’ оформлены, зарегистрированы в базе данных «Гербарий ВИР» и переданы на хранение в Гербарий культурных растений мира, их диких родичей и сорных растений (WIR), в Национальный центр генетических ресурсов растений.

Ключевые слова: среднеспелый овес, культурные растения, гербарий, Красноуфимская селекционная станция

Благодарности: работа выполнена в рамках реализации Программы развития Национального центра генетических ресурсов растений по соглашению с Минобрнауки России от 15 февраля 2024 года № 075-02-2024-1090.
Авторы выражают глубокую признательность отделу генетических ресурсов овса, ржи и ячменя Всероссийского института генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова (ВИР) за предоставленный материал для подготовки гербарных образцов сортов овса и ценные консультации.
Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы.

Для цитирования: Варганова И.В., Кардашина В.Е., Бессонова Л.В., Вяткина Р.И., Лебедева Н.В. Номенклатурные стандарты сортов ярового овса (*Avena sativa* L.) уральской и сибирской селекции. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2024;185(4):221-232. DOI: 10.30901/2227-8834-2024-4-221-232

© Варганова И.В., Кардашина В.Е., Бессонова Л.В., Вяткина Р.И., Лебедева Н.В., 2024

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

Original article
DOI: 10.30901/2227-8834-2024-4-221-232

Nomenclatural standards for the spring oat cultivars (*Avena sativa* L.) developed in the Urals and Siberia

Irina V. Varganova[1], Valentina E. Kardashina[2], Ludmila V. Bessonova[3], Rimma I. Vyatkina[3], Natalia V. Lebedeva[1]

[1] *N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, St. Petersburg, Russia*

[2] *Ural Federal Agrarian Research Center of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Ural Research Institute of Agriculture, Yekaterinburg, Russia*

[3] *Perm Federal Research Center of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Perm, Russia*

Corresponding author: Irina V. Varganova, i.varganova@vir.nw.ru

Background. According to the International Code of Nomenclature for Cultivated Plants (ICNCP), a cultivar is regarded as documented when its nomenclatural standard has been formalized and published. This procedure attaches a cultivar name to a herbarium specimen, and makes it possible to refer to such specimens when the taxonomic affiliation of a cultivar is being disputed. It also helps to maintain a national catalogue of crops and protect breeders' rights.
Materials and methods. The nomenclatural standards are presented, along with morphological, biological, ecological and agronomic descriptions, for spring oat cvs. 'Uralets' and 'Kross' released by the Ural Research Institute of Agriculture, as well as those of collective authorship: 'Blits' (with Perm Federal Research Center) and 'Ural 2' (with the Siberian Research Institute of Feed). The herbarium material for nomenclatural standards was collected in the fields of Pushkin and Pavlovsk Laboratories of VIR. All specimens of one cultivar are the plants grown from a single seed sample. Each herbarium sheet contains the entire plant in the state of milky ripeness, as well as mature spikes and grains.
Results and conclusion. The nomenclatural standards for the four spring oat cultivars were formatted in line with the ICNCP recommendations and registered in the VIR Herbarium Database. The items are deposited in the Herbarium of Cultivated Plants of the World, Their Wild Relatives and Weeds (WIR), and are made part of the collections of the National Center for Plant Genetic Resources. The nomenclatural standard of each cultivar is presented on one herbarium sheet and has three duplicate sheets, except for cv. 'Blits' with its four duplicate standards.

Keywords: mid-season oats, cultivated plants, herbarium, Krasnoufimsk Breeding Station

Acknowledgements: the nomenclatural standards were made within the framework of the National Centre for Plant Genetic Resources Development Program supported by the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation under Agreement No. 075-02-2024-1415 of Feb. 15, 2024.
The authors are deeply grateful to the Department of Oat, Barley and Rye Genetic Resources, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetics Resources (VIR), for providing material for the preparation of oat herbarium specimens, and for valuable consultations.
The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work.

For citation: Varganova I.V., Kardashina V.E., Bessonova L.V., Vyatkina R.I., Lebedeva N.V. Nomenclatural standards for the spring oat cultivars (*Avena sativa* L.) developed in the Urals and Siberia. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2024;185(4):221-232. DOI: 10.30901/2227-8834-2024-4-221-232

Введение

Овес относится к основным культурам, возделываемым в России как на зернофуражные, кормовые цели, так и для производства продуктов питания. Овес является пластичной и высокоадаптивной культурой, способной давать экономически эффективные, стабильные урожаи зерна в условиях стрессового земледелия на низкоплодородных почвах (Batalova et al., 2008). Согласно данным Федеральной службы государственной статистики (Росстат) 2023 г., в Нечерноземной зоне Урала (Свердловская область, Пермский край, Удмуртия) овес в структуре посевных площадей занимает около 14,0% посева зерновых и зернобобовых культур. В Свердловской области площади посева овса находятся на уровне 37,4 тыс. га, более половины из них занимают сорта уральской селекции (Sown areas in…, 2023).

Начало развития селекции и семеноводства на Урале связано с организацией по приказу Государственного Всесоюзного семеноводческого объединения от 19 мая 1933 г. Красноуфимской селекционной станции по клеверам, кормовым зерновым культурам. В первые годы работы станции селекционная работа велась по таким культурам, как клевер, яровая и озимая пшеница, бобы и тимофеевка. Семеноводство, кроме перечисленных культур, осуществлялось с озимой рожью, ячменем, овсом, горохом. В связи с организацией в 1956 г. Уральского научно-исследовательского института сельского хозяйства Красноуфимская государственная селекционная станция была реорганизована в Красноуфимскую селекционную станцию Уральского НИИСХ (Zezin et al., 2023). За 90 лет существования на Красноуфимской селекционной станции были получены и включены в Государственный реестр селекционных достижений более пятидесяти сортов основных сельскохозяйственных культур, которые прошли районирование для 9 регионов России.

Селекция ярового овса в Уральском НИИСХ ведется с 1960 г. и связана с исследованиями Татьяны Васильевны Ксенды и Александра Аркадьевича Балавина, который возглавил это направление в 1973 г. Изучение мировой коллекции ВИР в условиях Среднего Урала позволило выделить образцы как зарубежной, так и отечественной селекции, отличавшиеся одним хозяйственно ценным признаком или их комплексом. А. А. Балавин получил обширный гибридный материал, отбором из которого были созданы такие сорта овса, как ‘Комплекс 1’, зерноукосный сорт ‘Универсал 1’, среднеранний сорт ‘Спринт 2’, ценный по качеству сорт ‘Спринт 3’, крупнозерный сорт ‘Стайер’, крупнозерный с низкой пленчатостью зерна ‘Памяти Балавина’, устойчивый к пыльной головне ‘Уралец’, ценный по качеству зерна ‘Атлет’, зерноукосный сорт ‘Покров 2’. Современная селекционная работа по овсу, кроме того, направлена на создание коротокостебельных, устойчивых к полеганию сортов с повышенным содержанием протеина и лизина с привлечением сортов ‘Гном’ и ‘Уральский Карлик’ (Kardashina, 2021).

Изучение полученного селекционного материала осуществляется не только в Свердловской области на базе Красноуфимского селекционного центра. Экологические испытания селекционного материала проходили в Пермском НИИ сельского хозяйства – филиале Пермского федерального исследовательского центра УрО РАН по договорам о сотрудничестве. Помимо того, совместная селекционная работа на основе договора о творческом сотрудничестве велась с Сибирским федеральным научным центром агробиотехнологий РАН. Результатом совместных исследований организаций стало получение сортов овса ‘Блиц’ и ‘Урал 2’.

Для сортов растений рекомендуется оформление и обнародование гербарных образцов, отражающих сортовые признаки, – номенклатурных стандартов. Обнародование номенклатурных стандартов проводится как за рубежом (Voss, 2009), так и в России (Bagmet et al., 2021; Kamnev et al., 2021; Shlyavas et al., 2021; Lebedeva et al., 2023; Ershova et al., 2023). Подготовка номенклатурных стандартов сортов защищает авторские права создателей сорта, закрепляет за конкретным образцом название сорта и помогает каталогизировать имеющиеся национальные сорта сельскохозяйственных растений.

Цель исследования: создание номенклатурных стандартов сортов овса (*Avena sativa* L.) ‘Уралец’, ‘Кросс’ селекции Уральского НИИ сельского хозяйства – филиала Уральского федерального аграрного научно-исследовательского центра Уральского отделения Российской академии наук (далее: УрНИИСХ), Свердловская область, ‘Урал 2’, полученного совместно с Сибирским НИИ кормов – структурным подразделением Сибирского федерального научного центра агробиотехнологий Российской академии наук (далее: СибНИИ кормов), Новосибирская область, и ‘Блиц’ – с Пермским НИИ сельского хозяйства – филиалом Пермского федерального исследовательского центра Уральского отделения РАН (далее: Пермский НИИСХ), Пермский край.

Материалы и методы

Растения для номенклатурных стандартов сортов овса ‘Уралец, ‘Кросс’, ‘Урал 2’ и ‘Блиц’ были выращены на поле научно-производственной базы (НПБ) «Пушкинские и Павловские лаборатории ВИР». Растения для гербария собирали в фазе молочной спелости, там же для номенклатурных стандартов позднее были отобраны зрелые метелки с зерновками. Гербаризация производилась согласно методическим указаниям «Гербаризация культурных растений» (Belozor, 1989). Подготовленным в качестве номенклатурных стандартов гербарным образцам присвоили уникальные идентификационные номера в базе данных «Гербарий ВИР», куда также внесли метаданные с гербарных этикеток и оцифрованные изображения гербарных листов. Образцы гербария номенклатурных стандартов сортов ‘Уралец’, ‘Кросс’, ‘Урал 2’ и ‘Блиц’ были переданы на хранение в Гербарий культурных растений мира, их диких родичей и сорных растений (WIR), в Национальный центр генетических ресурсов растений. Гербарная этикетка образцов содержит сведения: номер каталога ВИР; номер в базе данных «Гербарий ВИР»; латинское название таксона и сорта; происхождение растительного материала (название организации, где сорт создан); место репродукции (где выращен сорт – гербаризируемое растение); дата сбора, фамилии и инициалы коллекторов, проводивших сбор и детерминацию. Латинские наименования таксонов даны в соответствии с «Культурной флорой СССР. Овес» (Rodionova et al., 1994). В таблице приводятся описания особенностей и признаков сортов, для которых были оформлены номенклатурные стандарты.

Характеристики сортов овса, для которых созданы номенклатурные стандарты

Сорт ‘Уралец’, яровой (*Avena sativa* L. var. *mutica* Alef.), получен индивидуальным отбором из образцов гибрид-

Таблица. Данные о сортах овса ярового ‘Уралец’, ‘Кросс’, ‘Блиц’ и ‘Урал 2’[1]
Table. The data on spring oat cvs. ‘Uralets’, ‘Kross’, ‘Blits’ and ‘Ural 2’[1]

Сорт / Cultivar	‘Уралец’ / ‘Uralets’	‘Кросс’ / ‘Kross’	‘Блиц’ / ‘Blits’	‘Урал 2’ / ‘Ural 2’
Разновидность / Variety	*Avena sativa* L. var. *mutica* Alef.			*Avena sativa* L. var. *aurea* Koern.
Срок созревания (группа спелости) / Maturation period (maturity group)	Среднеспелый	Среднеспелый	Среднеспелый	Позднеспелый
Код в Госреестре / Code in the State Register	8653963	8057565	7852842	8457494
Год включения в Госреестр / Year of inclusion in the State Register	2017	2022	2024	2019
Регион допуска / Region admitted for cultivation	Центральный, Волго-Вятский	Северо-Западный, Волго-Вятский, Восточно-Сибирский	Северо-Западный, Волго-Вятский	Уральский, Западно-Сибирский, Восточно-Сибирский, Дальневосточный
Использование / Usage	Зерноукосный	Зерноукосный	Зерновой	Кормовой
Урожайность зерна, т/га / Grain yield, t/ha	4,09–5,80	3,30–6,40	4,36–6,36	2,60–4,47
Сбор сухого вещества, т/га / Dry matter yield, t/ha	3,73–7,99	3,25–8,71	Не оценивали параметр, т. к. сорт зернового направления	5,05–6,42

Примечание: [1] – данные по коду, году включения, региону допуска и сроку созревания приведены согласно Государственному реестру селекционных достижений, допущенных к использованию (https://reestr.gossortrf.ru)

Note: [1] – the code, year of inclusion, admission region, and maturation period are presented in accordance with the State Register for Selection Achievements Admitted for Usage (https://reestr.gossortrf.ru)

ного происхождения У-89-2/1 [(‘Risto’ × ‘Manod S 235’) × i-335 индивидуальным отбором из ‘Исетский’]. Растения сорта полупрямостоячие и высокорослые, в благоприятные годы достигают высоты 110–125 см. Стебель растений прочный, толстый, облиственный, с широкими, длинными листьями. Стебель и листья слабо опушены или голые. Метелка равносторонняя с приподнятыми ветвями, белой окраски. Колосковые чешуи короткие (17–21 мм) с сильным восковым налетом. Нижняя цветковая чешуя белая со слабым налетом. Зерновка средней крупности (42,3–46,6 г). В сухие годы на некоторых растениях отмечается наличие небольшой ости на зерновках в нижней части метелки. Сорт устойчив к засухе, осыпанию и является среднеспелым. Вегетационный период составляет от 67 до 90 дней. Масса 1000 зерен равна 35,5–42,5 г, пленчатость – 23,0–26,0%, натурная масса – 500–560 г/л (Nikolaeva, Kardashina, 2016). Относительно устойчив к пыльной головне (на инфекционном фоне 1,1–2,7 %), средневосприимчив к местным расам корончатой ржавчины. За годы испытания урожайность зеленой массы в конкурсном испытании за период с 2016 по 2022 г. составила 33,5 т/га. В 2017 г., который характеризовался оптимальным для сорта условиями увлажнения, урожайность зеленой массы была почти в 2 раза больше и составила 61,9 т/га. В Пермском крае в 2017 г. сбор сухого вещества достиг 7,7 т/га (Kardashina, Nikolaeva, 2020). Зарегистрированная в рамках конкурсного испытания средняя урожайность зерна составила 5,03 т/га (см. табл.), при наибольшей урожайности за весь период испытания 5,80 т/га (в 2017 г.). В Кировской области

максимальная урожайность 5,58 т/га была получена в 2014 г., в Тульской области – 4,33 т/га в 2017 г. Сорт является зерноукосным овсом, который сочетает высокую продуктивность как зерна, так и вегетативной массы (см. табл.).

Сорт 'Кросс', яровой (*Avena sativa* L. var. *mutica* Alef.), получен индивидуальным отбором из гибридной популяции [Г-Г-88-231(Г-Г-83-50/2 × 'Омихи') × 'Черниговский 28'] × 'Памяти Балавина'. Форма куста растений в период кущения прямостоячая, окраска листьев зеленая, соломина средней длины (85–110 см). Метелка желтая, средней длины (16–20 см), полуприподнятая, полуодносторонняя, колоски расположены поникло. Нижняя цветковая чешуя белая, короткая (17–24 мм), с сильным восковым налетом. В засушливые годы проявляется остистость. Опушение краев листа и спинки нижней цветковой чешуи отсутствует. Зерно по крупности выше среднего (42,3–45,6 г), полуудлиненной формы. 'Кросс' – это среднеранний сорт с длиной вегетационного периода 84–89 дней. Урожайность зерна в среднем за 2017–2021 гг. по результатам конкурсного испытания составила 4,63 т/га (см. табл.), максимальная урожайность (6,40 т/га) была получена в 2017 г. По сравнению со стандартным сортом имеет лучшие показатели по натуре зерна (530 г/л при 518 г/л у 'Спринт 2') и меньшую пленчатость (25,8% при 29,3% у стандарта). Содержание белка в зерне в среднем за 2016–2022 гг. составило 11,1%. Сорт испытывался на государственных сортоучастках в 2020 и 2021 г. За период испытаний наибольшие значения массы 1000 зерен в Восточной Сибири составили 41,1 г (Results of the trials…, 2022; Polonsky et al., 2023). Средняя урожайность в Северо-Западном регионе составила 3,35 т/га, в Восточно-Сибирском регионе достигла 3,75 т/га. В Калининградской области и Красноярском крае получена урожайность зерна 6,35 т/га и 4,27 т/га соответственно. Сбор сухого вещества составил в Волго-Вятском регионе 52,0 ц/га, в Восточно-Сибирском – 86,8 ц/га. Максимальный сбор сухого вещества 144,8 ц/га был получен в 2021 г. в Красноярском крае. К основным достоинствам сорта можно отнести крупнозерность с низкой пленчатостью семян, высокий потенциал урожайности зерна, зеленой массы и сухого вещества.

Сорт 'Блиц', яровой (*Avena sativa* L. var. *mutica* Alef.), получен индивидуальным отбором гибридной популяции SV 74463 (Швеция) × 'Скакун' (Московская область). В период кущения форма куста растений у сорта полупрямостоячая, окраска листьев зеленая, соломина имеет среднюю длину – от 94 до 105 см. Метелка полуприподнятая, двусторонняя, средней длины (14–18 см). В засушливые годы проявляется слабая остистость. Опушение краев листьев ниже флагового и нижней цветковой чешуи очень слабое. Колосковая чешуя короткая (15–19 мм), со слабым/средним восковым налетом. Нижняя цветковая чешуя белая, со слабым восковым налетом. Зерно по крупности среднее (от 37,0 до 41,9 г) и имеет полуудлиненную форму. Овес 'Блиц' относится к среднеранним сортам, длина его вегетационного периода за годы испытания составила 65–89 суток (см. табл.). Урожайность зерна по результатам конкурсного испытания в Красноуфимском селекцентре за 2017–2021 гг. составила в среднем 5,09 т/га, то есть на 0,74 т/га выше, чем у стандартного сорта 'Спринт 2'. Максимальная урожайность у сорта 'Блиц' была получена в 2017 г. и составила 6,36 т/га. По сравнению со стандартом овес 'Блиц' имеет лучшие показатели по натуре зерна (521 г/л при 518 г/л у сорта 'Спринт 2'), меньшую пленчатость (26,9% при 29,5% у стандарта). Сорт слабо восприимчив к патогенам пыльной головни (на инфекционном фоне 14,3%) и к корончатой ржавчине. Содержание белка в зерне составляет 10,3%. В условиях Пермского края средние показатели урожайности зерна сорта 'Блиц' составили 4,44 т/га, продолжительность вегетационного периода – 87 дней, масса 1000 зерен – 30,2 г. На госсортоучастках средняя урожайность зерна по Волго-Вятскому региону составила 4,79 т/га, в Западно-Сибирском регионе – 4,04 т/га, с содержанием белка от 14,1–15,3% и массой 1000 зерен 30–41 г. Сорт отличает высокая семенная продуктивность. Максимальная урожайность зерна (7,62 т/га) была получена в Вологодской области в 2023 г.

Сорт 'Урал 2', яровой (*Avena sativa* L. var. *aurea* Koern.), принадлежит к сортам кормового значения. Получен в результате индивидуально-семейственного отбора из сорта 'Урал'. Растения сорта 'Урал 2' являются высокорослыми (130–150 см), в условиях достаточной влагообеспеченности их высота достигает 180 см. Растения овса данного сорта отличаются толстым (3,5–4,5 мм), полупрямостоячим, облиственным стеблем. Листья сорта темно-зеленые, широкие (8–20 мм), длиной 18–27 см, неопушенные. Метелка очень длинная (18–26 см), полусжатая, направление ее ветвей полуодносторонее, приподнятое. Зерно крупное и имеет удлиненную форму (16–20 мм), остистость отсутствует или очень слабая. Колосковые чешуи средней длины (21–25 мм), с сильным восковым налетом. Нижняя цветковая чешуя желтая, с восковым налетом средней интенсивности. Овес 'Урал 2' принадлежит к среднепоздним сортам (см. табл.), характеризуется устойчивостью к засухе и осыпанию и относительно устойчив к пыльной головне. Вегетационный период длится от 80 до 98 дней. В годы с мощным развитием вегетативной массы сорт склонен к полеганию. За годы конкурсного испытания (2016–2018 гг.) в Красноуфимском селекцентре урожайность зерна составила 3,35 т/га, зеленой массы – 35,8 т/га, масса 1000 зерен – 45,9–50,0 г, натурная масса – 460–500 г/л, пленчатость – 25,1–28,2%, содержание белка в пленчатом зерне – 11,0–12,0%, в обрушенном – 14,2%. В экологическом испытании в СибНИИ кормов (Новосибирская область) урожайность зерна составила 3,3 т/га, урожайность зеленой массы была равна 44,8 т/га. По сравнению со стандартом 'Сиг' сорт 'Урал 2' отличали более высокие значения показателей по элементам структуры урожайности: высота растений, продуктивная кустистость, длина и озерненность метелки, вес зерна с метелки (Kardashina, Nikolaeva, 2018; Baykalova, Serebrennikov, 2020).

Результаты

Подготовлены в качестве номенклатурных стандартов гербарные образцы овса ярового сортов 'Уралец', 'Кросс', 'Урал 2' и 'Блиц'. Ниже приводятся цитаты их этикеток и оцифрованные изображения гербарных листов (рис. 1–4).

Avena sativa L. var. *mutica* Alef., сорт **'Уралец'**, авторы: Балавин А.А., Николаева Л.С., Филиппова З.И., Кардашина В.Е., Балавина Л.А., Комельских Н.П. – *Avena sativa* L. var. *mutica* Alef., **'Uralets',** authors: Balavin A.A., Nikolaeva L.S., Filippova Z.I., Kardashina V.E., Balavina L.A., Komelscih N.P.

Nomenclatural standard: Происхождение: Уральский НИИСХ – филиал ФГБНУ УрФАНИЦ УрО РАН. Репродукция: НПБ «Пушкинские и Павловские лаборатории ВИР». 19 VII 2023. Собрали: Варганова И.В., Лебедева Н.В., опре-



Рис. 1. **Номенклатурный стандарт сорта ‘Уралец’ (WIR 107640)**
Fig. 1. **Nomenclatural standard of ‘Uralets’ (WIR 107640)**



Рис. 2. Номенклатурный стандарт сорта 'Кросс' (WIR 107641)
Fig. 2. Nomenclatural standard of 'Kross' (WIR 107641)



Рис. 3. **Номенклатурный стандарт сорта 'Урал 2' (WIR 107642)**
Fig. 3. **Nomenclatural standard of 'Ural 2' (WIR 107642)**



Рис. 4. Номенклатурный стандарт сорта 'Блиц' (WIR 107643)
Fig. 4. Nomenclatural standard of 'Blits' (WIR 107643)

делил: Лоскутов И.Г. – Origin: Federal State Budgetary Institution "Ural Federal Agrarian Scientific Research Center, the Ural Branch of RAS". Reproduction: Pushkin and Pavlovsk laboratories of VIR, 19 VII 2023. Coll.: Varganova I.V., Lebedeva N.V., Det.: Loskutov I.G. **WIR-107640**.

Примечание: гербарный образец представлен на одном гербарном листе, дублеты номенклатурного стандарта – на трех гербарных листах.

Avena sativa L. var. *mutica* Alef., сорт **'Кросс'**, авторы: Николаева Л.С., Кардашина В.Е., Филиппова З.И., Балавина Л.А. – *Avena sativa* L. var. *mutica* Alef., **'Kross'**, authors: Nikolaeva L.S., Kardashina V.E., Filippova Z.I., Balavina L.A.

Nomenclatural standard: Происхождение: Уральский НИИСХ – филиал ФГБНУ УрФАНИЦ УрО РАН. Репродукция: НПБ «Пушкинские и Павловские лаборатории ВИР». 19 VII 2023. Собрали: Варганова И.В., Лебедева Н.В. Определил: Лоскутов И.Г. – Origin: Federal State Budgetary Scientific Institution "Ural Federal Agrarian Scientific Research Centre, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences". Reproduction: Pushkin and Pavlovsk laboratories of VIR, 19 VII 2023. Coll.: Varganova I.V., Lebedeva N.V. Det.: Loskutov I.G. **WIR-107641**.

Примечание: гербарный образец представлен на одном гербарном листе, дублеты номенклатурного стандарта – на трех гербарных листах.

Avena sativa L. var. *aurea* Koern., сорт **'Урал 2'**, авторы: Николаева Л.С.,Кардашина В.Е.,Куркова С.В.,Мудрова В.Е., Кашеваров Н.И., Данилов В.П. – *Avena sativa* L. var. *aurea* Koern., **'Ural 2'**, authors: Nikolaeva L.S., Kardashina V.E., Kurkova S.V., Mudrova V.E., Kashevarov N.I., Danilov V.P.

Nomenclatural standard: Происхождение: Уральский НИИСХ – филиал ФГБНУ УрФАНИЦ УрО РАН, СибНИИ Кормов СФНЦА РАН. Репродукция: НПБ «Пушкинские и Павловские лаборатории ВИР». 19 VII 2023. Собрали: Варганова И.В., Лебедева Н.В. Определил: Лоскутов И.Г. – Origin: Federal State Budgetary Institution "Ural Federal Agrarian Scientific Research Center, the Ural Branch of RAS", Siberian Federal Scientific Centre of Agro-BioTechnologies of the RAS. Reproduction: Pushkin and Pavlovsk laboratories of VIR, 19 VII 2023. Coll.: Varganova I.V., Lebedeva N.V. Det.: Loskutov I.G. **WIR-107642**.

Примечание: гербарный образец представлен на одном гербарном листе, дублеты номенклатурного стандарта – на трех гербарных листах.

Avena sativa L. var. *mutica* Alef. сорт **'Блиц'**, авторы: Николаева Л.С., Кардашина В.Е., Бессонова Л.В., Валиев В.В.– *Avena sativa* L. var. *mutica* Alef. **'Blits'**, authors: Nikolaeva L.S., Kardashina V.E., Bessonova L.V., Valiev V.V.

Nomenclatural standard: Происхождение: Уральский НИИСХ – филиал ФГБНУ УрФАНИЦ УрО РАН, Пермский НИИСХ – филиал ФГБУН ПФИЦ УрО РАН. Репродукция: НПБ «Пушкинские и Павловские лаборатории ВИР». 19 VII 2023. Собрали: Варганова И.В., Лебедева Н.В. Определил: Лоскутов И.Г. – Origin: Federal State Budgetary Institution "Ural Federal Agrarian Scientific Research Center, the Ural Branch of RAS", Perm Federal Research Center of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences (PFRC UB RAS). Reproduction: Pushkin and Pavlovsk laboratories of VIR, 19 VII 2023. Coll.: Varganova I.V., Lebedeva N.V. Det.: Loskutov I.G. **WIR-107643**.

Примечание: гербарный образец представлен на одном гербарном листе, дублеты номенклатурного стандарта – на четырех гербарных листах.

Заключение

Гербарные образцы ярового овса сортов: 'Уралец', 'Кросс', 'Урал 2', 'Блиц' описаны в качестве номенклатурных стандартов. Вместе с их дублетами зарегистрированы в базе данных «Гербарий ВИР» и переданы на хранение в Гербарий культурных растений мира, их диких родичей и сорных растений (WIR), в Национальный центр генетических ресурсов растений.

References / Литература

Bagmet L.V., Chebotok E.M., Shlyavas A.V. Nomenclatural standards of black currant cultivars bred by Sverdlovsk Horticultural Breeding Station. Part II. *Agricultural Science Euro-North-East*. 2022;23(1):69-80. [in Russian] (Багмет Л.В., Чеботок Е.М., Шлявас А.В. Номенклатурные стандарты сортов чёрной смородины селекции Свердловской селекционной станции садоводства. Часть II. *Аграрная наука Евро-Северо-Востока*. 2022;23(1):69-80). DOI: 10.30766/2072-9081.2022.23.1.69-80

Batalova G.A., Lisitsyn E.M, Rusakova I.I. Biology and genetics of oats (Biologiya i genetika ovsa). Kirov: Zonal Agricultural Research Institute of the North-East; 2008. [in Russian] (Баталова Г.А., Лисицын Е.М, Русакова И.И. Биология и генетика овса. Киров: Зональный НИИСХ Северо-Востока; 2008).

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

Belozor N.I. Herbarization of cultivated plants (Guidelines) (Gerbarizatsiya kulturnykh rasteniy [Metodicheskiye ukazaniya]). Leningrad: VIR; 1989. [in Russian] (Белозор Н.И. Гербаризация культурных растении (Методические указания). Ленинград: ВИР; 1989).

Ershova L.A., Varganova I.V., Lebedeva N.V. Nomenclatural standard of barley cultivar 'Talovsky 9'. *Vavilovia*. 2023;6(3):15-21. [in Russian] (Ершова Л.А., Варганова И.В., Лебедева Н.В. Номенклатурный стандарт сорта ячменя 'Таловский 9'. *Vavilovia*. 2023;6(3):15-21). DOI: 10.30901/2658-3860-2023-3-o1

Kamnev A.M., Yagovtseva N.D., Dunaeva S.E., Gavrilenko T.A., Chukhina I.G. Nomenclature standards of raspberry cultivars bred in the Altai. *Vavilovia*. 2021;4(2):26-43. [in Russian] (Камнев А.М., Яговцева Н.Д., Дунаева С.Е., Гавриленко Т.А., Чухина И.Г. Номенклатурные стандарты сортов малины алтайской селекции. *Vavilovia*. 2021;4(2)26-43). DOI: 10.30901/2658-3860-2021-2-26-43

Kardashina V.E. Comparative evaluation of oat varieties bred in the Urals and their parental forms. *Achievements of Science and Technology of AIC*. 2021;35(6):11-14. [in Russian] (Кардашина В.Е. Сравнительная оценка сортов овса уральской селекции и их родительских форм. *Достижения науки и техники АПК*. 2021;35(6):11-14). DOI: 10.24411/0235-2451-2021-10602

Kardashina V.E., Nikolaeva L.S. Agroecological assessment of varieties and promising lines of oats for universal use. *Achievements of Science and Technology of AIC*. 2020;34(5):56-60. [in Russian] (Кардашина В.Е., Николаева Л.С. Агроэкологическая оценка сортов и перспективных линий овса универсального использования.

Достижения науки и техники АПК. 2020;34(5):56-60). DOI: 10.24411/0235-2451-2020-10511

Kardashina V.E., Nikolaeva L.S. Influence of agro-meteorological conditions on yield capacity and development of oats. *Perm Agrarian Journal*. 2018;1(21):69-76. [in Russian] (Кардашина В.Е., Николаева Л.С. Влияние агрометеорологических условий на урожайность и развитие овса. *Пермский аграрный вестник*. 2018;1(21):69-76).

Lebedeva N.V., Fomina M.N., Ivanova Yu.S., Sharapova N.V., Varganova I.V. Nomenclatural standards of barley cultivars bred by the Scientific Research Institute of Agriculture for Northern Trans-Ural Region – Branch of the Tyumen Scientific Research Center SB RAS. *Vavilovia*. 2023;6(3):3-14. [in Russian] (Лебедева Н.В., Фомина М.Н., Иванова Ю.С., Шарапова Н.В., Варганова И.В. Номенклатурные стандарты сортов ячменя селекции НИИСХ Северного Зауралья – филиала Тюменского научного центра Сибирского отделения РАН. *Vavilovia*. 2023;6(3):3-14). DOI: 10.30901/2658-3860-2023-3-o2

Nikolaeva L.S., Kardashina V.E. Grain-mowing spring oat cultivar Uralets (Zernoukosny sort yarovogo ovsa Uralets). *Agro-Industrial Complex of Russia*. 2016;23(2):300-303. [in Russian] (Николаева Л.С., Кардашина В.Е. Зерноукосный сорт ярового овса Уралец. *АПК России*. 2016;23(2):300-303).

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. [in Russian] (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

Results of the trials for cereal, grain legume, and groat crops (Resultaty ispytaniya zernovykh, zernobobovykh i krupyanykh kultur). *Agrofakt. Informatsionny byulleten = Agrofact. Information Bulletin*. 2022;1(272):17-23. [in Russian] (Результаты испытания зерновых, зернобобовых и крупяных культур. *Агрофакт. Информационный бюллетень*. 2022;1(272):17-23).

Rodionova N.A., Soldatov V.N., Merezhko V.E., Yarosh N.P., Kobylyansky V.D. Flora of cultivated plants. Vol. 2 (Pt 3). Oat (Kulturnaya flora. T. 2, ch. 3. Oves). Moscow: Kolos; 1994. [in Russian] (Родионова Н.А., Солдатов В.Н., Мережко В.Е., Ярош Н.П., Кобылянский В.Д. Культурная флора СССР. Т. 2, ч. 3. Овес. Москва: Колос; 1994).

Shlyavas A.V., Telezhinskiy D.D., Bagmet L.V. Nomenclatural standards of apple cultivars developed at Sverdlovsk Horticultural Breeding Station. Part I. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2021;182(4):102-107. [in Russian] (Шлявас А.В., Тележинский Д.Д., Багмет Л.В. Номенклатурные стандарты сортов яблони селекции Свердловской селекционной станции садоводства. Часть 1. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2021;182(4):102-107). DOI: 10.30901/2227-8834-2021-4-102-107

Sown areas in the Russian Federation in 2023 (spring estimates) (Posevnye ploshchadi Rossiyskoy Federatsii v 2023 godu [vesennego ucheta]). Moscow: Rosstat; 2023. [in Russian] (Посевные площади Российской Федерации в 2023 году (весеннего учета). Москва: Росстат; 2023). URL: https://rosstat.gov.ru/storage/posev-4cx_2023 [дата обращения: 18.06.2024].

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: 20.06.2024].

Voss D.H. Nomenclatural standards for cultivated plants at the United States National Arboretum Herbarium (NA). *Hanburyana*. *Notes from the Royal Horticultural Society, Botany Department*. 2009;4:40-57.

Zezin N.N., Vorobyev V.A., Vorobyev A.V., Nikolaeva Z.R., Maksimov R.A., Kardashina V.E., Likhacheva L.I., Malenkova L.V., Matolinets N.N. Achievements and prospects of cereal and grain legume crop breeding in the Middle Urals: a monograph. To the 90th anniversary of the foundation of Krasnoufimsk Breeding Center (Dostizheniya i perspektivy selektsii zernovykh i zernobobovykh kultur na Srednem Urale: monografiya. K 90-letiyu so dnya osnovaniya Krasnoufimskogo selektsionnogo tsentra). Yekaterinburg. Raritet; 2023. [in Russian] (Зезин Н.Н., Воробьев В.А., Воробьев А.В., Николаева З.Р., Максимов Р.А., Кардашина В.Е., Лихачева Л.И., Маленкова Л.В., Матолинец Н.Н. Достижения и перспективы селекции зерновых и зернобобовых культур на Среднем Урале: монография. К 90-летию со дня основания Красноуфимского селекционного центра. Екатеринбург: Раритет; 2023).

Информация об авторах

Ирина Викторовна Варганова, младший научный сотрудник, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, 190000, Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44, i.varganova@vir.nw.ru, https://orcid.org/0000-0002-5054-6410

Валентина Евгеньевна Кардашина, старший научный сотрудник, Уральский федеральный аграрный научно-исследовательский центр Уральского отделения Российской академии наук, Уральский научно-исследовательский институт сельского хозяйства – филиал УрФАНИЦ УрО РАН, 620142 Россия, Екатеринбург, ул. Белинского, 112а, valya.kardashina@yandex.ru, https://orcid.org/0000-0002-6397-7359

Людмила Владимировна Бессонова, старший научный сотрудник, Пермский федеральный исследовательский центр Уральского отделения Российской академии наук, 614990 Россия, Пермь, ул. Ленина, 13а, 888bessonova@mail.ru, https://orcid.org/0009-0001-4433-8973

Римма Ивановна Вяткина, старший научный сотрудник, Пермский федеральный исследовательский центр Уральского отделения Российской академии наук, 614990 Россия, Пермь, ул. Ленина, 13а, pniish@rambler.ru, https://orcid.org/0009-0001-1163-0548

Наталья Васильевна Лебедева, младший научный сотрудник, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44, n.lebedeva@vir.nw.ru, https://orcid.org/0009-0007-6184-0598

Information about the authors

Irina V. Varganova, Associate Researcher, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, i.varganova@vir.nw.ru, https://orcid.org/0000-0002-5054-6410

Valentina E. Kardashina, Senior Researcher, Ural Federal Agrarian Research Center of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Ural Research Institute of Agriculture – branch of the UrFARC UrB RAS, 112a Belinskogo St., Yekaterinburg 620142, Russia, valya.kardashina@yandex.ru, https://orcid.org/0000-0002-6397-7359

Ludmila V. Bessonova, Senior Researcher, Perm Federal Research Center of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, 13a Lenina St., Perm 614990, Russia, 888bessonova@mail.ru, https://orcid.org/0009-0001-4433-8973

Rimma I. Vyatkina, Senior Researcher, Perm Federal Research Center of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, 13a Lenina St., Perm 614990, Russia, pniish@rambler.ru, https://orcid.org/0009-0001-1163-0548

Natalia V. Lebedeva, Associate Researcher, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, n.lebedeva@vir.nw.ru, https://orcid.org/0009-0007-6184-0598

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 03.07.2024; одобрена после рецензирования 15.10.2024; принята к публикации 03.12.2024.
The article was submitted on 03.07.2024; approved after reviewing on 15.10.2024; accepted for publication on 03.12.2024.

СИСТЕМАТИКА, ФИЛОГЕНИЯ И ГЕОГРАФИЯ КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ И ИХ ДИКИХ РОДИЧЕЙ

Научная статья
УДК 633.13
DOI: 10.30901/2227-8834-2024-4-233-245

CC BY

Номенклатурные стандарты сортов овса (*Avena sativa* L.) селекции НИИ сельского хозяйства Северного Зауралья

М. Н. Фомина[1], Ю. С. Иванова[1], Н. В. Лебедева[2], И. В. Варганова[2]

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

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

Автор, ответственный за переписку: Наталья Васильевна Лебедева, n.lebedeva@vir.nw.ru

Актуальность. Оформление и обнародование номенклатурного стандарта сорта является важным этапом в документировании сорта. Создание номенклатурных стандартов сортов отечественной селекции способствует формированию и сохранению национального каталога особо ценных образцов генетических ресурсов растений, предусмотренного Программой развития Национального центра генетических ресурсов растений.
Материалы и методы. В данной статье приводятся описания морфобиологических и хозяйственных признаков сортов ярового овса ‘Фома’, ‘Тоболяк’ и ‘Радужный’ селекции Научно-исследовательского института сельского хозяйства Северного Зауралья (Тюменская область). В рамках работы были оформлены номенклатурные стандарты данных сортов. Растительный материал для создания номенклатурных стандартов овса отобран на опытных делянках научно-производственной базы «Пушкинские и Павловские лаборатории ВИР». На всех листах гербария смонтированы растения в состоянии молочной спелости, зрелые колосья и зерновки. Все образцы для гербария одного сорта являются растениями, выращенными из одной навески семян.
Результаты и заключение. Номенклатурные стандарты сортов ярового овса ‘Фома’, ‘Тоболяк’ и ‘Радужный’ селекции НИИ сельского хозяйства Северного Зауралья (Тюменская область) оформлены в соответствии с рекомендациями Международного кодекса номенклатуры культурных растений (ICNCP). Номенклатурный стандарт каждого из сортов представлен на одном гербарном листе и имеет дублеты – на трех (сорта ‘Тоболяк’ и ‘Радужный’) и четырех (‘Фома’) гербарных листах. Номенклатурные стандарты сортов зарегистрированы в базе данных «Гербарий ВИР» и переданы на хранение в Гербарий культурных растений мира, их диких родичей и сорных растений (WIR), в Национальный центр генетических ресурсов растений.

Ключевые слова: среднеспелый овес, тюменская селекция, культурные растения, гербарий

Благодарности: работа по подготовке и созданию номенклатурных стандартов выполнена в рамках реализации Программы развития Национального центра генетических ресурсов растений по соглашению с Минобрнауки России от 15 февраля 2024 года № 075-02-2024-1090. Работа по созданию и изучению сортов проведена НИИ сельского хозяйства Северного Зауралья – филиалом ТюмНЦ СО РАН в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (тема № FWRZ-2021-0015).
Авторы выражают глубокую признательность отделу генетических ресурсов овса, ржи и ячменя Всероссийского института генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова (ВИР) за предоставленный материал для подготовки гербарных образцов сортов овса и ценные консультации.
Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы.

Для цитирования: Фомина М.Н., Иванова Ю.С, Лебедева Н.В., Варганова И.В. Номенклатурные стандарты сортов овса (*Avena sativa* L.) селекции НИИ сельского хозяйства Северного Зауралья. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2024;185(4):233-245. DOI: 10.30901/2227-8834-2024-4-233-245

© Фомина М.Н., Иванова Ю.С., Лебедева Н.В., Варганова И.В., 2024

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

Original article
DOI: 10.30901/2227-8834-2024-4-233-245

Nomenclatural standards of oat (*Avena sativa* L.) cultivars released by the Research Institute of Agriculture for the Northern Trans-Ural Region

Maria N. Fomina[1], Yulia S. Ivanova[1], Natalia V. Lebedeva[2], Irina V. Varganova[2]

[1] *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*

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

Corresponding author: Natalia V. Lebedeva, n.lebedeva@vir.nw.ru

Background. Preparation and publication of the nomenclatural standard is an important step in a cultivar's documenting. Development of nomenclatural standards for cultivars of domestic breeding helps to make and maintain a national catalog of valuable crop genetic resources.
Materials and methods. Biomorphological and agronomic plant characters are described for the spring oat cultivars 'Foma', 'Tobolyak' and 'Raduzhny' developed at the Research Institute of Agriculture for the Northern Trans-Ural Region, branch of the Tyumen Scientific Center, Tyumen Province, Russia. Nomenclatural standards for these cultivars are presented. The plant material for the nomenclatural standards was collected at the experimental plots of Pushkin and Pavlovsk Laboratories of VIR. All plants of each cultivar were grown for the herbarium from a single seed sample. Each herbarium sheet contains an entire plant in the milk-ripeness stage, mature spikes, and grains samples.
Results and conclusion. The nomenclatural standards were made in accordance with the recommendations of the International Code of Nomenclature for Cultivated Plants (ICNCP) and registered in the VIR Herbarium Database. The herbarium specimens are deposited with the Herbarium of Cultivated Plants of the World, Their Wild Relatives, and Weeds (WIR) at the National Center for Plant Genetic Resources. The nomenclatural standard for each cultivar is presented on one herbarium sheet, with three ('Tobolyak' and 'Raduzhny') or four ('Foma') duplicate sheets.

Keywords: midseason oats, Tyumen breeding, cultivated plants, herbarium

Acknowledgements: the nomenclatural standards were made within the framework of the National Centre for Plant Genetic Resources Development Program supported by the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation under Agreement No. 075-02-2024-1090 of Feb. 15, 2024. The cultivars were developed and studied at the Research Institute of Agriculture for the Northern Trans-Ural Region, branch of the Tyumen Scientific Center, SB RAS, within the framework of the state task assigned by the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation (Project No. FWRZ-2021-0015).
The authors are deeply grateful to the Department of Oat, Barley and Rye Genetic Resources, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetics Resources (VIR), for providing material for the preparation of oat herbarium specimens, and for valuable consultations.
The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work.

For citation: Fomina M.N., Ivanova Yu.S., Lebedeva N.V., Varganova I.V. Nomenclatural standards of oat (*Avena sativa* L.) cultivars released by the Research Institute of Agriculture for the Northern Trans-Ural Region. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2024;185(4):233-245. DOI: 10.30901/2227-8834-2024-4-233-245

Введение

Посевы овса на территории Российской Федерации за 2022 г., согласно данным Продовольственной и сельскохозяйственной организации ООН (FAO), по размеру посевных площадей занимают четвертое место после пшеницы, ячменя и кукурузы (https://www.fao.org/faostat/en/#data/QCL).

Тюменская область занимает пятое место в России по размеру посевной площади овса в хозяйствах всех категорий в 2023 г. в соответствии с данными Федеральной службы государственной статистики (https://rosstat.gov.ru/storage/posev-4cx_2023). Северное Зауралье, куда относится Тюменская область, располагается в пределах Западно-Сибирской низменности. На формирование климата здесь оказывают влияние воздушные массы Центральной Азии, Северного Ледовитого и Атлантического океанов. Климат резко континентальный (Lyasheva, 2021), по условиям увлажнения имеет сходство с климатом северной Европы и Скандинавии, поэтому в Северном Зауралье в разное время возделывался ряд североевропейских сортов (Novohatin, 2015).

Первые работы, связанные с подбором и выведением сортов сельскохозяйственных культур в Северном Зауралье, проводились правительственным агрономом Тобольской губернии Николаем Лукичом Скалозубовым в 1912–1915 гг. (Pakhomchik, 2014). Благодаря его исследованиям земледельческих ресурсов Зауралья методом массового отбора из местных популяций овсов и сортов европейского происхождения, были получены новые линии и сорта ‘Краузей р. 117’ и ‘Мутика р. 145’ (Fomina, 2009). Селекционные работы, начатые Н. Л. Скалозубовым, были переданы сельскохозяйственному училищу в Омске и на селекционную сельскохозяйственную опытную станцию имени Н. Л. Скалозубова. На ее базе позже был создан Сибирский научно-исследовательский институт сельского хозяйства (СибНИИСХ) (Khramtsov, Koshelev, 2015).

Новый этап селекционных исследований на территории Северного Зауралья связан с развитием Тюменской областной сельскохозяйственной станции, которую открыли в 1950 г, а в 1965 г. реорганизовали в НИИ сельского хозяйства Северного Зауралья. В начале 1970-х годов директором института становится Виктор Васильевич Бурлака, и с его приходом на территории Северного Зауралья начинается исследование местного материала для последующей селекции. С 1973 по 1975 г. при НИИСХ Северного Зауралья создаются опорные пункты Всесоюзного научно-исследовательского института растениеводства им. Н.И. Вавилова (ВИР) по изучению коллекции яровой мягкой пшеницы и Украинского института селекции и генетики им. В.Я. Юрьева по изучению озимых хлебов. В середине 1970-х годов появляется также опорный пункт СибНИИСХ, где были получены и переданы в государственное сортоиспытание сорта овса ‘Вагай’ и ‘Тюменский 82’.

В 1981 г. в НИИСХ Северного Зауралья создали лабораторию селекции зерновых культур и многолетних трав (Lebedeva et al., 2023). К 2024 г. в НИИСХ Северного Зауралья получено и передано в государственное сортоиспытание более сотни сортов зерновых и кормовых культур. Более 30 сортов включены в Государственный реестр селекционных достижений, допущенных к использованию (https://rosstat.gov.ru/storage/posev-4cx_2023).

Цель исследования – создание номенклатурных стандартов сортов овса (*Avena sativa* L.) ‘Фома’, ‘Тоболяк’ и ‘Радужный’ селекции НИИ сельского хозяйства Северного Зауралья – филиала Тюменского научного центра Сибирского отделения Российской академии наук.

Материалы и методы

Программа развития Национального центра генетических ресурсов растений включает подготовку номенклатурных стандартов сортов отечественной селекции (Government of the Russian Federation…, 2023). Для создания номенклатурных стандартов сортов овса ‘Фома’, ‘Тоболяк’ и ‘Радужный’ на опытном поле научно-производственной базы (НПБ) «Пушкинские и Павловские лаборатории ВИР» отобрали растения в стадии молочной спелости, позднее – зрелые колосья и зерновки. Гербаризацию побегов и колосьев растений осуществляли в соответствии с методическими указаниями (Belozor, 1989). Номенклатурные стандарты оформили в соответствии с рекомендациями Международного кодекса номенклатуры культурных растений (ICNCP) (International Code…, 2022), зарегистрировали в базе данных «Гербарий ВИР» и передали на хранение в Гербарий культурных растений мира, их диких родичей и сорных растений (WIR), в Национальный центр генетических ресурсов растений. Гербарная этикетка образцов содержит сведения о сорте: номер в гербарии WIR; таксон (латинское название); сорт (название); происхождение (название организации, где сорт создан); место репродукции (где выращен сорт – гербаризируемое растение); дата сбора; фамилии специалистов, проводивших отбор и определение растений. Номенклатурные комбинации таксонов овса приведены по «Культурной флоре» (Rodionova et al., 1994).

Характеристики сортов овса, для которых созданы номенклатурные стандарты

Овес яровой *Avena sativa* L. var. *mutica* Alef. сорт ‘Фома’ устойчив к осыпанию зерна, среднеустойчив к весенне-летней засухе. В естественных условиях пыльной и покрытой головней не поражался. Сорт характеризуется гомогенностью по компонентному составу авенина (Lyubimova, Eremin, 2018). Растения средней высоты (67,2–105,0 см), с прочной, устойчивой к полеганию соломиной, формируют прямостоячий куст. Опушение на влагалищах нижних листьев и по краям ниже флагового листа отсутствует или очень слабое. Верхний узел стебля не опушен. Метелка длинная. Направление ветвей метелки полуодностороннее, их расположение полуприподнятое. Расположение колосков в метелке пониклое. Колосковые чешуи короткие, с восковым налетом средней степени. Первая зерновка имеет восковой налет средней степени на нижней цветковой чешуе. Ости у первой зерновки отсутствуют или бывают очень редко. Нижняя цветковая чешуя короткая. Зерновка плотно закрыта в цветочной пленке белой окраски (рис. 1). Основание первой зерновки – без опушения, или оно очень слабое. Первая зерновка имеет стерженек средней длины. Зерно средней крупности, удлиненной формы. Масса 1000 семян составляет 32,5–41,0 г. Сорт среднеспелый, период вегетации в среднем за годы изучения в конкурсном сортоиспытании был равен 72 суткам, с колебаниями по годам от 58 до 80 суток. За период испытания на государственных сортоучастках Российской Федерации (2013–2014 гг.), в зависимости от зоны возделывания, продолжительность вегетационного периода изменялась от 68 (Республика Тыва) до 96 суток (Приморский край). Потенциальная урожайность сорта составляет более



Рис. 1. Соцветие, колоски овса сорта ‘Фома’

Fig. 1. Inflorescence and spikelets of the oat cultivar ‘Foma’

8,0 т/га (таблица). Урожай зерна выше 7,0 т/га получили в 2014 г. на Ишимском и Нижне-Тавдинском сортоучастках Тюменской области (соответственно 7,77 и 7,15 т/га). Максимальную урожайность получили в 2014 г. на Нерчинском государственном сортоучастке (Забайкальский край) – 8,27 т/га. Урожай зерна в среднем за годы изучения (2007–2014) на заключительном этапе селекционного процесса (конкурсное сортоиспытание) в условиях северной лесостепи Тюменской области составил 4,65 т/га при урожае 3,95 т/га (+0,70 т/га) у стандарта ‘Мегион’. Урожай сорта ‘Фома’ превосходил на 0,62 т/га районированный сорт ‘Талисман’.

Сорт ‘Фома’ имеет высокий выход зерна: средний показатель за годы изучения в конкурсном сортоиспытании за период с 2007 по 2014 г. достиг 36,4%, при амплитуде колебаний 34,0–41,0%. Оценка сорта по урожаю зеленой массы и сбору сухого вещества показала, что он практически не уступает по этим показателям стандартному сорту ‘Мегион’, но существенно превосходит его по облиственности (+ 3,2%), которая обеспечивает лучшую поедаемость грубых и сочных кормов. Технологическая оценка и биохимический анализ зерна свидетельствуют о том, что сорт овса ‘Фома’ не уступает стандартам по большинству показателей качества, а по натуре, массе 1000 зерен, содержанию крахмала превосходит стандарты (Fomina et al., 2023).

Овес ‘Фома’ проходил испытание на государственных сортоучастках Российской Федерации с 2013 г. Средняя урожайность за годы изучения (2013–2015) составила 2,99 т/га, с колебаниями в зависимости от регионов возделывания от 9,9 т/га (Республика Тыва) до 4,66 т/га (Тюменская область). Превышение к среднему стандарту составило 0,10 т/га. Существенную прибавку урожая (0,20–0,47 т/га) отмечали в ряде регионов: Челябинской, Омской, Тюменской и Амурской областях, Республике Хакасия, Приморском крае. В Тюменской области урожайность сорта ‘Фома’ за годы испытания в Госсортсети с 2014 по 2016 г. составила в среднем 4,71 т/га, при урожайности стандарта ‘Мегион’ 4,13 т/га и стандарта ‘Талисман’ 4,48 т/га, и колебалась в зависимости от зоны выращивания в пределах от 3,89 до 6,22 т/га. С 2013 по 2020 г. Урожайность у сорта ‘Фома’ оценивалась в Иркутской области на полях севооборотов по методике Государственного испытания. В условиях Иркутской области максимальная урожайность достигла 43,4 ц/га (Naumov, Polkovskaya, 2021). По результатам оценки качества зер-

Таблица. Данные о сортах овса ярового селекции НИИ сельского хозяйства Северного Зауралья
Table. The data on spring oat cultivars released by the Research Institute of Agriculture for the Northern Trans-Ural Region

Разновидность / Variety	***Avena sativa* L. var. *mutica* Alef.**		
Сорт / Cultivar	**‘Фома’ / ‘Foma’**	**‘Тоболяк’ / ‘Tobolyak’**	**‘Радужный’ / ‘Raduzhny’**
Метод выведения и/или родительские сорта / Breeding method and/or parent cultivars	Ступенчатая гибридизация с последующим отбором из гибридной популяции (WW 170079 × Pc 39) × (Mutica 600 × ‘Risto’)	Внутривидовая гибридизация с последующим отбором из гибридной популяции ‘Таежник’ × ‘Орион’, F4.	Гибридизация с последующим отбором из гибридной популяции ‘Мегион’ × ‘Тюменский голозерный’, F6.
Код в Госреестре[1] / The code in the State Register	8756534	8262023	8058450
Год включения в Госреестр / The year of inclusion into the State Register	2015	2020	2022
Регион допуска / The region approved for cultivation	Западно-Сибирский, Восточно-Сибирский, Дальневосточный	Западно-Сибирский, Восточно-Сибирский, Дальневосточный	Восточно-Сибирский, Дальневосточный, Уральский
Потенциальная урожайность, т/га / Potential crop yield, t/ha	8,0	7,5	7,0

Примечание: [1] – данные по коду, году включения, региону допуска представлены согласно Государственному реестру селекционных достижений, допущенных к использованию в 2023 г. (https://reestr.gossortrf.ru)

Note: [1] – information on the code, year of inclusion, and region approved for cultivation is given in accordance with the State Register for Selection Achievements Admitted for Usage, 2023 (https://reestr.gossortrf.ru)

на сорт включен в список ценных сортов и рекомендован для использования на крупяные цели и как кормовой.

Овес яровой *Avena sativa* L. var. *mutica* Alef. сорт ‘Тоболяк’ является среднеспелым. Период вегетации сорта в среднем за годы изучения в конкурсном сортоиспытании составил 78 суток, с колебаниями по годам от 71 до 83 суток. Сорт формирует прямостоячий куст с растениями средней высоты (89,6–120, см), с прочной, устойчивой к полеганию соломиной, не уступая по этим показателям стандартному сорту ‘Отрада’. Овес сорта ‘Тоболяк’ устойчив к осыпанию зерна, среднеустойчив к весенне-летней засухе. В естественных условиях пыльной и покрытой головней не поражался. Исследование компонентного состава проламинов семьи сорта показало низкую встречаемость гетерозиготных по признаку растений, основу сорта составляет один биотип (Lyubimova, Fomina, 2020) с формулой авенина *Avn A4 B8 C2*. (Lyubimova et al., 2022a, 2022b). Опушение влагалища нижних листьев и краев листа ниже флагового листа отсутствует или очень слабое. Опушение верхнего узла стебля отсутствует. Направление ветвей метелки двухстороннее, горизонтальное. Расположение колосков пониклое. Колосковые чешуи короткие с сильным восковым налетом. Первая зерновка на нижней цветковой чешуе имеет слабый восковой налет. Зерно средней крупности, удлиненной формы (рис. 2). Масса 1000 зерен составляет 31,6–35,6 г. Зерновка плотно закрыта в цветочной пленке белой окраски. Тенденция к остистости у первой зерновки отсутствует или очень слабая. Опушение спинки нижней цветковой чешуи отсутствует. Основание первой зерновки – без опушения, или оно очень слабое. Первая зерновка имеет стерженек средней длины.

Сорт отличает высокий урожай зерна и зеленой массы. Потенциальная урожайность составляет более 7,5 т/га (см. таблицу). Максимальный урожай зерна, равный 7,97 т/га, получили в 2019 г. на Нижне-Тавдинском сортоучастке Тюменской области. Урожай зерна в среднем за годы изучения с 2014 по 2019 г. на заключительном этапе селекционного процесса в конкурсном сортоиспытании в условиях северной лесостепи Тюменской области составил 5,88 т/га при урожае стандарта ‘Отрада’ 5,47 т/га. Сорт ‘Тоболяк’ имел 37,4% выхода зерна (с амплитудой колебаний от 29,4 до 43,3%). Сорт способен формировать зерно средней крупности, с массой 1000 зерен от 31,6 до 35,6 г, с низкой пленчатостью от 22,1 до 25,8%, и имеет высокую натуру (459,5–527,0 г/л). Урожай зеленой массы в зависимости от условий выращивания варьировал от 31,4 до 47,3 т/га и составил в среднем за 2014–2019 гг. 37,7 т/га (+7,3 т/га к стандарту ‘Отрада’). Сбор сухого вещества в среднем достигал 11,76 т/га (+1,54 к стандарту) и колебался от 8,62 до 14,56 т/га. По сбору сырого протеина (0,826 т/га) ‘Тоболяк’ практически не уступал стандарту ‘Отрада’ (0,828 т/га), превосходя его по сбору сырой клетчатки



Рис. 2. Соцветие, колоски овса сорта ‘Тоболяк’
Fig. 2. Inflorescence and spikelets of the oat cultivar ‘Tobolyak’

(+0,214 т/га) и сырых безазотистых экстрактивных веществ (+ 0,619 т/га), но уступал по сбору сырого жира на 0,04 т/га и на 1,8% по облиственности. Результаты химического анализа показали, что в зеленой массе содержится в среднем 26,13 мг/кг каротина (размах варьирования – от 16,63 до 40,95 мг/кг), 0,39% кальция (размах варьирования – от 0,25 до 0,54%), 0,28% фосфора (размах варьирования – от 0,22 до 0,33%).

Овес ‘Тоболяк’ изучался на государственных сортоучастках в 2018 и 2019 г. Средняя урожайность за годы изучения в зависимости от зоны выращивания колебалась от 1,43 (Челябинская область) до 5,03 т/га (Кировская область). Существенное превышение урожайности к среднему стандарту было отмечено в Кемеровской (+0,37 т/га), Омской (+0,32 т/га), Томской (+0,48 т/га) и Тюменской (+0,24 т/га) областях, а также в Республике Саха (Якутия) (+0,27 т/га), Приморском (+0,90 т/га) и Хабаровском (+0,35 т/га) краях. Прибавка урожая к среднему стандарту по сибирским регионам и Дальнему Востоку в среднем составила от 0,10 до 0,33 т/га. Сорт внесен в Государственный реестр селекционных достижений по трем регионам Российской Федерации (см. таблицу) для возделывания на кормовые цели (Fomina et al., 2021).

Овес яровой *Avena sativa* L. var. *mutica* Alef. сорт ‘Радужный’ является среднеспелым, его период вегетации длится от 70 до 80 суток. Данный сорт формирует прямостоячий куст с полым прочным стеблем средней толщины и средней высоты (от 83,5 до 109,5 см). Растения сорта устойчивы к полеганию (3,4–5,0 балла) и среднеустойчивы к весенне-летней засухе. Опушение влагалища нижних листьев и краев листа ниже флагового отсутствует или очень слабое. Восковой налет в период кущения отсутствует. Верхний узел короткий, цилиндрической формы, опушенный. Метелка средней плотности, длиной 17–20 см, направление ветвей метелки двухстороннее, расположение полуприподнятое – горизонтальное, колосков – пониклое (рис. 3). Колосковые чешуи удлиненно-ланцетные, средней величины. На нижней цветковой чешуе восковой налет отсутствует или очень слабый. Доля остистых зерен – 2–5%. Ости у первой зер-



Рис. 3. Соцветие, колоски овса сорта ‘Радужный’

Fig. 3. Inflorescence and spikelets of the oat cultivar ‘Raduzhny’

новки короткие, светлой окраски, с темным основанием. Первая зерновка имеет длинный узкий стерженек. Зерно средней крупности, удлиненной формы. Масса 1000 зерновок составляет 35,8–42,6 г. Зерновка плотно закрыта в цветочной пленке белой окраски. Основание первой зерновки – без опушения, или оно очень слабое.

За годы изучения в конкурсном сортоиспытании (2016–2021) прибавка по урожаю зерна к стандарту ‘Отрада’ в среднем составила 0,10 т/га. Потенциальная урожайность сорта ‘Радужный’ по зерну составляет 7,0 т/га (см. таблицу). По урожаю зеленой массы и сбору сухого вещества сорт ‘Радужный’ существенно превосходил стандарт. Средняя прибавка по зеленой массе составила 3,2 т/га, по сбору сухого вещества – 2,0 т/га. Сорт отличает высокая продуктивность за счет более крупного зерна (масса 1000 зерен – 39,5 г, при массе у стандарта – 36,0 г) и большего числа зерен в метелке (+9 к стандарту). В полевом опыте, проведенном в Республике Тыва с 2020 по 2022 г., всхожесть семян составила 76,8%, а средняя урожайность за 3 года опыта достигла 15,8 ц/га (Bolat-ool, Kuzhuget, 2024). Оценка биохимических показателей зеленой массы показала преимущество данного сорта по содержанию сырых безазотистых экстрактивных веществ.

Сорт проходил государственное сортоиспытание в 2020 и 2021 г. в пяти регионах Российской Федерации: Волго-Вятском (Кировская, Нижегородская, Свердловская области, Пермский край, Марий Эл, Удмуртия, Чувашия), Уральском (Башкортостан, Курганская, Челябинская, Оренбургская области), Западно-Сибирском (Республика Алтай, Алтайский край, Кемеровская, Новосибирская, Омская, Томская, Тюменская области), Восточно-Сибирском (Бурятия, Забайкальский край, Иркутская область, Красноярский край, Тыва, Хакасия, Якутия) и Дальневосточном (Амурская область, Хабаровский и Приморский край). По результатам государственного испытания сорт внесен в Государственный реестр селекционных достижений и рекомендован для возделывания в 4 регионах России (см. таблицу) как зерновой и для получения зеленого корма.

Результаты

Подготовлены в качестве номенклатурных стандартов гербарные образцы овса ярового сортов ‘Фома’, ‘Тоболяк’ и ‘Радужный’. Ниже приводятся цитаты их этикеток и оцифрованные изображения гербарных листов (рис. 4–6).

Avena sativa L. var. *mutica* Alef. сорт **‘Фома’**, авторы: Фомина М.Н., Незамутдинова Р.Г., Петров Г.Л., Нуржанова Ш. – *Avena sativa* L. var. *mutica* Alef. **‘Foma’**, authors: Fomina M.N., Nezamutdinova R.G., Petrov G.L., Nurzhanova Sh.

Nomenclatural standard: Происхождение: НИИ сельского хозяйства Северного Зауралья – филиал ФГБУН ФИЦ Тюменского научного центра Сибирского отделения РАН. Репродукция: НПБ «Пушкинские и Павловские



Рис. 4. **Номенклатурный стандарт сорта ‘Фома’ (WIR-107637)**
Fig. 4. **Nomenclatural standard of the cultivar ‘Foma’ (WIR-107637)**



Рис. 5. **Номенклатурный стандарт сорта ‘Тоболяк’ (WIR-107638)**
Fig. 5. **Nomenclatural standard of the cultivar ‘Tobolyak’ (WIR-107638)**



Рис. 6. Номенклатурный стандарт сорта ‘Радужный’ (WIR-107639)
Fig. 6. Nomenclatural standard of the cultivar ‘Raduzhny’ (WIR-107639)

лаборатории ВИР». 19 VII 2023. Собрали: Варганова И.В., Лебедева Н.В., определил: Лоскутов И.Г. – Origin: Research Institute of Agriculture for the Northern Trans-Ural Region, branch of Tyumen Scientific Center, Siberian Branch of the RAS. Reproduction: Pushkin and Pavlovsk laboratories of VIR, July 19, 2023. Collected by Varganova I.V., Lebedeva N.V., determined by Loskutov, I.G. **WIR-107637**.

Примечание: гербарный образец представлен на одном гербарном листе, дублеты номенклатурного стандарта – на четырех гербарных листах.

Avena sativa L. var. *mutica* Alef. сорт **'Тоболяк'**, авторы: Фомина М.Н., Иванова Ю.С., Нуржанова Ш., Брагин Н.А., Шабанова О.А. – *Avena sativa* L. var. *mutica* Alef. **'Tobolyak'**, authors: Fomina M.N., Ivanova Yu.S., Nurzhanova Sh., Bragin N.A., Shabanova O.A.

Nomenclatural standard: Происхождение: НИИ сельского хозяйства Северного Зауралья – филиал ФГБУН ФИЦ Тюменского научного центра Сибирского отделения РАН. Репродукция: НПБ «Пушкинские и Павловские лаборатории ВИР». 19 VII 2023. Собрали: Варганова И.В., Лебедева Н.В., определил: Лоскутов И.Г. – Origin: Research Institute of Agriculture for the Northern Trans-Ural Region, branch of Tyumen Scientific Center, Siberian Branch of the RAS. Reproduction: Pushkin and Pavlovsk laboratories of VIR, July 19, 2023. Collected by Varganova I.V., Lebedeva N.V., determined by Loskutov I.G. **WIR-107638**.

Примечание: гербарный образец представлен на одном гербарном листе, дублеты номенклатурного стандарта – на трех гербарных листах.

Avena sativa L. var. *mutica* Alef. сорт **'Радужный'**, авторы: Фомина М.Н., Иванова Ю.С., Нуржанова Ш., Брагин Н.А., Пай О.А., Белоусов С.А. – *Avena sativa* L. var. *mutica* Alef. **'Raduzhny'**, authors: Fomina M.N., Ivanova Yu.S., Nurzhanova Sh., Bragin N.A.; Pay O.A., Belousov S.A.

Nomenclatural standard: Происхождение: НИИ сельского хозяйства Северного Зауралья – филиал ФГБУН ФИЦ Тюменского научного центра Сибирского отделения РАН. Репродукция: НПБ «Пушкинские и Павловские лаборатории ВИР». 19 VII 2023. Собрали: Варганова И.В., Лебедева Н.В., определил: Лоскутов И.Г. – Origin: Research Institute of Agriculture for the Northern Trans-Ural Region, branch of Tyumen Scientific Center, Siberian Branch of the RAS. Reproduction: Pushkin and Pavlovsk laboratories of VIR, July 19, 2023. Collected by Varganova I.V., Lebedeva N.V., determined by Loskutov I.G. **WIR-107639**.

Примечание: гербарный образец представлен на одном гербарном листе, дублеты номенклатурного стандарта – на трех гербарных листах.

Заключение

Гербарные образцы ярового овса сортов 'Фома', 'Тоболяк', 'Радужный' описаны в качестве номенклатурных стандартов. Вместе с их дублетами зарегистрированы в базе данных «Гербарий ВИР» и переданы на хранение в Гербарий культурных растений мира, их диких родичей и сорных растений (WIR), в Национальный центр генетических ресурсов растений.

References / Литература

Belozor N.I. Herbarization of cultivated plants (Guidelines) (Gerbarizatsiya kulturnykh rasteniy [Metodicheskiye ukazaniya]). Leningrad: VIR; 1989. [in Russian] (Белозор Н.И. Гербаризация культурных растении (Методические указания). Ленинград: ВИР; 1989).

Bolat-ool Ch.K., Kuzhuget Ch.A. Formation of oat yields in conditions of the Republic of Tyva. *IZVESTIA Orenburg State Agrarian University*. 2024;1(105):27-32. [in Russian] (Болат-оол Ч.К., Кужугет Ч.А. Формирование урожайности овса в условиях Республики Тыва. *Известия Оренбургского государственного аграрного университета*. 2024;1(105):27-32).

FAOSTAT. Food and Agriculture Organization of the United Nations. Food and Agriculture Data: [website]. Available from: https://www.fao.org/faostat/en/#data/QCL [accessed Jun. 15, 2024].

Federal State Statistics Service. Crop areas in the Russian Federation in 2023 (spring accounting): [website]. [in Russian] (Федеральная служба государственной статистики. Посевные площади Российской Федерации в 2023 году (весеннего учета): [сайт]). URL: https://rosstat.gov.ru/storage/posev-4cx_2023 [дата обращения: 14.05.2024].

Fomina M.N. Development of oat breeding in the Northern Transurals using oat genetic resources from the VIR global collection. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2009;165:134-137. [in Russian] (Фомина М.Н. Развитие селекции овса в Северном Зауралье с использованием генофонда мировой коллекции ВИР. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2009;165:134-137).

Fomina M.N., Ivanova Yu.S., Bragin N.A., Bragina M.V. Grain quality of promising oat lines at the final stage of the breeding process in the conditions of the Northern Trans-Urals. A*chievements of Science and Technology of AIC*. 2023;37(3):34-38. [in Russian] (Фомина М.Н., Иванова Ю.С., Брагин Н.А., Брагина М.В. Качество зерна перспективных линий овса на заключительном этапе селекционного процесса в условиях Северного Зауралья. *Достижения науки и техники АПК*. 2023;37(3):34-38). DOI: 10.53859/02352451_2023_37_3_34

Fomina M.N., Ivanova Yu.S., Pay O.A., Bragin N.A. 'Tobolyak': an oat cultivar for universal use. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2021;182(2):107-113. [in Russian] (Фомина М.Н., Иванова Ю.С., Пай О.А., Брагин Н.А. 'Тоболяк' – сорт овса ярового универсального использования. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2021;182(2):107-113). DOI: 10.30901/2227-8834-2021-2-107-113

Government of the Russian Federation. Directive of September 16, 2023, No. 2496-r (Pravitelstvo Rossiyskoy Federatsii. Rasporyazheniye ot 16 sentyabrya 2023 g. N 2496-r). Moscow; 2023. [in Russian] (Правительство Российской Федерации. Распоряжение от 16 сентября 2023 г. № 2496-р. Москва; 2023). URL: http://publication.pravo.gov.ru/document/0001202309190026 [дата обращения: 10.12.2023].

International Code of Nomenclature for Cultivated Plants. Division III–VI, Appendix I–IX. I.G. Chukhina, S.R. Miftakhova, V.I. Dorofeyev (transl.). Transl. of: «International Code of Nomenclature for Cultivated Plants. Ed. 9. Scripta Horticulturae. 2016;18:I-XVII+1-190». *Vavilovia*. 2022;5(1):41-70. [in Russian] (Международный кодекс номенклатуры культурных растений. Часть III–VI, Приложение I–IX / перевод с английского И.Г. Чухина, С.Р. Мифтахова, В.И. Дорофеев. Пер. изд.: «International Code of Nomenclature for Cultivated Plants. Ed. 9. Scripta Horticulturae. 2016;18:I-XVII+1-190». *Vavilovia*. 2022;5(1):41-70). DOI: 10.30901/2658-3860-2022-1-41-70

Khramtsov I.F., Koshelev B.S. Development of agricultural science in the Omsk region (Razvitiye selskokhozyaystvennoy nauki v Omskom regione). Omsk: LITERA; 2015) [in Russian] (Храмцов И.Ф., Кошелев Б.С. Развитие сельскохозяйственной науки в Омском регионе. Омск: ЛИТЕРА; 2015).

Lebedeva N.V., Fomina M.N., Ivanova Yu.S., Sharapova N.V., Varganova I.V. Nomenclatural standards of barley cultivars bred by the Scientific Research Institute of Agriculture for Northern Trans-Ural Region – Branch of the Tyumen Scientific Research Center SB RAS. *Vavilovia*. 2023;6(3):3-14. [in Russian] (Лебедева Н.В., Фомина М.Н., Иванова Ю.С., Шарапова Н.В., Варганова И.В. Номенклатурные стандарты сортов ячменя селекции НИИСХ Северного Зауралья – филиала Тюменского научного центра Сибирского отделения РАН. *Vavilovia*. 2023;6(3):3-14). DOI: 10.30901/2658-3860-2023-3-o2

Lyasheva L.V. Influence of weather conditions and prospects for obtaining high yields of black currant varieties (*Ribes nigrum*) in the Northern Trans-Urals. *IZVESTIA Orenburg State Agrarian University*. 2021;3(89):96-100. [in Russian] (Лящева Л.В. Влияние погодных условий на урожайность и массу ягод сортов чёрной смородины (*Ribes nigrum*) в Северном Зауралье. *Известия Оренбургского государственного аграрного университета*. 2021;3(89):96-100).

Lyubimova A.V., Eremin D.I. Peculiarities of the avenin component composition in oats cultivated in Western Siberia. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2018;179(2):85-95. [in Russian] (Любимова А.В., Еремин Д.И. Особенности компонентного состава авенинов овса, возделываемого в западной Сибири. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2018;179(2):85-95). DOI: 10.30901/2227-8834-2018-2-85-95

Lyubimova A.V., Eremin D.I., Mamaeva V.S., Bragin N.A., Belousov S.A., Bragina M.V. et al. Siberian oat varieties' biochemical passports catalog. *The Bulletin of KrasGAU*. 2022a;(5):73-83. [in Russian] (Любимова А. В., Еремин Д.И., Мамаева В.С., Брагин Н.А., Белоусов С.А., Брагина М.В. и др. Каталог биохимических паспортов сортов овса посевного сибирской селекции. *Вестник КрасГАУ*. 2022a;(5):73-83). DOI: 10.36718/1819-4036-2022-5-73-83

Lyubimova A.V., Fomina M.N. Estimation of the efficiency of the prolamin electrophoresis method in primary seed production of Siberian breeding varieties. *Epokha nauki = Epoch of Science*. 2020;(24):48-53. [in Russian] (Любимова А.В., Фомина М.Н. Оценка эффективности метода электрофореза проламинов в первичном семеноводстве сортов сибирской селекции. *Эпоха науки*. 2020;(24):48-53). DOI: 10.24411/2409-3203-2020-12410

Lyubimova A.V., Fomina M.N., Eremin D.I., Mamaeva V.S., Mishechkina V.S., Bragin N.A. et al. Allelic state of prolamin-coding loci in the new oat cultivar 'Tobolyak'. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2022b;183(3):123-131. [in Russian] (Любимова А.В., Фомина М.Н., Еремин Д.И., Мамаева В.С., Мишечкина В.С., Брагин Н.А. и др. Аллельное состояние проламин-кодирующих локусов нового сорта овса посевного 'Тоболяк'. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2022b;183(3):123-131). DOI: 10.30901/2227-8834-2022-3-123-131

Naumov I.V., Polkovskaya M.N. Analysis of variety testing of spring oats in the Irkutsk region. *Vestnik IrGSHA = Newsletter of Irkutsk State Agricultural Academy*. 2021;(102):35-44. [in Russian] (Наумов И.В., Полковская М.Н. Анализ сортоиспытаний ярового овса в Иркутской области. *Вестник ИрГСХА*. 2021;(102):35-44). DOI: 10.51215/1999-3765-2021-102-35-44

Novohatin V.V. Bioclimatic resources of Northern Trans-Urals. *Agrarian Bulletin of the Urals*. 2015;8(138):22-28. [in Russian] (Новохатин В.В. Биоклиматические ресурсы Северного Зауралья. *Аграрный вестник Урала*. 2015;8(138):22-28).

Pakhomchik S.A. The significance and role of the creative heritage of N.L. Skalozubov, an agronomist of Tobolsk Province, in agricultural development of the Trans-Urals (Znacheniye i rol tvorcheskogo naslediya agronoma Tobolskoy gubernii Skalozubova N.L. v agrarnom razvitii Zauralya). *Agro-Food Policy in Russia*. 2014;5(29):70-74. [in Russian] (Пахомчик С.А. Значение и роль творческого наследия агронома Тобольской губернии Скалозубова Н.Л. в аграрном развитии Зауралья. *Агропродовольственная политика России*. 2014;5(29):70-74).

Rodionova N.A., Soldatov V.N., Merezhko V.E., Yarosh N.P., Kobylyansky V.D. Flora of cultivated plants. Vol. 2 (Pt 3). Oat (Kulturnaya flora. T. 2, ch. 3. Oves). Moscow: Kolos; 1994. [in Russian] (Родионова Н.А., Солдатов В.Н., Мережко В.Е., Ярош Н.П., Кобылянский В.Д. Культурная флора СССР. Т. 2, ч. 3. Овес. Москва: Колос; 1994).

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: 14.06.2024].

Информация об авторах

Мария Николаевна Фомина, кандидат сельскохозяйственных наук, ведущий научный сотрудник, Федеральный исследовательский центр Тюменский научный центр Сибирского отделения Российской академии наук, Научно-исследовательский институт сельского хозяйства Северного Зауралья – филиал ТюмНЦ СО РАН, 625501 Россия, Тюменская обл., Тюменский р-н, п. Московский, ул. Бурлаки, 2, maria_f72@mail.ru, https://orcid.org/0000-0003-2923-9448

Юлия Семеновна Иванова, кандидат сельскохозяйственных наук, научный сотрудник, Федеральный исследовательский центр Тюменский научный центр Сибирского отделения Российской академии наук, Научно-исследовательский институт сельского хозяйства Северного Зауралья – филиал ТюмНЦ СО РАН, 625501 Россия, Тюменская обл., Тюменский р-н, п. Московский, ул. Бурлаки, 2, averyasova-uliy@mail.ru, https://orcid.org/0000-0002-3376-490X

Наталья Васильевна Лебедева, младший научный сотрудник, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская 42, 44, n.lebedeva@vir.nw.ru, https://orcid.org/0009-0007-6184-0598

Ирина Викторовна Варганова, младший научный сотрудник, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская 42, 44, i.varganova@vir.nw.ru, https://orcid.org/0000-0002-5054-6410

Information about the authors

Maria N. Fomina, Cand. Sci. (Agriculture), Leading 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 Settlem., Tyumensky District, Tyumen Province 625501, Russia, maria_f72@mail.ru, https://orcid.org/0000-0003-2923-9448

Yulia S. Ivanova, Cand. Sci. (Agriculture), 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 Settlem., Tyumensky District, Tyumen Province 625501, Russia, averyasova-uliy@mail.ru, https://orcid.org/0000-0002-3376-490X

Natalia V. Lebedeva, Associate Researcher, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, n.lebedeva@vir.nw.ru, https://orcid.org/0009-0007-6184-0598

Irina V. Varganova, Associate Researcher, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, i.varganova@vir.nw.ru, https://orcid.org/0000-0002-5054-6410

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 27.06.2024; одобрена после рецензирования 18.10.2024; принята к публикации 03.12.2024.
The article was submitted on 27.06.2024; approved after reviewing on 18.10.2024; accepted for publication on 03.12.2024.

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

Краткое сообщение
УДК 631.153
DOI: 10.30901/2227-8834-2024-4-246-251

CC BY

Перспективы развития семеноводства белокочанной капусты в Республике Дагестан

К. У. Куркиев, М. Х. Гаджимагомедова

Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, Дагестанская опытная станция – филиал ВИР, Дербент, Россия

Автор, ответственный за переписку: Киштили Уллубиевич Куркиев, kkish@mail.ru

Проанализированы возможности развития семеноводства капусты в Дагестане, почвенно-климатические условия которого позволяют применять технологию беспересадочного выращивания семян. В рамках реализации подпрограммы Федеральной научно-технической программы развития сельского хозяйства по овощным культурам начата работа по развитию системы семеноводства овощных культур в южном Дагестане. На Дагестанской опытной станции ВИР реализуется одна из задач комплексного научно-технического проекта «Создание конкурентоспособных среднепоздних и поздних гибридов капусты белокочанной с целью импортозамещения» – определение зон семеноводства с целью выявления участков, подходящих для семеноводства белокочанной капусты разных групп спелости. Дагестанская опытная станция ВИР имеет многолетний опыт по выращиванию семян овощных культур и расположена в Дербентском районе, уникальные природно-климатические условия которого являются наиболее оптимальными для семеноводства капусты.

Ключевые слова: семеноводство овощных культур, белокочанная капуста, климат, технология выращивания

Благодарности: работа выполнена в рамках ПНИ № FGEM-2024-008 «Создание конкурентоспособных среднепоздних и поздних гибридов капусты белокочанной с целью импортозамещения».
Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы.

Для цитирования: Куркиев К.У., Гаджимагомедова М.Х. Перспективы развития семеноводства белокочанной капусты в Республике Дагестан. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2024;185(4):246-251. DOI: 10.30901/2227-8834-2024-4-246-251

© Куркиев К.У., Гаджимагомедова М.Х., 2024

BRIEF REPORTS

Brief report
DOI: 10.30901/2227-8834-2024-4-246-251

Prospects for the development of white cabbage seed production in the Republic of Dagestan

Kishtili U. Kurkiev, Mina Kh. Gadjimagomedova

N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, Dagestan Experiment Station – branch of VIR, Derbent, Russia

Corresponding author: Kishtili U. Kurkiev, kkish@mail.ru

An endeavor is made to analyze the development of cabbage seed production in Dagestan whose soil and climatic conditions are conducive to the use of a seed-growing practice without replanting. The vegetable seed production system in southern Dagestan is undergoing modernization within the framework of a subprogram of the Federal Scientific and Technical Program for the Development of Agriculture. Dagestan Experiment Station of VIR has started implementing one of the tasks under an integrated research and development project entitled "Obtaining competitive mid-late and late white cabbage hybrids with the purpose of import substitution". This task includes identification of seed production areas with sites best suited for the seed production of white cabbage with various ripening schedules. Dagestan Experiment Station of VIR has many years of experience in growing vegetable seeds and is located in Derbent District, an area with natural and climatic environments most favorable for cabbage seed production.

Keywords: vegetable seed production, white cabbage, climate, cultivation technology

Acknowledgements: the research work was performed under Project No. FGEM-2024-008 "Obtaining competitive mid-late and late white cabbage hybrids with the purpose of import substitution".
The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work.

For citation: Kurkiev K.U., Gadjimagomedova M.Kh. Prospects for the development of white cabbage seed production in the Republic of Dagestan. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2024;185(4):246-251. DOI: 10.30901/2227-8834-2024-4-246-251

В настоящее время сельскохозяйственное производство в Российской Федерации находится под сильным санкционным давлением, что создает предпосылки для повышения собственного, независимого от импорта производства. Капуста белокочанная является одной из основных культур, вошедших в перечень Доктрины продовольственной безопасности Российской Федерации (https://docs.cntd.ru/document/564161398). Промышленное производство данной культуры определяется наличием генетических ресурсов, в данном случае – сортов и гибридов, и системы семеноводства для обеспечения отечественных сельхозпроизводителей качественными семенами.

Белокочанная капуста обладает высокой адаптивностью, высокими вкусовыми качествами и такими селекционно ценными свойствами, как высокая урожайность, транспортабельность и пр. Имеющееся разнообразие сортов и гибридов позволяет наладить круглогодичное обеспечение населения свежей продукцией. Отдельно нужно отметить полезные свойства данной культуры: так, в соответствии с приказом Министерства здравоохранения РФ № 614 от 19 августа 2016 г. «Об установлении рекомендаций по рациональным нормам потребления пищевой продукции, отвечающим требованиям здорового питания», норма потребления капусты на человека в год составляет 40 кг. В нашей стране капуста пользуется большой популярностью, ее возделывают на площади более 60 тыс. га. Российская Федерация является третьим по величине производителем капусты в мире с объемом продукции более 3,0 млн тонн в год.

Для повышения урожайности и улучшения качества продукции белокочанной капусты большое значение имеет использование гетерозисных гибридов. В связи с этим актуальной проблемой является организация массового гибридного семеноводства этой культуры.

Анализ мировой тенденции размещения семеноводства белокочанной капусты в последнее десятилетие указывает на его концентрацию в зонах, позволяющих использование беспересадочного способа. Преимущество беспересадочного способа по сравнению с пересадочным складывается в основном за счет более высокой урожайности семян и низкой себестоимости.

Особенностями семеноводства основных овощных культур, обеспечивающих продовольственную безопасность РФ, является тот факт, что капуста, морковь, свекла столовая и лук являются двулетними перекрестноопыляемыми культурами. Выращивать семена этих культур можно двумя способами: пересадочным и беспересадочным.

При пересадочном способе первый год выращивают маточный материал, на зиму его закладывают на хранение, весной высаживают в поле и осенью получают семена. Это основной способ выращивания в селекционном процессе и при выращивании элитного и линейного материала, так как есть возможность проводить отборы плодов, соответствующих требованиям селекции или первичного семеноводства.

При беспересадочном способе первый год в середине лета высевают семена, в конце лета растения оставляют в поле, где они и зимуют. Весной возобновляется вегетация, созревание наступает летом. За время выращивания проводится несколько сортовых прочисток и апробация. Таким способом выращиваются семена капусты белокочанной, моркови и свеклы столовой. Беспересадочный способ более экономичный.

В начале прошлого века, до Октябрьской революции, в России практически отсутствовало семеноводство овощных культур. Это отрицательно сказалось в 1919 г., когда страны Антанты ввели экономическое эмбарго и под запрет попали также семена овощных культур, зависимость от которых в России составляла практически 100% от необходимого.

Собственное семеноводство в России начало развиваться после подписания В. И. Лениным в 1921 г. декрета «О семеноводстве».

В советской России приступили к изучению регионов с пригодными для выращивания семян овощных культур климатическими условиями. Самыми подходящими среди исследованных в стране зон оказались Краснодар, Ставрополь, Астрахань и Дагестан. Это уникальные по своим почвенно-климатическим условиям зоны. Со временем в СССР создали уникальную и стройную систему селекции, сортоиспытания, семеноводства и заготовок сортовых семян. В рамках этой системы селекция и семеноводство растений достигли значительных для своего времени успехов. Благодаря этому СССР полностью обеспечивал себя необходимым семенным материалом. Дагестан являлся ключевым регионом, имеющим наиболее благоприятные условия для семеноводства капусты.

В Советском Союзе семеноводство было сконцентрировано в крупных специализированных хозяйствах, имеющих все необходимое для производства семян. Данные хозяйства территориально располагались в соответствующих зонах с благоприятными для выращивания семян сельскохозяйственных культур почвенно-климатическими условиями. В настоящее время большинство специализированных семеноводческих хозяйств практически не функционируют.

Как показывает мировая практика, для организации семеноводства, в особенности перекрестноопыляемых культур, необходимо обеспечение в первоочередном порядке земельных участков для семеноводческих целей по отношению к товарным посевам. Такой подход характерен для стран с развитым семеноводством. Так, в Италии зона семеноводства расположена в предгорье вдоль побережья Адриатического моря на площадях около 150 км в длину и 20–30 км в ширину. Там сосредоточено производство семян капусты, моркови, свеклы и лука. Кроме многочисленных мелких производителей семян, там расположен крупнейший центр по очистке и доработке семян. За счет объединения в кооперативы и совместного использования имеющихся ресурсов мелкие производители сокращают затраты и снижают себестоимость семян.

Уникальные почвенно-климатические условия южной прикаспийской низменности Дагестана дают возможность ведения семеноводства двулетних культур беспересадочным способом при подзимней высадке рассады (в отличии от распространенного по всей России «маточного» метода для капусты, свеклы, моркови и др.) (Sirota et al., 2019). Природно-климатические условия Дагестана сравнимы с основными регионами выращивания семян овощных культур, в том числе и отечественной селекции. В мире семеноводство капусты сконцентрировано главным образом в субтропических зонах Италии и Франции, в северных районах Индии, на Тихоокеанском побережье и в Австралии. Общим для этих регионов является наличие теплых зим с минимальной температурой воздуха в пределах от 0 до +7°С, что позволяет проводить осенние высадки рассады и перезимовку растений в поле, где они проходят яровизацию (Kurbanova, 2008).

Сегодня Дагестан – один из немногих регионов, где не только сохранилось, но и постоянно наращивается семеноводство капусты, моркови, свеклы, лука репчатого. Основными производителями являются опытная станция ВИР и ряд фермерских крестьянских и личных подсобных хозяйств. Так, за последние 4–5 лет на Дагестанской опытной станции – филиале Федерального исследовательского центра Всероссийского института генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова (ВИР) оно увеличилось с 1–2 т до 12–13 т.

В конце 2023 г. в Российской Федерации началась реализация подпрограммы Федеральной научно-технической программы развития сельского хозяйства по овощным культурам. Агрофирма «ПОИСК» начала свою работу в подпрограмме с импортозамещения гибридов капусты белокочанной. В связи с этим встал вопрос о производстве семян на территории России. Одним из исполнителей проекта является Дагестанская опытная станция ВИР.

Дагестанская опытная станция ВИР расположена в Дербентском районе, природно-климатические условия которого оптимальны для семеноводства капусты, свеклы и моркови (рис. 1–3). Большую помощь оказывает и руководство региона, активно поддерживая развитие данного направления в Республике Дагестан.



Рис. 1. **Семенники белокочанной капусты**

Fig. 1. **White cabbage seed plantation**



Рис. 2. **Семенники моркови**

Fig. 2. **Carrot seed plantation**



Рис. 3. Семенники столовой свеклы
Fig. 3. Table beet seed plantation

При семеноводстве капусты в Дагестане в бесперсадочной культуре главное значение приобретают вопросы определения оптимальных сроков посева семян и высадки рассады, при которых растения, с одной стороны, не повреждались бы низкими температурами зимой, а с другой стороны, наиболее полно завершили бы процессы перехода к генеративной фазе развития.

Одной из задач комплексного научно-технического проекта «Создание конкурентоспособных среднепоздних и поздних гибридов капусты белокочанной с целью импортозамещения» является определение зон семеноводства с целью выявления участков, подходящих для семеноводства белокочанной капусты разных групп спелости. Зона семеноводства – это конкретная территория, максимально благоприятная по почвенно-климатическим условиям для выращивания семян сельскохозяйственных культур, со специальным административно-правовым регулированием, допускающим выращивание семян только семеноводческими хозяйствами в установленном порядке и обеспечивающим пространственную изоляцию, отсутствие диких опылителей, карантинных объектов, а также особую ответственность за причинение ущерба семеноводческим посевам. В зоне семеноводства должно быть достаточное количество семеноводческих хозяйств и полей, чтобы обеспечить соблюдение севооборотов и пространственную изоляцию полей (как правило, 3 км).

В последние годы российским овощеводам предлагаются лучшие отечественные селекционные достижения, не уступающие зарубежным аналогам. На данный момент в России имеется несколько учреждений, где успешно ведется селекционная работа по созданию гибридов белокочанной капусты – агрофирма «ПОИСК», Селекционная станция Н.Н. Тимофеева, Федеральный научный центр овощеводства и др. Ведется работа по организации демонстрационных площадок для ознакомления сельхозпроизводителей с новейшими отечественными достижениями (Derbenskiy et al., 2024; Tretyakova, 2024)

Большое значение для успешной адаптивной селекции имеют генетические коллекции культурных растений ВИР, сортообразцы которых являются донорами и источниками хозяйственно ценных признаков.

Таким образом, учитывая уникальные природно-климатические условия южного Дагестана, способствующие ускоренному выращиванию семян двулетних культур (капуста, морковь, свекла и др.), необходимо создать в Республике Дагестан особую зону семеноводства в сотрудничестве с ведущими российскими организациями и компаниями, готовыми вкладывать свой интеллектуальный ресурс и инвестиции в развитие селекции, семеноводства и повышение конкурентоспособности агропромышленного комплекса Российской Федерации.

Принимая во внимание многолетний опыт Дагестанской опытной станции ВИР по выращиванию семян овощных культур, целесообразно создать на ее основе центр по послеуборочной доработке семян (не только овощных культур), который позволит увеличить объемы и качество производимой семенной продукции. Кроме того, это позволит привлечь к выращиванию семян соседние фермерские хозяйства с последующей их доработкой в этом центре.

В создавшейся на данный момент обстановке необходимо приложить все усилия по созданию в Российской Федерации высокоэффективной системы семеноводства, что позволит кардинально изменить состояние семеноводства овощных культур отечественной селекции, многократно увеличить объем и качество производимой семенной продукции для обеспечения сельскохозяйственных товаропроизводителей семенами овощных культур. Республика Дагестан имеет все возможности стать основным поставщиком семян овощных культур для отечественного овощеводства, а опыт республики может быть распространен на другие субъекты нашей страны.

References / Литература

Derbenskiy V.I., Leunov V.I., Monakhos G.F., Rezvyi G.I. The experience of the past is at the service of modern vegetable seed production. *Potato and Vegetables*. 2024;(2):45-51. [in Russian] (Дербенский В.И., Леунов В.И., Монахос Г.Ф., Резвый Г.И. Опыт прошлого – на службу современному семеноводству овощных культур. *Картофель и овощи*. 2024;(2):45-51). DOI: 10.25630/PAV.2024.86.11.006

Food Security Doctrine of the Russian Federation (Doktrina prodovolstvennoy bezopasnosti Rossiyskoy Federatsii): [website]. [in Russian] (Доктрина продовольственной безопасности Российской Федерации: [сайт]). URL: https://docs.cntd.ru/document/564161398 [дата обращения: 29.08.2024].

Kurbanova Z.K. Development of main elements of seed production without replanting for F_1 hybrids of late white cabbage based on lines with cytoplasmic male sterility under the conditions of dry subtropics in southern Dagestan (Razrabotka osnovnykh elementov besperesadochnogo semenovodstva F_1-gibridov pozdney kapusty belokochannoy na osnove liniy s tsitoplazmaticheskoy muzhskoy sterilnostyu v usloviyakh sukhikh subtropikov yuzhnogo Dagestana) [dissertation]. Moscow; 2008. [in Russian] (Курбанова З.К. Разработка основных элементов беспересадочного семеноводства F_1 гибридов поздней капусты белокочанной на основе линий с цитоплазматической мужской стерильностью в условиях сухих субтропиков южного Дагестана: дис. … канд. с.-х. наук. Москва; 2008).

Sirota S.M., Bondareva L.L., Veliyev K.N. Direct seed farming of cabbage in Derbent District of Republic of Dagestan. *Vegetable Crops of Russia*. 2019;4(48):21-24. [in Russian] (Сирота С.М., Бондарева Л.Л., Велиев К.Н. Выращивание семян капусты беспересадочным способом в условиях Дербентского района Республики Дагестан. *Овощи России*. 2019;4(48):21-24).

Tretyakova A.A. The start of systematic import substitution of vegetable seeds in Russia. *Potato and Vegetables*. 2024;(2):11-14. [in Russian] (Третьякова А.А. Старт системного импортозамещения семян овощных культур в России. *Картофель и овощи*. 2024;(2):11-14).

Информация об авторах

Киштили Уллубиевич Куркиев, доктор сельскохозяйственных наук, директор, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, Дагестанская опытная станция – филиал ВИР, 368612 Россия, Республика Дагестан, Дербентский район, с. Вавилово, kkish@mail.ru, https://orcid.org/0000-0001-8232-6183

Мина Ханмирзаевна Гаджимагомедова, младший научный сотрудник, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, Дагестанская опытная станция – филиал ВИР, 368612 Россия, Республика Дагестан, Дербентский район, с. Вавилово, mina.khanmirzayevna@bk.ru, https://orcid.org/0009-0000-7218-3473

Information about the authors

Kishtili U. Kurkiev, Dr. Sci. (Agriculture), Director, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, Dagestan Experiment Station – branch of VIR, Derbent 368612, Russia, kkish@mail.ru, https://orcid.org/0000-0001-8232-6183

Mina Kh. Gadjimagomedova, Associate Researcher, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, Dagestan Experiment Station – branch of VIR, Derbent 368612, Russia, mina.khanmirzayevna@bk.ru, https://orcid.org/0009-0000-7218-3473

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 23.11.2024; одобрена после рецензирования 01.12.2024; принята к публикации 03.12.2024.
The article was submitted on 23.11.2024; approved after reviewing on 01.12.2024; accepted for publication on 03.12.2024.

ОБЗОРЫ

Обзорная статья
УДК 524:631.527.2:633.852.53
DOI: 10.30901/2227-8834-2024-4-252-263

CC BY

NGS-секвенирование в селекционно-генетических исследованиях сои

М. Т. Меньков[1, 2], И. В. Розанова[1], А. Я. Евлаш[1], Е. К. Хлесткина[1, 2]

[1] *Научно-технологический университет «Сириус», Центр генетики и наук о жизни, Краснодарский край, Россия*

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

Автор, ответственный за переписку: Михаил Тимофеевич Меньков, menkov.mt@talantiuspeh.ru

Соя (*Glycine max* (L.) Merr.) является одной из важнейших зернобобовых культур, производство которой растет с каждым годом и на 2024 г. составляет около 7 миллионов тонн. Целью данного обзора было обобщение последних достижений в селекции сои, в том числе с применением методов высокопроизводительного секвенирования и геномных технологий. Соя является одним из наиболее изучаемых растений. Ввиду ее важности для сельского хозяйства селекционеры постоянно реализуют в своей работе наиболее передовые методы. Исследования, выполненные в последние годы, показали преимущество подходов, основанных на применении молекулярно-генетических маркеров. Первый вариант последовательности генома сои, геном *G. max* 'Williams 82', представили в 2010 г., и это событие значимо ускорило изучение и развитие генетических исследований культуры. Полученные данные позволили создавать ресурсы, направленные как на изучение функциональной организации генов сои, так и на выведение новых улучшенных сортов. В обзоре обобщены результаты по крупным проектам секвенирования сои, в том числе и пангеномные работы. Описаны методы, применяющиеся для генетического картирования высокого разрешения, такие как анализ SNP с использованием чипов и метод GBS (genotyping-by-sequencing). Представлена информация о генах сои, связанных с хозяйственно ценными и селекционно значимыми признаками, идентификация которых позволила выделить их в качестве мишеней для редактирования.

Ключевые слова: ускоренная селекция, молекулярные маркеры, соя, NGS, *Glycine max*, GBS

Благодарности: результаты получены при финансовой поддержке проекта, реализуемого в рамках государственной программы федеральной территории «Сириус» «Научно-технологическое развитие федеральной территории "Сириус"» (соглашение № 18-03 от 10.09.2024).
Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы.

Для цитирования: Меньков М.Т., Розанова И.В., Евлаш А.Я., Хлесткина Е.К. NGS-секвенирование в селекционно-генетических исследованиях сои. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2024;185(4):252-263. DOI: 10.30901/2227-8834-2024-4-252-263

© Меньков М.Т., Розанова И.В., Евлаш А.Я., Хлесткина Е.К., 2024

SURVEYS

Review article
DOI: 10.30901/2227-8834-2024-4-252-263

Next-generation sequencing in soybean breeding and genetic research

Mikhail T. Menkov[1, 2], Irina V. Rozanova[1], Anastasia Ya. Evlash[1], Elena K. Khlestkina[1, 2]

[1] *Sirius University of Science and Technology, Research Center of Genetics and Life Sciences, Krasnodar Territory, Russia*

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

Corresponding author: Mikhail T. Menkov, menkov.mt@talantiuspeh.ru

Soybean (*Glycine max* (L.) Merr.) is one of the most important grain legume crops whose production has been growing every year and by 2024 reached ca. 7 million tons. The objective of this review was to summarize the latest achievements in soybean breeding, including the use of high-throughput sequencing methods and genomic technologies. Soybean is one of the most studied plants. The studies of recent years showed the advantage of approaches based on the use of molecular genetic markers in breeding. The first version of the soybean genome sequence, the *G. max* genome "Williams 82", was presented in 2010, and this event significantly accelerated the study and development of genetic research on the crop. The data obtained made it possible to develop resources aimed at both studying the functional organization of soybean genes and breeding new improved cultivars. The review summarizes the results of large-scale soybean sequencing projects, including pan-genome works. Methods used for high-resolution genetic mapping, such as the SNP array analysis and the GBS (genotyping-by-sequencing) technique, are described. Information is provided on soybean genes associated with valuable agronomic and breeding-oriented traits whose identification made it possible to single them out as targets for editing.

Keywords: accelerated breeding, molecular markers, soybean, NGS, *Glycine max*, GBS

Acknowledgments: the results were obtained with financial support from the state program for the Sirius Federal Territory "Scientific and technological development of the Sirius Federal Territory" (Agreement No. 18-03 dated Sept. 10, 2024).
The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work.

For citation: Menkov M.T., Rozanova I.V., Evlash A.Ya., Khlestkina E.K. Next-generation sequencing in soybean breeding and genetic research. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2024;185(4):252-263. DOI: 10.30901/2227-8834-2024-4-252-263

Введение

Соя является одной из важнейших мировых сельскохозяйственных культур, занимает четвертое место после риса, пшеницы и кукурузы в мировом производстве растительных продуктов питания и служит основным источником ценных пищевых белков и растительных масел. Средняя урожайность сои в России – 15,9 ц/га. Регионами – лидерами по валовому сбору являются дальневосточные и черноземные области России, такие как Амурская, Белгородская и Курская области, Приморский и Краснодарский края, Тамбовская область (https://rosstat.gov.ru/compendium/document/13277) (рис. 1). По данным ФАО, производство сои в России началось с 1990-х гг. На данный момент размер занимаемых площадей сои и валовый сбор увеличились в 24 раза (https://www.fao.org/faostat/en/#data/QCL) (рис. 2).

Благодаря своим выдающимся характеристикам, в первую очередь высокому содержанию белка (30–52%), соя культивируется во множестве стран как продукт питания, а также используется для кормления животных и в технических целях. По уровню белка она превосходит все другие возделываемые культуры, включая горох (22–24%), подсолнечник (семена) (25%), пшеницу (9–26%), рис (7%), кукурузу (10%) и др. Ценность соевого белка определяется содержанием незаменимых аминокислот, которые в совокупности составляют 20% от общего содержания белка, по сравнению с 18% для пшеничного белка (Gorissen et al., 2018). Соевые бобы занимают второе место в пересчете на сухое вещество после кукурузы по содержанию полиаминов, играющих роль в делении клеток и при окислительном стрессе (Egorov et al., 2021).

Можно выделить два основных направления селекции сои – зерновое и овощное. Овощную сою используют

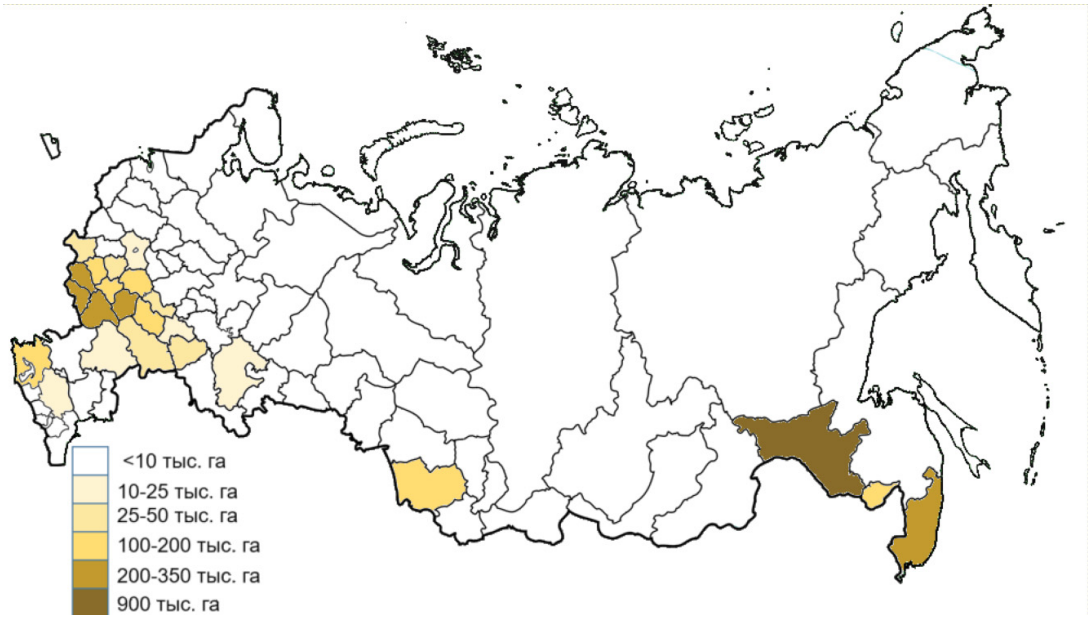


Рис. 1. Топ регионов России по посевным площадям сои (данные за 2023 год, https://rosstat.gov.ru/compendium/document/13277)

Fig. 1. Top regions of Russia according to soybean production areas (data for 2023, https://rosstat.gov.ru/compendium/document/13277)

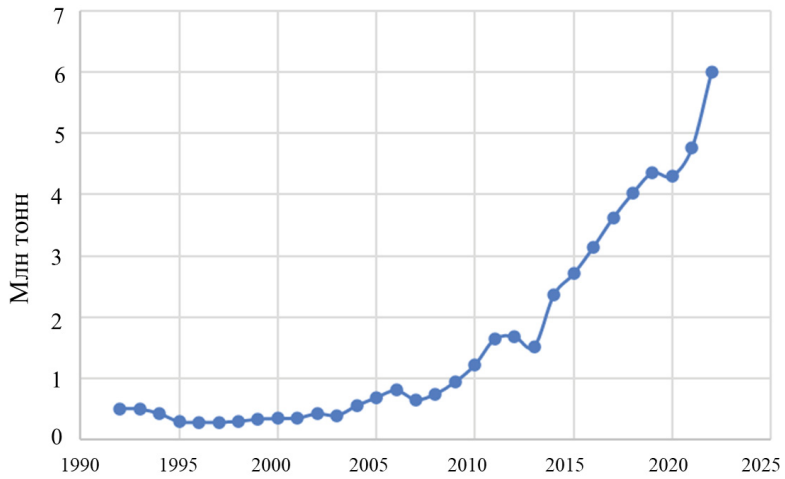


Рис. 2. Увеличение производства сои в России, начиная с 1990-х гг. (https://www.fao.org/faostat/en/#data/QCL)

Fig. 2. Increase in soybean production in Russia since the 1990s (https://www.fao.org/faostat/en/#data/QCL)

в качестве свежего продукта питания или в виде замороженных бобов. Из зерновой сои получают соевое масло, соевый шрот, использующийся как высокобелковый корм животных. Есть и более нестандартные применения сои, такие как получение фотополимерной смолы из соевого масла (Guit et al., 2020), получение клея из соевого шрота (Luo et al., 2020). Это показывает широкий потенциал применения и актуальность возделывания этой культуры.

Glycine max (L.) Merr. (2n = 4x = 40), или соя культурная, и *G. soja* Siebold. & Zucc. (2n = 4x = 40), или соя уссурийская, – однолетние растения, принадлежащие к роду *Glycine* Willd. (Fabaceae) (Carter et al., 2004). *G. soja* и *G. max* имеют одинаковое число хромосом, легко гибридизируются, демонстрируют нормальное скрещивание и генерируют жизнеспособные фертильные гибриды. Произрастают в основном в северном Китае, Японии, Корее, восточной части России, Южной и Северной Америке (Carter et al., 2004).

Еще Н. И. Вавилов называл сою важнейшим эндемиком умеренной зоны Китайского очага Восточноазиатского центра происхождения культурных растений (Seferova, Vishnyakova, 2014). L. Wang с коллегами в 2016 г. с помощью анализа изменчивости простых повторяющихся последовательностей (SSR) предположили возможный конкретный ареал происхождения сои на основании того, что в его пределах генетическое разнообразие наиболее высокое и снижается по мере отдаления. Один район ареала – в долине среднего и нижнего течения реки Вэй и в долине верхнего течения реки Ханьцзян, другой район – на севере провинции Хэбэй (Wang et al., 2016). Сою одомашнили по меньшей мере пять тысяч лет назад от предка, распространенного по всей Восточной Азии, включая большую часть Китая, Корею, Японию и часть России (Carter et al., 2004). Она была ввезена в Северную Америку в 1765 г. и массово распространилась по Центральной и Южной Америке в первой половине прошлого века. В настоящее время культивируемая соя широко выращивается по всему миру, в том числе в Азии (Китай, Япония, Корея и Индия), Северной Америке (США и Канада) и Южной Америке (Бразилия, Аргентина и Парагвай).

С развитием генетики начинается новый этап исследований разнообразия генофонда культуры сои. Благодаря современным исследованиям, например, выяснилось, что доместикация сои в районе Японии произошла в период 3000–1000 гг. до н. э. (Jeong et al., 2019). Полученные знания применяются в маркер-ориентированной селекции (МОС) и для внедрения современных стратегий в селекционных программах, а также для разработки технологий, позволяющих создавать начальный селекционный материал с определенными характеристиками с использованием геномного редактирования.

Основная *цель данного обзора* – исследовать направления научных изысканий в области генетико-селекционных работ по сое, использующих методы высокопроизводительного секвенирования.

Проекты по секвенированию генома сои

В настоящее время данные о геномных последовательностях играют ключевую роль в агрономических программах. Технологический прорыв, произошедший в области генетики, позволил использовать новые возможности в селекции растений. Первый вариант последовательности генома *G. max* представили в 2010 г., и это событие дало толчок к развитию генетических исследований этой культуры. Геном получили секвенированием с помощью коротких прочтений образца сои “Williams 82”. Размер генома составил 1115 Мб; при представлении первого референсного генома описали и каталогизировали 85% генов. Наиболее значимые открытые исследования представлены в таблице. Исследования показали, что геном сои в ходе своей эволюции пережил два цикла полной дупликации, произошедшие 59 и 13 миллионов лет назад. В результате около 75% генов существуют в нескольких копиях (Schmutz et al., 2010). Это делает сою хорошим объектом исследования для изучения полногеномной дупликации у растений.

Для углубления знаний о процессах, происходящих в живых организмах, в настоящее время недостаточно информации только от одного генома. Для выявления генетического разнообразия секвенируют различные сорта одного вида растений. Такой концепт получил название «пангеном». В целом для сборки пангенома используются в основном три подхода: сравнительная сборка *de novo*, итеративная сборка и стратегия «сопоставление с пангеномом». Соя *G. soja* стала одним из первых культурных растений, для которого начали проводиться пангеномные исследования (Torkamaneh et al., 2021).

Данные по секвенированию перестали быть уникальной информацией. Это стало тем пространством, от которого исследователи отталкиваются, чтобы двигаться дальше. Собранные данные создают полезные ресурсы для будущих исследований, посвященных функциональной организации генов сои, а также для практических разработок, направленных на селекцию новых, усовершенствованных сортов. Это включает в себя применение методов селекции следующего поколения (next-generation breeding), особенно технологий генетического редактирования.

Селекция сои с применением ДНК-маркеров

Применению маркеров в селекции сои уже 40 лет. Первыми стали маркеры RFLP (restriction fragment length polymorphism), которые использовались для разработки анализов профилей ДНК, и их появление создало новое направление в селекции, основанное на привлечении молекулярных методов. С появлением полимеразной цепной реакции (ПЦР) в 1990-х гг. начали широко использовать молекулярные маркеры, основанные на ПЦР, включая простые повторы последовательностей, известные как SSR (simple sequence repeats). Тандемно повторяющиеся 2–5-нуклеотидные последовательности ДНК, такие как (CA)n, (ATT)n, (AGAT)n, хорошо зарекомендовали себя и до сих пор используются в паспортизации генотипов сои (Lavrent’yeva et al., 2023). По мере совершенствования геномных технологий появились маркеры на основе однонуклеотидного полиморфизма – SNP. В отличие от других маркеров, обнаружение SNP не ограничивается разделением фрагментов по размеру (как это делается, например, при использовании эндонуклеаз рестрикции для детекции однонуклеотидного полиморфизма ДНК) – именно для анализа SNP-локусов изобрели автоматизированные методы (см. ниже про ДНК-чипы), что позволило повысить производительность и осуществлять анализ полиморфизма ДНК больших выборок организмов. Особенно ценным это стало для анализа количественных признаков.

Улучшение по количественным признакам, таким как урожайность, устойчивость к полеганию, является основ-

Таблица. Крупные проекты по секвенированию генома сои
Table. Major soybean genome sequencing projects

Год	Событие
2010…	Секвенирование первого генома сои *G. max* сорта 'Williams 82', получение референсного генома (Schmutz et al., 2010). Секвенирование генома дикой сои *Glycine soja*, выравнивание на референсный геном. Полученные риды общим размером 48,8 Гб были выровнены на референсный геном *G. max*, и для *G. soja* определен консенсус. Эта консенсусная последовательность охватывает 915,4 Мб, что составляет 97,7% опубликованной последовательности генома *G. max*. Показано, что нуклеотидная последовательность генома *G. soja* содержит 2,5 Мб полиморфных SNP, что составляет миллионы SNP (single nucleotide locus, однонуклеотидный полиморфизм) между *G. max* и *G. soja* SNP в негенных и генных регионах. (Kim M.Y. et al., 2010).
2013	Создание чипа SoySNP50K iSelect BeadChip (Song et al., 2013).
2014	Создание первого пангенома сои из семи образцов *G. soja* (Li et al., 2014). По этой малой выборке обнаружили, что набор вариабельных генов, не относящихся к обязательным, эволюционировал быстрее и был более изменчивым, чем основной набор. Среди вариабельного набора генов выявили наличие генов устойчивости (*R*-генов). Предполагается, что вариации числа копий генов устойчивости (*R*) могут помочь объяснить различия в устойчивости между дикими и культивируемыми образцами (Li et al., 2014).
2015	Создание пангенома сои из 30 образцов *G. soja* и *G. max*. Z. Zhou с коллегами исследовали локусы, ассоциированные с признаками масличности семян сои, и показали, что популяции сои структурированы географически, некоторые признаки и локусы зависят от географического региона (Zhou Z. et al., 2015).
2017	Сравнение китайской и американской популяций сои (Liu Z. et al., 2017).
2018	Секвенирование генома *G. latifolia* (Liu Q. et al., 2018). Сборка *de novo* последовательности генома китайского сорта сои 'Zhonghuang 13' с помощью комбинации данных SMRT, Hi-C и оптического картирования (Shen et al., 2018).
2019	Получение эталонного генома образца китайской дикой сои W05 (Shen et al., 2018).
2020	Создание пангенома сои на основании сборки *de novo* 26 геномов сои. Пангеномный анализ выявил многочисленные (2898) генетические вариации (Liu Y. et al., 2020), что помогло исследователям определить гены-кандидаты, связанные с агрономическими признаками. Сборка таких фенотипически разных растений позволяет совершенствовать платформу для будущих углубленных функциональных геномных исследований сои (Liu Y., Tian, 2020; Lyu, 2020).
2021	Секвенирование 8 сортов сои из разных широт (Chu et al., 2021). Сборка генома популярного корейского сорта сои Hwangkeum (Kim M.S. et al., 2021). Создание пангенома сои (PanSoy) из 204 образцов, различающихся филогенетически и географически (Torkamaneh et al., 2021).
2022	Секвенирование (WGS-Seq) 181 сорта сои (Liu J. et al., 2022). Аннотирование генома овощного сорта сои 'Zhenong 6' (Liu N. et al., 2022).
2023	Создание чипа SoySNP 600K (Ma X. et al., 2023).
2024	Секвенирование генома сои сорта Jack (Huang Y. et al., 2024). Сборка генома *de novo* сорта сои HJ117 с высоким содержанием белка (Liu Z. et al., 2024).

ной задачей селекционных программ. Значительное преимущество по сравнению с традиционной имеет селекция с использованием молекулярных маркеров, благодаря повышению эффективности отбора и сокращению времени селекции. При разработке маркеров для селекционных программ в первых работах исследователи столкнулись с такой проблемой, как неравновесное сцепление (LD, linkage disequilibrium). Это неслучайная связь между двумя аллелями, в силу которой определенные комбинации аллелей встречаются наиболее часто. То есть при разработке маркеров необходимо учитывать генетическую структуру популяции, происхождение выбранных генотипов и родственные связи между ними. Двуродительская популяция F_2 имеет максимальное количество неравновесного сцепления между несвязанными геномными районами и геномными районами на разных хромосомах, что приводит к получению ложноположительных ассоциаций. Влияние неравновесия по сцеплению продемонстрировала компания Monsanto при исследовании трансгенного сорта сои 'Roundup Ready' с встроенным геном устойчивости к гербицидам глифосата Roundup (Eathington et al., 2007). Всего провели генотипирование 750 линий сои, содержащих множество однонуклеотидных полиморфизмов (SNP). Примерно половина этих линий произошла от сорта сои 'Roundup Ready'. Линии распределили по категориям устойчивости и восприимчивости в зависимости от их фенотипической реакции на гербицид глифосат. Выявили 49 молекулярных маркеров на 15 различных хромосомах, ассоциированных с устойчивостью. Однако локализация трансгена 40-3-2, в результате которого появилась устойчивость к гербициду, была известна (Padgette et al., 1995). Она пред-

ставляет собой одну вставку и находилась в группе сцепления D1b (U19) генетической карты сои USDA. Поскольку эта область была единственно значимой, то, следовательно, 48 молекулярных маркеров, ассоциированных с устойчивостью, оказались ложноположительными из-за LD. В настоящее время разработано несколько алгоритмов для выявления сцепленных SNP и уменьшения степени LD. Метод, разработанный Дж. К. Причардом с соавторами (Pritchard et al., 2000), использует информацию о молекулярных маркерах для определения структуры популяции и учета этой структуры в анализе. Общедоступную программу под названием Structure (Pritchard et al., 2000) разработали для анализа ассоциативных исследований. Среди используемых программ можно отметить Arlequin (Excoffier, Lischer, 2010), MIDAS (Gaunt et al., 2006). Популярные стратегии реализованы в PLINK 1.07/1.9 (Purcell et al., 2007). Данные программы позволяют сокращать количество SNP среди высококоррелирующих, оставляя один.

При повышении технологического уровня и удешевлении методов секвенирования ДНК появилось много возможностей изучения взаимосвязей между генетическим и фенотипическим разнообразием. Высокопроизводительное секвенирование и высокопроизводительное фенотипирование легли в основу геномной селекции (Barabaschi et al., 2016).

Геномной селекции предшествовал отбор с помощью маркеров (МОС). К настоящему времени работы по МОС выявили большое количество QTL, ассоцированных с различными количественными признаками, включая физиологические, морфологические, а также связанные с урожайностью и качеством урожая. Многие исследования продемонстрировали успешное использование МОС в селекции сои: при направленном отборе сои упор делали на укрупнение боба, укрупнение семян, их твердость, что включает в себя водопроницаемость сухих семян и твердость приготовленных, архитектуру стебля, потерю чувствительности к фотопериоду и зависимости от долготы дня, устойчивость к патогенам, вкусовые качества, препятствование его раннего растрескивания и др. МОС учитывает основные гены и локусы количественных признаков с большим эффектом (QTL) для различных признаков (Bhat, Yu, 2021). Однако этот подход зависит от доступности маркеров, связанных с интересующим признаком, которые можно выявить либо с помощью анализа двуродительских популяций, либо посредством исследований ассоциаций по всему геному (GWAS).

Геномная селекция (ГС), в отличие от традиционной МОС, использует полногеномный маркерный профиль селекционных линий для прогнозирования геномно оцененной селекционной ценности (genomically estimated breeding value, GEBV). Таким образом учитываются геномные вариации, которые регулируются в том числе и незначительными эффектами QTL/генов (Kim J.M. et al., 2020; Ukhatova et al., 2023).

По мере развития селекционных программ постоянно расширяется число исследуемых признаков. В числе прочих приступили к решению таких задач, как уменьшение содержания олигосахаридов семейства рафинозы, получение гипоаллергенных сортов, увеличение содержания олеиновой кислоты и уменьшение содержания линолевой и линоленовой кислот, увеличение содержания белка, увеличение числа семян на боб, увеличение размера листьев, увеличение веса семян, ранний переход к цветению в условиях длинного дня, повышение засухо- и солеустойчивости, увеличение содержания изофлавоноидов и изменение профилей жирных кислот (Cai et al., 2023), сопротивление вирусу мозаики за счет сверхэкспрессии гена *GmMLRK1* (Che et al., 2023), улучшение клубенькообразования, устойчивость к полеганию (Ukhatova et al., 2023), изменение архитектуры стебля с увеличением числа узлов и контролем высоты растений. Расширение спектра исследуемых признаков продолжается по настоящее время.

Все это невозможно без современных быстрых, простых и сравнительно недорогих методов секвенирования и генотипирования растений.

Методы, используемые для генотипирования сои

Генотипирование при помощи ДНК-чипов

Изучение полиморфизма ДНК и выявление полиморфных локусов, связанных с экономически важными характеристиками, представляет собой ключевую задачу в области генетики и селекции растений. Предыдущие методы анализа полиморфизма ДНК у растений включали отбор праймеров, ПЦР-амплификацию и секвенирование ампликонов из небольшого набора различных генотипов. Внутривидовое разнообразие может быть изучено за счет сравнения считываний коротких последовательностей различных генотипов с последовательностью референсного генома и между собой (Kim M.Y. et al., 2010). С появлением доступного качественного полного генома сои (Schmutz et al., 2010) разработка чипа для поиска SNP стало лишь вопросом времени. В 2013 г., благодаря предшествующим работам по секвенированию генома сои и ресеквенированию его у разных сортов с применением NGS, разработали SoySNP50K iSelect BeadChip (Song et al., 2013), который на тот момент стал самым плотным по численности SNP среди аналогичных чипов для растений (Song et al., 2015). Он нашел свое применение в оценке генетического разнообразия, построении карт генетических связей, установлении связи «генотип – фенотип» (genome-wide association studies, GWAS). Данный чип долгое время не терял своей актуальности: так, в 2021 г. с его помощью охарактеризовали генетическое разнообразие и структуру 481 сорта сои, из которых 52 относились к диким (*G. soja*) образцам и 429 – к культурным (*G. max*) сортам. Среди культивируемых сортов обнаружили большое количество высококонсервативных регионов, которые, видимо, селектировались в процессе доместикации культуры. В исследовании также выявили, что большое количество высококонсервативных регионов коррелирует с определенным географическим положением (Valliyodan et al., 2021).

В 2023 г. X. Ma et al. (2023) собрали информацию обо всех известных на тот момент геномах, провели фильтрацию по принципу наиболее часто встречаемых и значимых SNP и на основе этого спроектировали чип SoySNP 600K с более чем 600 тысячами SNP-маркеров (см. таблицу). Интервал между каждой парой маркеров составил ~1,6 Кб, а расстояние интервала более 5 Кб приходилось только на 2,4% пар. Примерно 47% SNP были расположены во внутригенных регионах, особенно в экзонных регионах и сайтах сплайсинга, в результате чего было охвачено большинство генов, кодирующих белок в геноме (Ma X. et al., 2023). Разработав чип, исследователи сконструировали и генотипировали популяцию RIL (recombinant inbred lines – рекомбинантные инбредные линии) сои и смоделировали генетическую карту высокого разрешения (Ma X. et al., 2023).

Поиск на чипах значимых SNP, ставших золотым стандартом в исследованиях генетического разнообразия культурных растений, несмотря на развитие других методов изучения генома, еще долго будет применяться и совершенствоваться.

Генотипирование на основе NGS-секвенирования

Для разработки SNP-чипов маркеры необходимо предварительно обнаружить. Среди платформ генотипирования, представленных на основе NGS, GBS (genotyping-by-sequencing) является наиболее мощным, простым, высокопроизводительным и эффективным методом получения SNP. В основу метода GBS положено снижение сложности генома с помощью ферментов рестрикции (restriction enzymes, RE) у видов с большим и сложным геномом, таких как растения. Метод позволяет одновременно обнаруживать и оценивать миллионы SNP в больших коллекциях линий, которые можно использовать для анализа генетического разнообразия, картирования сцепления, GWAS, геномной селекции и в эволюционных исследованиях. Обнаруженные участки секвенируются с небольшим покрытием. Полученные последовательности используют для определения аллельного разнообразия для каждого образца. Подход объединяет обнаружение и генотипирование больших популяций, что делает его превосходной маркерной платформой для селекционных приложений даже в отсутствие референсной последовательности генома или ранее открытого полиморфизма (Bhat et al., 2016). GBS на основе рестрикционных ферментов (RE-based) может быть как одноферментным, так и двухферментным с контролем размера рестрикционных фрагментов. Существуют вариации метода: Ё. Суяма и Ю. Мацуки предложили заменить RE на ПЦР (Suyama, Matsuki, 2015). Также интересен такой подход, как Hyper-seq (Zou, Xia, 2022), когда разрабатывают специальные праймеры, богатые GC, нацеленные на генные области генома. Затем проводят ПЦР и секвенируют большой набор проб с применением баркодов для их различия. Или же такой подход, как SNP на основе транскриптома, который предложили в качестве альтернативы для полного секвенирования большого и сложного генома (Telfer et al., 2019). Этот метод фокусируется на кодирующих и регуляторных областях генома, которые представляют основной интерес для исследований функциональной геномики (Reyes et al., 2022).

Было продемонстрировано, что GBS является эффективным методом для генетического картирования высокого разрешения и высокоточной селекции сои, в том числе основанной на редактировании генома (прецизионной) (He et al., 2014). GBS охватывает гораздо большую долю генома по сравнению даже с самыми плотными чипами, доступными в настоящее время для растений рода Соя (Bhat et al., 2016). Массивы SNP для создания чипа обычно разрабатываются из ограниченной выборки, тогда как GBS может захватывать генетическую изменчивость, специфичную для каждой конкретной популяции. Преимущество GBS в том, что маркеры обнаруживаются с использованием популяции, подлежащей генотипированию. Метод GBS, как и любой инструмент, имеет свои ограничения: большое количество пропущенных данных, ошибки и недооцененные гетерозиготные генотипы (Reyes et al., 2022). Однако гибкость, низкая стоимость и точность прогнозирования GEBV с помощью GBS делают этот подход привлекательным для современных исследований растений, в том числе и сои (Bhat et al., 2016).

Применение методов NGS в идентификации и характеризации генов-мишеней для редактирования

При помощи вышеописанных методов выявили и охарактеризовали целый ряд генов сои, связанных с хозяйственно ценными (влияющими на урожайность и качество) и селекционно значимыми (ценными для развития гибридной селекции сои) признаками сои. Их идентификация и характеризация позволила выделить их в качестве мишеней для редактирования с целью улучшения сои. Среди них – группы генов, значимых для повышения урожайности и улучшения качества.

Гены-мишени, значимые для повышения урожайности

Ген *Pdh* кодирует продукт, относящийся к семейству диригентных белков (dirigent proteins, DIR), участвующих в процессе лигнификации. *Pdh* содействует укреплению стенки бобов, усиливая их скручивание при высыхании, что приводит к естественному растрескиванию и выбросу семян. Этот ген впервые описали в своем исследовании H. Funatsuki с соавторами (Funatsuki et al., 2014). Использование метода секвенирования нового поколения помогло уточнить его роль и влияние на устойчивость к растрескиванию бобов у сои. Было доказано, что в генотипах с дефектной формой гена *Pdh1*, которая снижает вероятность растрескивания бобов, можно существенно уменьшить потери семян. В устойчивых к растрескиванию сортах сои обнаружили преждевременный стоп-кодон в гене *Pdh1*, который предотвращает его нормальное функционирование, что значительно снижает вероятность растрескивания. С использованием CRISPR/Cas9 ген *Pdh1* был нокаутирован, что привело к снижению растрескивания бобов и сохранению семян при сборе урожая. Технология создала мутации, вызывающие преждевременный стоп-кодон, что отключило функцию гена и предотвратило скручивание бобов. Это позволило уменьшить потери семян в условиях засухи и повысить стабильность урожайности сои.

GmJAGGED1 (*GmJAG*) – ген, который влияет на число семян на боб и форму листьев у сои. Замена нуклеотида C на G в гене приводит к потере функции *GmJAG1*, что повышает количество семян и урожайность. *GmJAG1* – гомолог гена *AtJAG1* у *Arabidopsis thaliana* – является ключевым транскрипционным фактором, участвующим в регуляции множества процессов развития. Соответствующее исследование показало, что *AtJAG1* кодирует белок с доменом «цинковые пальцы», участвующий в развитии тканей листьев и других органов растения, а нарушение его работы приводит к деформациям листьев. В исследовании M. Huang с соавторами (Huang M. et al., 2021) метод ChIP-seq эффективно помог исследовать участки связывания транскрипционного фактора GmJAGGED1 в геноме сои, выявив новые мотивы и эпигенетические особенности. С помощью CRISPR/Cas9 был нокаутирован *GmJAG1* у сорта 'Huachun 6', что привело к увеличению урожайности.

GmKIX8-1 – регулятор размера органов у сои и негативный регулятор клеточной пролиферации, то есть разрастания ткани. *GmKIX8-1* кодирует белок с доменом KIX, участвующий в белок-белковых взаимодействиях, кото-

рые регулируют экспрессию генов. Эти домены распространены среди различных организмов, включая растения и животных. Ген *GmKIX8-1* идентифицировали как причинный ген для важного QTL, связанного с весом семян, – qSw17-1. Также в этом исследовании с помощью технологии CRISPR/Cas9 был нокаутирован *GmKIX8-1*, что привело к увеличению размеров листьев и веса семян, поспособствовав тем самым повышению продуктивности растений. G. T. Park с соавторами (Park et al., 2023) провели всесторонний анализ семейства генов с доменами KIX у сои, включая *GmKIX8-1*. Исследование выявило значительную экспрессию этих генов на ранних стадиях развития семян и их роль в регуляции органогенеза.

Гены-мишени, значимые для гибридной селекции

GmAMS1 и *GmAMS2* участвуют в развитии микроспор и клеток тапетума, которые необходимы для формирования пыльцы. Эти гены идентифицированы как ортологи гена *AMS* (*ABORTED MICROSPORES*) у *Arabidopsis thaliana*. *AMS* кодирует транскрипционный фактор класса MYC, который играет ключевую роль в развитии микроспор и клеток тапетума. Мутации в этом гене приводят к дефектам в развитии пыльцы, вызывая мужскую стерильность. В исследовании X. Chen с соавторами (Chen et al., 2021) технология CRISPR/Cas9 успешно доказала, что нокаут одного или обоих этих генов приводит к созданию мужских стерильных линий, которые используются для контроля опыления при гибридной селекции, особенно для повышения урожайности и качества культур.

Гены-мишени, значимые для селекции сои как масличной культуры.

Гены из семейства FAD2 (*FAD2-1A*, *FAD2-1B*, *FAD2-2A*) кодируют десатуразу омегу-6 жирных кислот – фермент, преобразующий олеиновую кислоту в линолевую, – что играет важную роль в биосинтезе полиненасыщенных жирных кислот. Нарушение функции этих генов приводит к снижению уровня линолевой кислоты, что повышает качество масла и позволяет создавать улучшенные сорта масличного направления. История открытия у сои первого из этих генов связана с периодом, когда подходы с использованием NGS еще не были внедрены, однако идентификация разных представителей данного семейства, их характеризация и сама возможность редактирования – результат применения методов, тесно связанных с применением NGS.

FAD впервые идентифицировали у *Arabidopsis thaliana* с помощью мутантного скрининга, который показал, что мутации в этом гене повышают содержание олеиновой кислоты. E. P. Heppard с соавторами (Heppard et al., 1996) исследовали экспрессию микросомальных генов десатуразы у сои в зависимости от стадии развития и температуры роста, что показало важность этих генов для адаптации растений и регулирования липидного состава. Нокаут гена *FAD2* привел к снижению активности фермента, что повысило содержание олеиновой кислоты в семенах сои, улучшив стабильность масла и его устойчивость к окислению.

В исследовании M. A. Berestovoy с соавторами (Berestovoy et al., 2020) рассмотрена роль десатураз в жизнедеятельности растений, при этом особенно подчеркнута их важность для синтеза ненасыщенных жирных кислот, необходимых для сохранения текучести клеточных мембран и адаптации к стрессовым условиям. Биотехнологический потенциал десатураз, таких как FAD2, заключается в улучшении состава масла сельскохозяйственных культур, что делает его более стабильным и полезным.

В исследовании J. Zhou с соавторами (Zhou et al., 2023) рассматривались различные стратегии генного редактирования системы CRISPR/Cas9 для изменения метаболизма насыщенных и ненасыщенных жирных кислот у сои. Редактирование методом направленной инактивации гена *FAD2-1A* приводит к повышению содержания мононенасыщенной жирной кислоты – олеиновой – и снижению уровня полиненасыщенной – линолевой. Олеиновая кислота более стабильна и окисляется медленнее, делая растительные масла устойчивее к прогорканию и термическим воздействиям, что важно для пищевой и косметической промышленности.

Ген *GmFAD2-1B* впервые идентифицировали с использованием методов прямой генетики, таких как сравнительный анализ по гомологии и молекулярное клонирование. В исследовании G. Tang с соавторами (Tang et al., 2005) изучена регуляция ферментов десатураз у сои, которые преобразуют олеиновую кислоту в линолевую. Было показано, что активность этих ферментов контролируется через дифференциальную стабильность и фосфорилирование, что важно для управления уровнем ненасыщенных жирных кислот в клетках и улучшения состава масла. Систему CRISPR/Cas9 с двумя направляющими РНК (dual gRNA) использовали для одновременного редактирования генов *GmFAD2-1A* и *GmFAD2-1B* у сои. Это привело к значительному увеличению содержания олеиновой кислоты и снижению уровней линолевой и альфа-линоленовой кислот, что сделало масло сои более стабильным и полезным благодаря высокому содержанию мононенасыщенных жирных кислот.

GmFAD2-2A идентифицировали с использованием методов геномного анализа, сравнительной геномики и молекулярного клонирования, аналогичных подходам к другим членам семейства FAD2. В исследовании N. Lakhssassi с соавторами (Lakhssassi et al., 2017) проведена характеристика семейства генов FAD2 у сои, которые играют ключевую роль в биосинтезе полиненасыщенных жирных кислот, включая преобразование олеиновой кислоты в линолевую. Особое внимание уделялось мутациям в генах *FAD2-1A* и *FAD2-1B*, способным повышать содержание олеиновой кислоты в масле сои, что важно для улучшения его качества для пищевого и технического использования. Исследование показало ограничения метода TILLING при работе с генами с большим количеством копий, как в случае семейства FAD2, из-за сложности идентификации мутантов. С использованием технологии CRISPR/Cas9 созданы мутанты сои, в которых редактировались гены *GmFAD2-1A* и *GmFAD2-2A*. Нокаут этих генов приводит к увеличению белка и уменьшению содержания линолевой кислоты в семенах сои, что положительно сказывается на их питательных свойствах и повышает качество масла.

Гены *GmFATB1a* и *GmFATB1b* кодируют ферменты семейства ацил-ACP-тиоэстераз, которые участвуют в синтезе насыщенных жирных кислот, таких как пальмитиновая и стеариновая. Эти ферменты катализируют разрыв тиоэфирной связи, завершая синтез жирных кислот и высвобождая свободные жирные кислоты. Гены *FATB* впервые описаны у *Arabidopsis thaliana* с использованием методов мутантного скрининга, молекулярного клонирования и технологий высокопроизводительного секве-

нирования (NGS). Изучили субстратное предпочтение тиоэстераз FatA и FatB и выявили ключевую роль N-концевого домена в специфичности ферментов. Мутация в *FATB* у арабидопсиса приводит к снижению содержания насыщенных жирных кислот, замедлению роста растений и нарушению мембранной структуры, что подчеркивает важность насыщенных жирных кислот для нормального роста.

Редактирование генов *GmFAT* может улучшить профиль жирных кислот в семенах за счет повышения уровня олеиновой кислоты. В исследовании J. Ma с соавторами (Ma J. et al., 2021) с помощью CRISPR/Cas9 был нокаутирован ген *GmFATB1*, что привело к заметному снижению содержания пальмитиновой и стеариновой кислот – основных насыщенных жирных кислот в семенах сои, при этом уровень ненасыщенных жирных кислот, таких как олеиновая, оставался стабильным. Такое соотношение способствует повышению качества масла, делая его более полезным для здоровья благодаря увеличению доли полезных ненасыщенных жиров и улучшению термостабильности, что особенно важно для кулинарного применения и продления срока хранения.

Таким образом, благодаря широкому спектру методов, основанных на применении NGS, поиск генов-мишеней и их редактирование стали важным инструментом в создании улучшенных линий сои и открыли перспективу для селекции следующего поколения (NGB).

Заключение

С развитием подходов NGS удалось провести секвенирование различных сортов и видов сои, тем самым сформировав базу для последующих геномных исследований. Большое количество исследуемых сортов позволяет оценить разнообразие генофонда культуры, а также дает возможность выявлять локусы, сцепленные с селекционно значимыми признаками. В настоящее время результаты секвенирования в совокупности с технологиями высокопроизводительного генотипирования можно использовать для эффективного направленного отбора нужных генотипов среди селекционных линий, что существенно ускорит создание новых сортов сои с заданными характеристиками.

References / Литература

Barabaschi D., Tondelli A., Desiderio F., Volante A., Vaccino P., Valè G. et al. Next generation breeding. *Plant Science*. 2016;242:3-13. DOI: 10.1016/j.plantsci.2015.07.010

Berestovoy M.A., Pavlenko O.S., Goldenkova-Pavlova I.V. Plant fatty acid desaturases: role in the life of plants and biotechnological potential. *Biology Bulletin Reviews*. 2020;10(2):127-139. DOI: 10.1134/S2079086420020024

Bhat J.A., Ali S., Salgotra R.K., Mir Z.A., Dutta S., Jadon V. et al. Genomic selection in the era of next generation sequencing for complex traits in plant breeding. *Frontiers in Genetics*. 2016;7:221. DOI: 10.3389/fgene.2016.00221

Bhat J.A., Yu D. High-throughput NGS-based genotyping and phenotyping: Role in genomics-assisted breeding for soybean improvement. *Legume Science*. 2021;3(3):e81. DOI: 10.1002/leg3.81

Cai Y., Chen L., Hou W. Genome editing technologies accelerate innovation in soybean breeding. *Agronomy*. 2023;13(8):2045. DOI: 10.3390/agronomy13082045

Carter Jr.T.E., Hymowitz T., Nelson R.L. Biogeography, local adaptation, Vavilov, and genetic diversity in soybean. In: D. Werner (ed.). *Biological Resources and Migration. Conference Proceedings*. Berlin; Heidelberg: Springer-Verlag; 2004. p.47-59. DOI: 10.1007/978-3-662-06083-4_5

Carter Jr.T.E., Nelson R.L., Sneller C.H., Cui Z. Genetic diversity in soybean. In: R.M. Shibles, J.E. Harper, R.F. Wilson, R.C. Shoemaker (eds). *Agronomy Monographs. Vol. 16. Soybeans: Improvement, Production, and Uses*. 3rd ed. Madison, WI: ASA-CSSA-SSSA; 2004. p.303-416. DOI: 10.2134/agronmonogr16.3ed.c8

Che Z., Zhang S., Pu Y., Yang Y., Liu H., Yang H. et al. A novel soybean malectin-like receptor kinase-encoding gene, *GmMLRK1,* provides resistance to soybean mosaic virus. *Journal of Experimental Botany*. 2023;74(8):2692-2706. DOI: 10.1093/jxb/erad046

Chen X., Yang S., Zhang Y., Zhu X., Yang X., Zhang C. et al. Generation of male-sterile soybean lines with the CRISPR/Cas9 system. *The Crop Journal*. 2021;9(6):1270-1277. DOI: 10.1016/j.cj.2021.05.003

Chu J.C.C., Peng B., Tang K., Yi X., Zhou H., Wang H. et al. Eight soybean reference genome resources from varying latitudes and agronomic traits. *Scientific Data*. 2021;8(1):164. DOI: 10.1038/s41597-021-00947-2

Eathington S.R., Crosbie T.M., Edwards M.D., Reiter R.S., Bull J.K. Molecular markers in a commercial breeding program. *Crop Science*. 2007;47(53):154-163. DOI: 10.2135/cropsci2007.04.0015IPBS

Egorov O.S., Borisova N.Yu., Borisova E.Ya., Rezhabbaev M.L., Afanas'eva E.Yu., Arzamastsev E.V. Structure and biological action of analogs and derivatives of biogenic polyamines. *Fine Chemical Technologies*. 2021;16(4):287-306. [in Russian] (Егоров О.С., Борисова Н.Ю., Борисова Е.Я., Режаббаев М.Л., Афанасьева Е.Ю., Арзамасцев Е.В. Структура и биологическое действие аналогов и производных биогенных полиаминов. *Тонкие химические технологии*. 2021;16(4):287-306). DOI: 10.32362/2410-6593-2021-16-4-287-306

Excoffier L., Lischer H. Arlequin suite ver 3.5: a new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows. *Molecular Ecology Resources*. 2010;10(3):564-567. DOI: 10.1111/j.1755-0998.2010.02847.x

FAOSTAT. Food and Agriculture Organization of the United Nations. Food and Agriculture Data: [website]. Available from: https://www.fao.org/faostat/en/#data/QCL [accessed Mar. 30, 2024].

Federal State Statistics Service: [website]. [in Russian] (Федеральная служба государственной статистики: [сайт]). URL: https://rosstat.gov.ru/compendium/document/13277 [дата обращения: 30.03.2024].

Funatsuki H., Suzuki M., Hirose A., Inaba H., Yamada T., Hajika M. et al. Molecular basis of a shattering resistance boosting global dissemination of soybean. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2014;111(50):17797-17802. DOI: 10.1073/pnas.1417282111

Gaunt T.R., Rodriguez S., Zapata C., Day I.N.M. MIDAS: software for analysis and visualisation of interallelic disequilibrium between multiallelic markers. *BMC Bioinformatics*. 2006;7:227. DOI: 10.1186/1471-2105-7-227

Gorissen S.H.M., Crombag J.J.R., Senden J.M.G., Waterval W.A.H., Bierau J., Verdijk L.B. et al. Protein content and amino acid composition of commercially available plant-based protein isolates. *Amino Acids*. 2018;50(12):1685-1695. DOI: 10.1007/s00726-018-2640-5

Guit J., Tavares M.B.L., Hul J., Ye C., Loos K., Jager J. et al. Photopolymer resins with biobased methacrylates based on soybean oil for stereolithography. *ACS Applied*

Polymer Materials. 2020;2(2):949-957. DOI: 10.1021/acsapm.9b01143

He J., Zhao X., Laroche A., Lu Z.H., Liu H., Li Z. Genotyping-by-sequencing (GBS), an ultimate marker-assisted selection (MAS) tool to accelerate plant breeding. *Frontiers in Plant Science*. 2014;5:484. DOI: 10.3389/fpls.2014.00484

Heppard E.P., Kinney A.J., Stecca K.L., Miao G.H. Developmental and growth temperature regulation of two different microsomal [omega]-6 desaturase genes in soybeans. *Plant Physiology*. 1996;110(1):311-319. DOI: org/10.1104/pp.110.1.311

Huang M., Zhang L., Zhou L., Wang M., Yung W.S., Wang Z. et al. An expedient survey and characterization of the soybean JAGGED 1 (GmJAG1) transcription factor binding preference in the soybean genome by modified ChIPmentation on soybean protoplasts. *Genomics*. 2021;113(1 Pt 1):344-355. DOI: 10.1016/j.ygeno.2020.12.026

Huang Y., Koo D.H., Mao Y., Herman E.M., Zhang J., Schmidt M.A. A complete reference genome for the soybean cv. Jack. *Plant Communications*. 2024;5(2):100765. DOI: 10.1016/j.xplc.2023.100765

Jeong S.C., Moon J.K., Park S.K., Kim M.S., Lee K., Lee S.R. et al. Genetic diversity patterns and domestication origin of soybean. *Theoretical and Applied Genetics*. 2019;132(4):1179-1193. DOI: 10.1007/s00122-018-3271-7

Kim J.M., Kim K.H., Jung J., Kang B.K., Lee J., Ha B.K. et al. Validation of marker-assisted selection in soybean breeding program for pod shattering resistance. *Euphytica*. 2020;216(11):166. DOI: 10.1007/s10681-020-02703-w

Kim M.S., Lee T., Baek J., Kim J.H., Kim C., Jeong S.C. Genome assembly of the popular Korean soybean cultivar Hwangkeum. *G3 Genes|Genomes|Genetics*. 2021;11(10):jkab272. DOI: 10.1093/g3journal/jkab272

Kim M.Y., Lee S., Van K., Kim T.H., Jeong S.C., Choi I.Y. et al. Whole-genome sequencing and intensive analysis of the undomesticated soybean (*Glycine soja* Sieb. and Zucc.) genome. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2010;107(51):22032-22037. DOI: 10.1073/pnas.1009526107

Lakhssassi N., Zhou Z., Liu S., Colantonio V., AbuGhazaleh A., Meksem K. Characterization of the *FAD2* gene family in soybean reveals the limitations of gel-based TILLING in genes with high copy number. *Frontiers in Plant Science*. 2017;8:324. DOI: 10.3389/fpls.2017.00324

Lavrent'yeva S.I., Bondarenko O.N., Blinova A.A., Penzin A.A., Fokina E.M., Ivachenko L.E. Study of the morphological and agriculturally important traits of the wild forms and cultivated varieties of soybean from the All-Russia Soybean Research Institute and soybean identification using microsatellites. *Russian Agricultural Sciences*. 2023;49(4):341-347. DOI: 10.3103/S1068367423040080

Li Z., Liu Z.B., Xing A., Moon B.P., Koellhoffer J.P., Huang L. et al. Cas9-Guide RNA directed genome editing in soybean. *Plant Physiology*. 2015;169(2):960-970. DOI: 10.1104/pp.15.00783

Liu J., Xie H., Lin T., Tie C., Luo H., Yang B. et al. Putative variants, genetic diversity and population structure among soybean cultivars bred at different ages in Huang-Huai-Hai region. *Scientific Reports*. 2022;12(1):2372. DOI: 10.1038/s41598-022-06447-6

Liu N., Niu Y., Zhang G., Feng Z., Bo Y., Lian J. et al. Genome sequencing and population resequencing provide insights into the genetic basis of domestication and diversity of vegetable soybean. *Horticulture Research*. 2022;9:uhab052. DOI: 10.1093/hr/uhab052

Liu Q., Chang S., Hartman G.L., Domier L.L. Assembly and annotation of a draft genome sequence for *Glycine latifolia*, a perennial wild relative of soybean. *The Plant Journal*. 2018;95(1):71-85. DOI: 10.1111/tpj.13931

Liu Y., Du H., Li P., Shen Y., Peng H., Liu S. et al. Pan-genome of wild and cultivated soybeans. *Cell*. 2020;182(1):162-176. DOI: 10.1016/j.cell.2020.05.023

Liu Y., Tian Z. From one linear genome to a graph-based pan-genome: a new era for genomics. *Science China. Life Sciences*. 2020;63(12):1938-1941. DOI: 10.1007/s11427-020-1808-0

Liu Z., Li H., Wen Z., Fan X., Li Y., Guan R. et al. Comparison of genetic diversity between Chinese and American soybean (*Glycine max* (L.)) Accessions revealed by high-density SNPs. *Frontiers in Plant Science*. 2017;8:2014. DOI: 10.3389/fpls.2017.02014

Liu Z., Yang Q., Liu B., Li C., Shi X., Wei Y. et al. *De novo* genome assembly of a high-protein soybean variety HJ117. *BMC Genomic Data*. 2024;25(1):25. DOI: 10.1186/s12863-024-01213-1

Luo J., Zhou Y., Gao Q., Li J., Yan N. From wastes to functions: a new soybean meal and bark-based adhesive. *ACS Sustainable Chemistry and Engineering*. 2020;8(29):10767-10773. DOI: 10.1021/acssuschemeng.0c02413

Lyu J. Pan-genome upgrade. *Nature Plants*. 2020;6:732. DOI: 10.1038/s41477-020-0731-2

Ma J., Sun S., Whelan J., Shou H. CRISPR/Cas9-mediated knockout of *GmFATB1* significantly reduced the amount of saturated fatty acids in soybean seeds. *International Journal of Molecular Sciences*. 2021;22(8):3877. DOI: 10.3390/ijms22083877

Ma X., Fan L., Zhang Z., Yang X., Liu Y., Ma Y. et al. Global dissection of the recombination landscape in soybean using a high-density 600K SoySNP array. *Plant Biotechnology Journal*. 2023;21(3):606-620. DOI: 10.1111/pbi.13975

Padgette S.R., Kolacz K.H., Delannay X., Re D.B., LaVallee B.J., Tinius C.N. et al. Development, identification, and characterization of a glyphosate-tolerant soybean line. *Crop Science*. 1995;35(5):1451-1461. DOI: 10.2135/cropsci1995.0011183X003500050032x

Park G.T., Moon J.K., Park S., Park S.K., Baek J., Seo M.S. Genome-wide analysis of *KIX* gene family for organ size regulation in soybean (*Glycine max* L.). *Frontiers in Plant Science*. 2023;14:1252016. DOI: 10.3389/fpls.2023.1252016

Pritchard J.K., Stephens M., Donnelly P. Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics*. 2000;155(2):945-959. DOI: 10.1093/genetics/155.2.945

Pritchard J.K., Stephens M., Rosenberg N.A., Donnelly P. Association mapping in structured populations. *American Journal of Human Genetics*. 2000;67(1):170-181. DOI: 10.1086/302959

Purcell S., Neale B., Todd-Brown K., Thomas L., Ferreira M.A.R., Bender D. et al. PLINK: a tool set for whole-genome association and population-based linkage analyses. *American Journal of Human Genetics*. 2007;81(3):559-575. DOI: 10.1086/519795

Reyes V.P., Kitony J.K., Nishiuchi S., Makihara D., Doi K. Utilization of genotyping-by-sequencing (GBS) for rice pre-breeding and improvement: a review. *Life (Basel)*. 2022;12(11):1752. DOI: 10.3390/life12111752

Schmutz J., Cannon S.B., Schlueter J., Ma J., Mitros T., Nelson W. et al. Genome sequence of the palaeopolyploid soybean. *Nature*. 2010;463(7278):178-183. DOI: 10.1038/nature08670

Seferova I.V., Vishnyakova M.A. Role of agricultural institutions of Chinese-Eastern Railway in the formation of the soybean collection at the Vavilov Institute of Plant Industry and its breeding in the USSR. *Vavilov Journal of Genetics and Breed-*

ing. 2014;18(3):572-577. [in Russian] (Сеферова И.В., Вишнякова М.А. Вклад сельскохозяйственных опытных учреждений китайско-восточной железной дороги в формирование коллекции сои ВИР и в развитие ее селекции в СССР. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2014;18(3):572-577).

Shen Y., Liu J., Geng H., Zhang J., Liu Y., Zhang H. et al. *De novo* assembly of a Chinese soybean genome. *Science China. Life Sciences*. 2018;61(8):871-884. DOI: 10.1007/s11427-018-9360-0

Song Q., Hyten D.L., Jia G., Quigley C.V., Fickus E.W., Nelson R.L. et al. Development and evaluation of SoySNP50K, a high-density genotyping array for soybean. *PLoS One*. 2013;8(1):54985. DOI: 10.1371/journal.pone.0054985

Song Q., Hyten D.L., Jia G., Quigley C.V., Fickus E.W., Nelson R.L. et al. Fingerprinting soybean germplasm and its utility in genomic research. *G3 Genes|Genomes|Genetics*. 2015;5(10):1999-2006. DOI: 10.1534/g3.115.019000

Suyama Y., Matsuki Y. MIG-seq: an effective PCR-based method for genome-wide single-nucleotide polymorphism genotyping using the next-generation sequencing platform. *Scientific Reports*. 2015;5:16963. DOI: /10.1038/srep16963

Tang G.Q., Novitzky W.P., Griffin H.C., Huber S.C., Dewey R.E. Oleate desaturase enzymes of soybean: evidence of regulation through differential stability and phosphorylation. *The Plant Journal*. 2005;44(3):433-446. DOI: 10.1111/j.1365-313X-.2005.02535.x

Telfer E., Graham N., Macdonald L., Li Y., Klápště J., Resende M, et al. A high-density exome capture genotype-by-sequencing panel for forestry breeding in *Pinus radiata*. *PLoS One*. 2019;14(9):0222640. DOI: 10.1371/journal.pone.0222640

Torkamaneh D., Lemay M., Belzile F. The pan-genome of the cultivated soybean (PanSoy) reveals an extraordinarily conserved gene content. *Plant Biotechnology Journal*. 2021;19(9):1852-1862. DOI: 10.1111/pbi.13600

Ukhatova Y.V., Erastenkova M.V., Korshikova E.S., Krylova E.A., Mikhailova A.S., Semilet T.V. et al. Improvement of crops using the CRISPR/Cas system: new target genes. *Molecular Biology*. 2023;57(3):387-410. [in Russian] (Ухатова Ю.В., Ерастенкова М.В., Коршикова Е.С., Крылова Е.А., Михайлова А.С., Семилет Т.В. и др. Улучшение культурных растений при помощи системы CRISPR/Cas: новые гены-мишени. *Молекулярная биология*. 2023;57(3):387-410). DOI: 10.31857/S0026898423030151

Valliyodan B., Brown A.V., Wang J., Patil G., Liu Y., Otyama P.I. et al. Genetic variation among 481 diverse soybean accessions, inferred from genomic re-sequencing. *Scientific Data*. 2021;8(1):50. DOI: 10.1038/s41597-021-00834-w

Wang L., Lin F., Li L., Li W., Yan Z., Luan W. et al. Genetic diversity center of cultivated soybean (*Glycine max*) in China – New insight and evidence for the diversity center of Chinese cultivated soybean. *Journal of Integrative Agriculture*. 2016;15(11):2481-2487. DOI: 10.1016/S2095-3119(15)61289-8

Zhou J., Li Z., Li Y., Zhao Q., Luan X., Wang L. et al. Effects of different gene editing modes of CRISPR/Cas9 on soybean fatty acid anabolic metabolism based on *GmFAD2* family. *International Journal of Molecular Sciences*. 2023;24(5):4769. DOI: 10.3390/ijms24054769

Zhou Z., Jiang Y., Wang Z., Gou Z., Lyu J., Li W. et al. Resequencing 302 wild and cultivated accessions identifies genes related to domestication and improvement in soybean. *Nature Biotechnology*. 2015;33(4):408-414. DOI: 10.1038/nbt.3096

Zou M., Xia Z. Hyper-seq: A novel, effective, and flexible marker-assisted selection and genotyping approach. *Innovation*. 2022;3(4):100254. DOI: 10.1016/j.xinn.2022.100254

Информация об авторах

Михаил Тимофеевич Меньков, младший научный сотрудник, Научно-технологический университет «Сириус», Научный центр генетики и наук о жизни, 354340 Россия, Краснодарский край, федеральная территория «Сириус», пгт. Сириус, Олимпийский пр., 1, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44, menkov.mt@talantiuspeh.ru, https://orcid.org/0009-0005-7915-441X

Ирина Вениаминовна Розанова, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, Научно-технологический университет «Сириус», Научный центр генетики и наук о жизни, 354340 Россия, Краснодарский край, федеральная территория «Сириус», пгт. Сириус, Олимпийский пр., 1, i.rozanova@vir.nw.ru, https://orcid.org/0000-0003-4341-0766

Анастасия Ярославовна Евлаш, младший научный сотрудник, Научно-технологический университет «Сириус», Научный центр генетики и наук о жизни, 354340 Россия, Краснодарский край, федеральная территория «Сириус», пгт. Сириус, Олимпийский пр., 1, evlash-nastja@rambler.ru, https://orcid.org/0000-0003-0246-8929

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, руководитель направления «Биология и биотехнология растений», Научно-технологический университет «Сириус», Научный центр генетики и наук о жизни, 354340 Россия, Краснодарский край, федеральная территория «Сириус», пгт. Сириус, Олимпийский пр., 1, director@vir.nw.ru, https://orcid.org/0000-0002-8470-8254

Information about the authors

Mikhail T. Menkov, Associate Researcher, Sirius University of Science and Technology, Research Center of Genetics and Life Sciences, 1 Olimpiysky Ave., Sirius Settlem., Sirius Federal Territory, Krasnodar Territory 354340, Russia, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, menkov.mt@talantiuspeh.ru, https://orcid.org/0009-0005-7915-441X

Irina V. Rozanova, Cand. Sci. (Biology), Senior Researcher, Sirius University of Science and Technology, Research Center of Genetics and Life Sciences, 1 Olimpiysky Ave., Sirius Settlem., Sirius Federal Territory, Krasnodar Territory 354340, Russia, i.rozanova@vir.nw.ru, https://orcid.org/0000-0003-4341-0766

Anastasia Ya. Evlash, Associate Researcher, Sirius University of Science and Technology, Research Center of Genetics and Life Sciences, 1 Olimpiysky Ave., Sirius Settlem., Sirius Federal Territory, Krasnodar Territory 354340, Russia, evlash-nastja@rambler.ru, https://orcid.org/0000-0003-0246-8929

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, Plant Biology and Biotechnology Research Manager, Sirius University of Science and Technology, Research Center of Genetics and Life Sciences, 1 Olimpiysky Ave., Sirius Settlem., Sirius Federal Territory, Krasnodar Territory 354340, 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 02.11.2024; одобрена после рецензирования 02.12.2024; принята к публикации 03.12.2024.
The article was submitted on 02.11.2024; approved after reviewing on 02.12.2024; accepted for publication on 03.12.2024.

ОБЗОРЫ

Обзорная статья
УДК 575.162
DOI: 10.30901/2227-8834-2024-4-264-280

CC BY

Семейство генов *OsGATA* как перспективный кандидат для применения CRISPR/Cas-технологии редактирования генома с целью улучшения пищевых и урожайных качеств риса (*Oryza sativa* L.)

Е. А. Нестерова, Н. А. Швачко

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

Автор, ответственный за переписку: Екатерина Артемовна Нестерова, ea.nesterova@vir.nw.ru

Молекулярная селекция риса (*Oryza sativa* L.) на урожайность имеет огромное значение для обеспечения продовольственной безопасности населения. У живых организмов существуют генетически обусловленные пути реакции на факторы окружающей среды, в том числе на стресс. Фотосинтетическая активность влияет на все обменные процессы в клетках растений. В свою очередь, гены, участвующие в фотосинтезе, регулируются дифференциально экспрессируемыми генами, связанными с циркадными ритмами. Для растений необходима более сложная и эффективная регуляция экспрессии генов ввиду прикрепленного образа жизни. GATA-факторы – транскрипционные факторы (ТФ), которые влияют на выработку фитогормонов и опосредуют реакцию на стресс. GATA-факторы разделены на четыре основных класса (класс A – класс D) на основании разницы в структуре домена цинковых пальцев и на семь подсемейств в зависимости от наличия дополнительных доменов. В ТФ GATA имеются доменные структуры, которые могут быть участниками регуляции циркадных ритмов. Воздействия на циркадные ритмы растений влияют на другие регуляторные метаболические пути растения, что делает изучение генов, связанных с циркадными ритмами, актуальным и значимым. Наиболее известным и используемым методом редактирования генов на данный момент является технология CRISPR/Cas. С 2018 по 2023 г. с использованием технологии CRISPR/Cas было успешно проведено геномное редактирование более 30 генов риса, что улучшило их хозяйственно ценные признаки.
В публикации приведены классификация и информация об известных функциях генов *OsGATA* и ТФ OsGATA, а также данные, подтверждающие возможность воздействия на регуляцию циркадных ритмов риса посредством редактирования генов *OsGATA*.

Ключевые слова: рис, редактирование генома, транскрипционные факторы, OsGATA, циркадные ритмы

Благодарности: работа выполнена в рамках государственного задания согласно тематическому плану ВИР по проекту FGEM-2022-0007 «Выявление новых генетических маркеров селекционно значимых свойств и новых аллельных вариантов хозяйственно ценных генов в генофонде культурных растений и их диких родичей при помощи геномных и постгеномных технологий».
Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы.

Для цитирования: Нестерова Е.А., Швачко Н.А. Семейство генов *OsGATA* как перспективный кандидат для применения CRISPR/Cas-технологии редактирования генома с целью улучшения пищевых и урожайных качеств риса (*Oryza sativa* L.). *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2024;185(4):264-280. DOI: 10.30901/2227-8834-2024-4-264-280

© Нестерова Е.А., Швачко Н.А., 2024

SURVEYS

Review article
DOI: 10.30901/2227-8834-2024-4-264-280

The *OsGATA* gene family as a promising candidate for applying the CRISPR/Cas genome editing technology to improve the nutritional and yield qualities of rice (*Oryza sativa* L.)

Ekaterina A. Nesterova, Nataliya A. Shvachko

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

Corresponding author: Ekaterina A. Nesterova, ea.nesterova@vir.nw.ru

Molecular breeding of rice (*Oryza sativa* L.) for yield is of great importance for ensuring food security of the population. Living organisms manifest genetically determined responses to environmental factors, including stressors. Photosynthetic activity affects all metabolic processes in plant cells. The genes involved in photosynthesis, in their turn, are regulated by differentially expressed genes associated with circadian rhythms. Plants, as sedentary organisms, require more efficient regulation of gene expression. GATA factors are transcription factors (TFs) that affect the production of phytohormones and mediate the stress response. GATA factors are divided into four main classes (A to D), based on the difference in the structure of the zinc finger domain, and into seven subfamilies, depending on the availability of additional domains. GATA TFs incorporate domain structures that may be involved in the regulation of circadian rhythms. Effects on the circadian rhythms influence other regulatory metabolic pathways in plants, which makes the study of genes associated with circadian rhythms relevant and significant. The most well-known and popular method of gene editing at the moment is the CRISPR/Cas technology. More than 30 rice genes were successfully genomically edited using the CRISPR/Cas technology in the period from 2018 through 2023. This helped to improve their valuable agronomic traits.
This review summarizes all information about the classification and known functions of *OsGATA* genes and OsGATA TFs and provides evidence for the possibility of influencing the regulation of rice photoperiodicity by editing these genes.

Keywords: rice, genome editing, transcription factors, OsGATA, circadian rhythms

Acknowledgements: the work was carried out within the framework of the state task according to the thematic plan of VIR, Project No. FGEM-2022-0007 “Identifying new genetic markers of significant traits for breeding and new allelic versions of agronomically important genes in the genetic diversity of cultivated plants and their wild relatives using genomic and postgenomic technologies”.
The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work.

For citation: Nesterova E.A., Shvachko N.A. The *OsGATA* gene family as a promising candidate for applying the CRISPR/Cas genome editing technology to improve the nutritional and yield qualities of rice (*Oryza sativa* L.). *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2024;185(4):264-280. DOI: 10.30901/2227-8834-2024-4-264-280

Введение

В настоящее время появилось множество методов изменения и усовершенствования генома растений. Придание заданных свойств хозяйственно важным культурам стало основной задачей генетиков по всему миру.

Быстрый рост численности населения продолжает требовать увеличения производства продовольственного зерна. Абиотические стрессы, такие как засуха, наводнение, засоление, жара, холод, ионная токсичность и радиация, снижают урожайность и качество сельскохозяйственной продукции (Biswal et al., 2019). Одной из основных сельскохозяйственных культур в мире является рис посевной (*Oryza sativa* L.). Важнейшей задачей производства риса является повышение его урожайности и устойчивости к биотическим и абиотическим факторам путем совершенствования технологии возделывания и использования новых высокопродуктивных сортов. Разработка эффективных методов выращивания риса и создание высокоурожайных сортов базируются на особенностях генотипа культуры (Vorobyev, 2013).

У живых организмов существуют генетически обусловленные пути реакции на стресс. Реакция на стресс растений определяется выработкой фитогормонов, которая модулируется генами и транскрипционными факторами (ТФ). Одним из таких ТФ являются GATA-факторы (Hudson et al., 2013; Zhang Y.J. et al., 2018; Zhang H. et al., 2021). GATA-факторы – это регуляторы транскрипции, которые распознают последовательность ДНК W-G-A-T-A-R через домен «цинковый палец» типа IV (Schwechheimer et al., 2022). Охарактеризованы GATA-факторы животных, дрожжей, грибов и растений. Однако если семейства GATA животных и дрожжей сравнительно невелики, то в случае растений выявлено множество GATA-факторов, отличающихся по строению и выполняемым функциям (Schwechheimer et al., 2022). GATA-факторы были подразделены на четыре класса (класс A – класс D, в зависимости от строения домена цинковых пальцев) и на семь подсемейств (на основании наличия дополнительных доменов) (Gupta et al., 2017). Гены растений, содержащие мотив ДНК GATA, регулируют экспрессию генов в ответ на свет и нитраты (Reyes et al., 2004). Исследования факторов GATA у растений за последние 10–15 лет обогатили понимание роли консервативных факторов транскрипции этого семейства (Gupta et al., 2017). Однако большинство исследований базируются на изучении GATA-факторов арабидопсиса, в то время как информации про функции GATA-факторов риса остается недостаточно (Schwechheimer et al., 2022).

Редактирование генома помогает получать растения с заданными свойствами. Наиболее известным и популярным методом редактирования генов на данный момент является технология CRISPR/Cas. Появившееся в 2012 г. сообщение о возможности использования системы бактериального иммунитета для модификаций геномов позволило по-новому взглянуть на редактирование и нокаут генов (Jinek et al., 2012). Технология CRISPR/Cas основана на комплементарном соединении последовательностей направляющей РНК с последовательностями ДНК-мишени для идентификации сайтов-мишеней, требуя искусственного создания 20 нуклеотидных последовательностей, нацеленных на конкретные гены (Guo et al., 2022). Начиная с 2018 по 2023 г. с использованием CRISPR/Cas было успешно проведено геномное редактирование более 30 генов риса, что положительно повлияло на хозяйственно ценные признаки культуры (Miao C. et al., 2018; Honma et al., 2020; Khandagale et al., 2020; Usman et al., 2020a, 2020b; Wang G. et al., 2020; Duy et al., 2021; Nurhayati et al., 2021; Zheng S. et al., 2021; Wu et al., 2022; Zegeye et al., 2022; Caddell et al., 2023; Chandra et al., 2023; Huang et al., 2023; Sheng et al., 2023; Yang J. et al., 2023). Нулевые мутации (нокаут генов) имеют решающее значение для обратной генетики и изучения функций генов. Легко программируемая Cas-эндонуклеаза, управляемая РНК, эффективно создает двухцепочечные разрывы ДНК (DSBS) в целевых участках генома, которые могут быть восстановлены путем негомологичного соединения концов (NHEJ), что обычно приводит к небольшим вставкам или делециям, которые могут приводить к нулевым мутациям (Swinnen et al., 2020).

Таким образом, изучение GATA-факторов риса с помощью технологии CRISPR/Cas является актуальным как с фундаментальной (для выяснения локализации и функций генов), так и с прикладной (для создания устойчивых сортов с повышенной урожайностью) точек зрения.

Биологическая и агрономическая характеристики риса посевного (*Oryza sativa* L.)

Рис посевной (*Oryza sativa* L.) – ценная зерновая культура, которой питается более половины человечества. Рис принадлежит к семейству злаковых (Poaceae) вместе с ячменем, пшеницей, кукурузой и сорго, которые являются важными зерновыми культурами, обеспечивающими мировые запасы продовольствия (Itoh et al., 2005). Рис обычно ассоциируется с Азией – местом происхождения и производства 90% от мирового объема рисовой крупы, но в последние десятилетия потребление риса особенно возросло в Африке, что делает рис еще более популярной культурой, имеющей огромное значение для глобальной продовольственной безопасности (Heredia et al., 2022). В России, по данным Федеральной службы государственной статистики (http://rosstat.gov.ru/shmp/2021), рис выращивают в республиках Дагестан, Адыгея, Калмыкия, Чеченской Республике, Ростовской и Астраханской областях, Приморском крае и Еврейской автономной области. Более половины посевных площадей России приходится на Краснодарский край (рис. 1).

Рис – однодольное самоопыляющееся растение с небольшим геномом – является модельной зерновой культурой, что подчеркивает его ценность для генетических исследований.

Молекулярная селекция риса для достижения высокой урожайности, улучшения качества зерна и высокой адаптируемости к окружающей среде имеет решающее значение для обеспечения питанием быстро растущего населения мира. За последнее столетие в Китае были достигнуты два важных результата (прорыва) в области селекции риса. Первым прорывом стало выведение полукарликового сорта риса в 1960-х годах, что повысило урожайность риса более чем на 20%; вторым – выведение гибридных сортов риса в 1970-х годах: первый сорт – с трехлинейной стерильностью и второй – с цитоплазматической мужской стерильностью. Это привело к еще одному значительному увеличению средней урожайности риса на 20% (Rao et al., 2014). Необходимо также упомянуть важную веху в истории изучения риса: проведенное в 2005 г. полногеномное секвенирование сорта ‘Nipponbare’ (International Rice Genome Sequencing Project, Sasaki, 2005). С тех пор геном ‘Nipponbare’ стал референсным при изучении и сравнитель-



Рис. 1. Размеры посевных площадей риса в 2021 г. в России с указанием места произрастания на основе данных Федеральной службы государственной статистики (http://rosstat.gov.ru/shmp/2021)

Fig. 1. Rice acreage in 2021 in Russia, with regions of rice cultivation, based on the data provided by the Federal State Statistics Service (http://rosstat.gov.ru/shmp/2021)

ном анализе многих других линий и сортов риса (Matsumoto et al., 2016).

В ходе полевых испытаний в 2004–2006 гг. в Южно-Китайском сельскохозяйственном университете (Гуандун, Китай) были выращены линии с одним замещенным сегментом хромосом 1, 3, 6, 7 и 8 (SSSLs), содержащие ген длины зерна *GS3* и другие хозяйственно полезные признаки (включая гены *Wx* и *perfume*). Данное исследование проводилось на сорте риса 'Huajingxian74' (HJX74), subsp. *indica* Shig. Kato. В дальнейшем на этом же сорте проводили пирамидирование генов с целью изучения возможности селекции длиннозерного риса. Измерение длины зерен показало, что все пирамидальные линии обладают характеристиками длиннозерности, что улучшило качество сорта 'Huajingxian74' (Yang T. et al., 2010).

Важным качеством культуры является устойчивость к болезням и вредителям. В 2013 г. посредством прямого, а затем обратного скрещивания сортов риса и использования молекулярных маркеров из растений-доноров GL77 и GL84 был внедрен локус устойчивости qSI4 к белошейке (WBPH, *Sogatella furcifera* Horváth) в растения-реципиенты Minghui 86, Hang 1 и Shuhui 527. В дальнейшем были получены три улучшенные линии R38, R46 и R58, обладающие устойчивостью к WBPH и хорошими агрономическими характеристиками (Zhang J. et al., 2013).

Подверженность абиотическому стрессу является важным фактором, который может снижать устойчивость культур. Таким стрессом может быть как влияние погодных условий и состояния почвы, так и антропогенный фактор. В частности, важное качество для селекции риса – солеустойчивость. M.S. Alam et al. (2022) нокаутировали ген *OsbHLH024* при помощи технологии CRISPR/Cas9. У мутантов наблюдалась повышенная экспрессия генов – переносчиков ионов (*OsHKT1;3*, *OsHAK7* и *OsSOS1*) в побегах при воздействии солевого стресса. Эти результаты подразумевают, что *OsbHLH024* может играть роль негативного регулятора солевого стресса (Alam et al., 2022). Помимо перечисленных характеристик, не менее важными для потребителя являются биохимические свойства риса. Одной из биохимических характеристик является эффективность фотосинтеза. Целью селекции риса с высокой эффективностью фотосинтеза является изучение потенциала скорости фотосинтеза в одном листе. Рис относят к растениям типа фотосинтеза C_3. Считается, что растения типа C_4 обладают более высокой эффективностью фотосинтеза, чем C_3-растения, за счет более низкого уровня фотореспирации. В своих исследованиях L. He et al. (2005) изучили трансгенный рис с геном фосфоенолпируваткарбоксилазы кукурузы (PEPCase). Фосфоенолпируваткарбоксилаза (PEPCase) является ключевым ферментом для фиксации CO_2 в растениях типа C_4 (Rao et al., 2014). Результаты изучения показали, что активность фосфоенолпируваткарбоксилазы и скорость фотосинтеза (Pn) трансгенного риса увеличивались по сравнению с нетрансформированным рисом на протяжении всего онтогенеза (He L. et al., 2005).

Фотосинтетическая активность влияет на все обменные процессы в клетках растений. В свою очередь, гены, участвующие в фотосинтезе, регулируются дифференци-

ально экспрессируемыми генами, связанными с циркадными ритмами. Анализ регуляторной сети показал, что связанные с циркадными ритмами RDG-гены (дифференциально экспрессируемые гены) являются ключевыми компонентами как в дневную, так и в ночную фазу фотосинтеза и широко регулируют нижестоящие гены, участвующие не только в фотосинтезе, но и в синтезе крахмала, передаче сигналов растительных гормонов и других путях, что способствует силе роста и высокой урожайности супергибридного риса (Li Y. et al., 2021).

Таким образом, всестороннее изучение свойств риса с помощью редактирования генома помогает понять механизмы развития растений и реакций на окружающую среду. Это открывает возможность изменения свойств генов по интересующим нас параметрам, создавая альтернативные пути реакции на стресс, процессы жизнедеятельности и этапы онтогенеза.

Семейство генов GATA и их роль в регуляции роста и развития растений

У живых организмов существуют генетически обусловленные пути развития и реакции на стресс, которые кодируются генетическим материалом, характерным для всех представителей биоты: ДНК, кодирующей экспрессию генов в ответ на условия окружающей среды. Реакция организмов характеризуется двумя типами регуляции экспрессии генов: позитивной и негативной. Важным звеном сигнальных цепей, начинающихся с восприятия информации из окружающей среды и заканчивающихся реакцией (экспрессией генов), являются транскрипционные факторы. Малая подвижность растений, обусловленная их прикрепленным положением, требует более эффективно регулируемой экспрессии генов, чтобы проявлять устойчивость к биотическим, абиотическим и антропогенным факторам среды. Реакция на стресс определяется выработкой фитогормонов, которая регулируется различными транскрипционными факторами, участвующими в экспрессии генов путем специфического связывания с промоторными/энхансерными последовательностями гена (Gupta et al., 2017).

GATA-факторы влияют на выработку фитогормонов и опосредуют реакцию на стресс (Hudson et al., 2013; Zhang Y.J. et al., 2018; Zhang H. et al., 2021). Факторы GATA представляют собой эволюционно стабильные белки, которые регулируют активность генов. Их название происходит от характерной последовательности ДНК, с которой они взаимодействуют: W-GATA-R. В качестве «W» могут выступать тимидин или аденозин, в то время как в качестве «R» можно увидеть гуанидин или аденозин. Все GATA-факторы имеют особый участок, называемый «цинковый палец» типа IV. Этот участок состоит из последовательности аминокислот C-X_2-C-X_{17-20}-C-X_2-C, где C – цистеин, X – любая другая аминокислота. После «цинкового пальца» следует участок, богатый положительно заряженными аминокислотами. «Цинковый палец» обеспечивает гидрофобное взаимодействие с ДНК, а богатый положительно заряженными аминокислотами участок связывается с отрицательно заряженным фосфатным остовом ДНК. В то время как все GATA арабидопсиса имеют только один ДНК-связывающий домен, несколько факторов транскрипции GATA риса, подобно их аналогам животного происхождения, содержат более одного «цинкового пальца» (Reyes et al., 2004). На данный момент имеются данные о GATA-факторах животных, дрожжей, грибов и растений. Известно, что семейства GATA животных и дрожжей невелики в сравнении с геномом покрытосеменных (Schwechheimer et al., 2022).

Y. Feng et al. (2023) идентифицировали продукт гена *GATA24* как один из ключевых ТФ в регуляции азот-чувствительных генов в листьях табака (*Nicotiana tabacum* L.). А у *Medicago truncatula* Gaertn. были идентифицированы два фактора транскрипции GATA: MtHAN1 и MtHAN2, которые экспрессируются в корнях и побегах, включая кончик корня и верхушку клубенька, что показывает роль GATA-факторов в росте и развитии растения, а также было продемонстрировано, что у двойных мутантов *mthan1* и *mthan2* образуется в два раза больше клубеньков, чем у дикого типа (Xu et al., 2021).

Семейство GATA-факторов подразделяют на четыре основных класса (класс A – класс D) и на семь подсемейств (Gupta et al., 2017). Принадлежность к определенному классу характеризуется особенностями структуры домена «цинковых пальцев», который присутствует у всех представителей семейства. Также GATA-факторы могут иметь дополнительные домены, что и взято в основу их подразделения на подсемейства (Gupta et al., 2017). В различных литературных источниках характеристика классов и подсемейств часто дается в смешанном виде. В таблице указаны характеристики известных на данный момент OsGATA-факторов риса: принадлежность к подсемействам, классам и их характерные особенности.

Характеристика классов и подсемейств дает более широкое понимание структурных особенностей как генов, так и ТФ, которые они кодируют. На рисунке 2 представлены схемы строения GATA-факторов (Gupta et al., 2017).

У растений мотивы ДНК GATA участвуют в светозависимом и нитрат-зависимом контроле транскрипции ДНК-РНК (Reyes et al., 2004). Исследования факторов GATA растений за последние 10–15 лет значительно улучшили понимание консервативных факторов транскрипции этого семейства (Gupta et al., 2017). Тем не менее большинство исследований сосредоточены на GATA-факторах арабидопсиса, в то время как данных о функциях GATA-факторов риса значительно меньше (Schwechheimer et al., 2022).

В приведенном ниже списке охарактеризованы известные функции всех ТФ OsGATA.

Класс A.

Класс A включает в себя подсемейства I, III и V.

Гены *OsGATA6* и *OsGATA1* являются дуплицированными, имеют схожую структуру. *OsGATA1* влияет на уменьшение/ускорение периода «цветение» посредством негативной регуляции экспрессии генов, положительно регулирует развитие метелки и влияет на размер зерна (RAP-DB, https://rapdb.dna.affrc.go.jp/), может действовать как медиатор передачи сигналов и ответа на абиотический стресс (Gupta et al., 2017). Согласно информации в базе данных RAP-DB (https://rapdb.dna.affrc.go.jp/), P. Gupta et al. (2017) картировали ген *OsGATA1* на 1-й хромосоме, а ген *OsGATA6* – на 5-й. В дальнейшем C. Schwechheimer et al. (2022) подтвердили расположение генов *OsGATA1* и *OsGATA6* на 1-й и 5-й хромосомах соответственно. В 2022 г. Y. J. Zhang et al идентифицировали ген *OsGATA6*, продукт которого регулирует сроки созревания. Сверхэкспрессия *OsGATA6* привела к задержке цветения, увеличению количества зерен и уменьшению размера зерен. Исследования, проведенные с использованием искусственной микроРНК (amiRNA) и технологии CRISPR для нокаута *OsGATA6*, показали, что подавление экспрес-

Таблица. Классификация транскрипционных факторов OsGATA по классам и подсемействам*

Table. Classification of OsGATA transcription factors into classes and subfamilies*

GATA-фактор (ID транскрипта)	Подсемейство	Характерные особенности ТФ подсемейства	Класс	Характерные особенности генов, кодирующих класс факторов транскрипции
OsGATA27 (в используемой базе данных RAP-DB нет ID транскрипта)	III	Представители подсемейства содержат расположенный на N-конце домен GATA. Кодирующие гены без интронов (Gupta et al., 2017).	A	Кодирующие гены *OsGATA* содержат от одного до трех экзонов и кодируют белки, несущие больше одного цинкового пальца GATA-типа с 18 аминокислотными остатками в петле ($CX_2CX_{18}CX_2C$), с двумя белками-исключениями: OsGATA25 ближе к N-концу молекулы имеет деградировавший цинковый палец конфигурации $CX_2CX_{16}CX_2C$ помимо стандартной, а OsGATA24 – неполную последовательность третьего по счету от N-конца цинкового пальца.
OsGATA28 (Os11t0187200-01)				
OsGATA24 (Os10t0458800-00)	V	OsGATA26 содержит два мотива цинкового пальца, а OsGATA24 – три целых и одну укороченную петлю цинкового пальца в кодируемых ими белках (Gupta et al., 2017).		
OsGATA26 (Os12t0168800-01)				
OsGATA4 (Os03t0145200-01)	I	Все эти белки GATA несут единственный домен GATA на С-концевом участке. Среди них OsGATA1, OsGATA3, OsGATA6, OsGATA7 и OsGATA25 наиболее гомологичны в домене GATA (Gupta et al., 2017).		
OsGATA3 (Os02t0806300-01)				
OsGATA5 (Os04t0539500-01 Os04t0539500-02)				
OsGATA2 (Os02t0645600-01)				
OsGATA7 (Os10t0557600-01)				
OsGATA25 (Os12t0624900-01)				
OsGATA6 (Os05t0520300-00)				
OsGATA1 (Os01t0745700-01) (Os01t0745700-02)				

Таблица. Продолжение
Table. Continued

GATA-фактор (ID транскрипта)	Подсемейство	Характерные особенности ТФ подсемейства	Класс	Характерные особенности генов, кодирующих класс факторов транскрипции
OsGATA9 (Os01t0662800-00)	II	Содержат высококонсервативный домен HAN на N-конце цинкового пальца и названный в честь его присутствия в регуляторе развития цветков HANABA TARANU (AtHAN) (Zhao et al., 2004, Zhang H. et al., 2021).	B	В основном у генов два или три экзона (у *GATA13* – 5 экзонов). Домен, связывающий GATA, расположен в центре, а последовательность ДНК, кодирующая один цинковый палец, разделена между двумя экзонами интронной последовательностью. Белки содержат 18 аминокислотных остатков в петле цинкового пальца.
OsNL/OsGATA15 (Os05t0578900-01)				
OsGATA14 (Os05t0567900-00)				
OsGATA16 (Os06t0571800-01) (Os06t0571800-02) (Os06t0571800-03)		Содержат высококонсервативный домен LLM на С-терминале (Zhang H. et al., 2021). Домен LLM получил свое название из-за сохранения лейцин-лейцин-метионина на С-концах белков (Richter et al., 2010).		
OsGATA11/ CGA1 (Os02t0220400-01)				
OsGATA12 (Os03t0831200-01) (Os03t0831200-02)				
OsGATA13 (Os05t0155400-01)				
OsGATA8 (Os01t0343300-01)				
OsGATA10 (Os01t0976800-01)				

Таблица. Окончание
Table. The end

GATA-фактор (ID транскрипта)	Подсемейство	Характерные особенности ТФ подсемейства	Класс	Характерные особенности генов, кодирующих класс факторов транскрипции
OsGATA23 (Os07t0615900-01) (Os07t0615900-02)	VII	Помимо GATA-связывающего домена, имеют домены FAR1 и PMZ, обнаруженные в ряде транспозаз семейства транспозонов MULE (Lisch et al., 2001). Обнаружены домены FHY3 и SWIM. FHY3 и его гомолог FAR1 являются факторами транскрипции, производными транспозаз, необходимыми для световой передачи сигналов, опосредованных фитохромом A. FHY3 и FAR1 также играют различные регулирующие роли в росте и развитии растений: период покоя и прорастания семян, старение, образование хлоропластов, ветвление, «цветение» и развитие меристемы (Zheng Y. et al., 2023). SWIM-домен принимает участие в иммунной устойчивости растений (в том числе риса) в ответ на патогены (Fu et al., 2022).	C	Гены имеют от 4 до 8 экзонов. Кодируют крупные белки с 20 аминокислотными остатками в петле цинкового пальца ($CX_2CX_{20}CX_2C$).
OsGATA22 (Os03t0181600-01) (Os03t0181600-02)				
OsGATA20 (Os06t0698900-01)	VI	Белки имеют консервативные домены CCT и TIFY. CCT располагается в средней области белка. Считается, что он опосредует белок-белковые взаимодействия. Гены семейства *CONSTANS* (*CCT*) играют важную роль в регулировании сроков созревания, что оказывает большое влияние на региональную и сезонную адаптацию риса (Fan et al., 2023). Домен TIFY находится на N-конце белка. Семейство TIFY – это новое семейство генов, специфичных для растений, участвующих в регуляции разнообразных биологических процессов, специфичных для растений, таких как развитие и реакции на фитогормоны. Семейство OsTIFY (в рисе) может играть важную роль в ответе на абиотические стрессы. Избыточная экспрессия *OsTIFY11a*, одного из генов, индуцируемых стрессом, привела к значительному повышению толерантности к солевому стрессу и обезвоживанию (Ye et al., 2009).		
OsGATA17 (Os02t0148500-01)				
OsGATA18 (Os03t0684000-01)				
OsGATA19 (Os03t0734900-00)				
OsGATA21 (Os04t0544500-01)	IV	Домен GATA расположен на самом крае N-конца.	D	Ген имеет 6 экзонов и 5 интронов. Кодирует небольшие белки с 18 аминокислотными остатками в петле цинкового пальца ($CX_2CX_{18}CX_2C$), расположенного на N-конце пептида.

Примечание: * – при подготовке таблицы использовались базы данных по аннотированию генома риса RAP-DB (https://rapdb.dna.affrc.go.jp/), Phytozome 13 (https://phytozome-next.jgi.doe.gov/), NCBI (https://www.ncbi.nlm.nih.gov/) и Oryzabase (https://shigen.nig.ac.jp/rice/oryzabase/); в скобках приведены идентификационные номера транскриптов, у некоторых генов их несколько ввиду наличия альтернативных форм транскриптов

Note: * – the following rice genome annotation databases were used for preparing the table: RAP-DB (https://rapdb.dna.affrc.go.jp/), Phytozome 13 (https://phytozome-next.jgi.doe.gov/), NCBI (https://www.ncbi.nlm.nih.gov/), and Oryzabase (https://shigen.nig.ac.jp/rice/oryzabase/); transcript identification numbers are shown in parentheses, while some genes have several of those due to the presence of alternative transcript forms

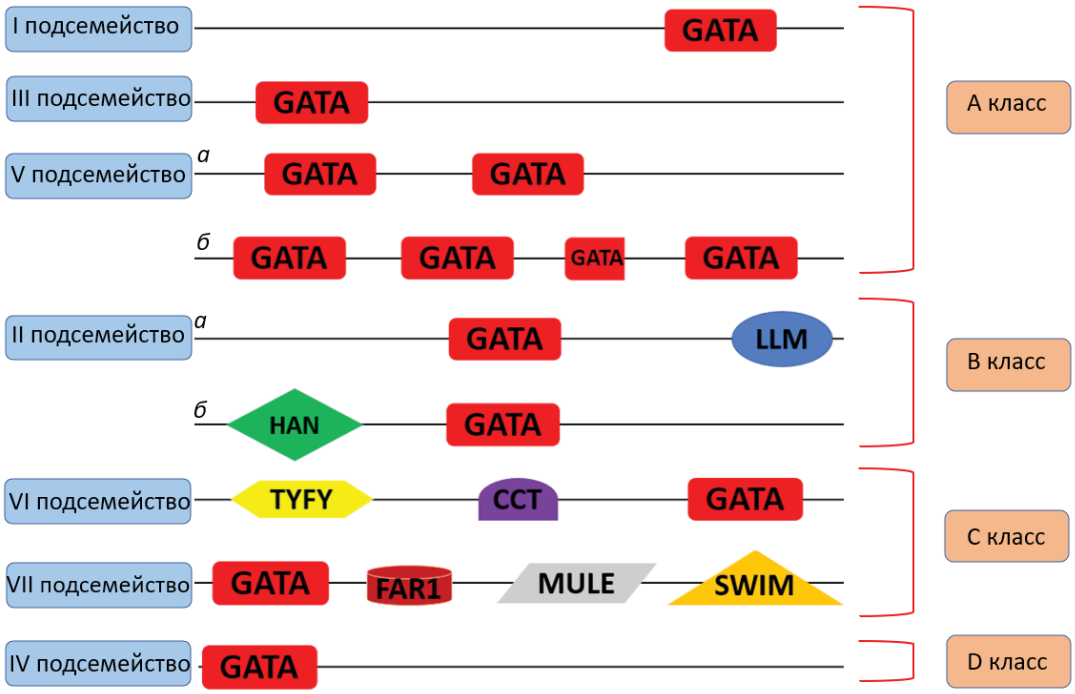


Рис. 2. Схематическое представление консервативных доменов семейства OsGATA с указанием классов и подсемейств на основе данных P. Gupta et al. (2017)

Fig. 2. Schematic presentation of the conservative domains within the OsGATA family, indicating classes and subfamilies, based on the data obtained by P. Gupta et al. (2017)

сии гена *OsGATA6* приводит к более раннему колошению, меньшему количеству зерен и увеличению их размера. Эти результаты указывают на то, что транскрипционный фактор OsGATA6 играет ключевую роль в регуляции времени цветения, развития метелки и размера зерна (Zhang Y.J. et al., 2022).

OsGATA7 связан с опосредованной брассиностероидами (BR) регуляцией роста, развитием метелок и формы/количества/массы/урожайности зерен (Zhang Y.J. et al., 2018). В исследовании авторы сконструировали трансгенные линии, используя микроРНК (AM-линии) для подавления экспрессии гена *OsGATA7* в рисе WYJ7 subsp. *japonica*. Линии AM имели уменьшенную высоту и меньший угол наклон листьев, а также укороченный стебель, уменьшенное количество и массу зерен. Также были сконструированы линии с нокаутированными посредством CRISPR/Cas9-генами *OsGATA7* в WYJ7 (CRI-линии). Результаты секвенирования показали, что две линии CRI (CRI7-1 и CRI7-5) имели мутации и кодировали стоп-кодон в экзонах. Линии CRI демонстрировали уменьшенную высоту в сравнении с диким типом (более значительно, чем линии AM) и имели меньший угол наклона листьев, что делает растения более компактными, увеличивая стойкость к полеганию и плотность посадки. Оказалось, что структура и количество/масса зерен у линий AM и CRI такие же, как у мутантов, нечувствительных к брассиностероидам (BR). Именно по совокупности таких признаков, как морфология, количество ветвей/зерен, масса зерна, чувствительность к BR и экспрессия BR-регулируемого гена, предполагалось, что ген *OsGATA7* участвует в BR-опосредованной регуляции роста растений, что и было доказано в исследовании Y. J. Zhang et al. (2018). Необходимо подчеркнуть, что в сравнении с использованием микроРНК метод нокаута гена CRISPR-Cas9 показывает более эффективные результаты в подавлении экспрессии генов.

В 2017 г. P. Gupta с соавторами провели эксперимент, в котором исследовали экспрессию генов *OsGATA* в контрастных генотипах риса – IR64 (солечувствительный) и Pokkali (солеустойчивый). Анализ выявил экспрессию генов в ответ на стресс. Было замечено, что засуха и ABA (абсцизовая кислота) модулируют экспрессию набора генов, который включал *OsGATA4*; наблюдались активная экспрессия гена *OsGATA25* в ответ на засоление и ABA и менее активный ответ на засуху, а также активация экспрессии гена *OsGATA5* в ответ на засоление, засуху и ABA, а ген *OsGATA3* активно экспрессировался в ответ на ABA (Gupta et al., 2017).

Экспрессия транскрипта OsGATA2a, сплайсинговой вариации OsGATA2, не изменялась при засолении, засухе или воздействии ABA. В то же время экспрессия транскрипта OsGATA2b индуцировалась в ответ на засоление, засуху и сигнал от ABA (Gupta et al., 2017).

Три домена OsGATA24 (OsGATA24_1, OsGATA24_2 и OsGATA24_3) были выровнены вместе с другими доменами GATA. Анализ выровненных белковых последовательностей показал, что помимо консервативных остатков Cys в Cys-1, Cys-4, Cys-25 и Cys-28 в петле «цинкового пальца», несколько аминокислотных остатков между Cys-4 и Cys-28 также консервативны. Остатки Thr-11, Pro-12, Gly-17, Pro-18, Lys-24, Asn-26 и Ala-27 способствуют образованию α-спирали в петле цинкового пальца; предполагается их роль в поддержании структурной целостности домена (Gupta et al., 2017).

Дополнительные домены GATA, присутствующие в OsGATA26, вероятно, регулируют его роль в передаче сигналов абиотического стресса (Gupta et al., 2017).

OsGATA28 регулирует сроки цветения, высоту растения и длину метелки (согласно RAP-DB, https://rapdb.dna.affrc.go.jp/). K. Yano et al. (2016) проводили анализ гаплотипов локуса *LOC_Os11g08410* (согласно базе данных RAP-DB, этот локус кодирует ген *OsGATA28*). В исследовании

участвовали три гаплотипа: A, B и C. 'Nipponbare', референсный сорт, нес гаплотип A. При анализе структуры экзонов выяснилось, что гаплотипы B и C содержали один и десять полиморфизмов соответственно. В последующем сорта, несущие гаплотип C, показали более позднюю дату колошения, а сами растения были выше и имели большую длину метелки, чем растения, несущие гаплотип A или гаплотип B.

В настоящее время не изучена функция гена *OsGATA27*. При сравнении эволюционных ветвей генов *GATA* арабидопсиса и риса на общем филогенетическом древе ген *OsGATA27* появляется как независимая клада, не связанная ни с одной последовательностью арабидопсиса (Reyes et al., 2004). AtGATA27 относится к классу D, и нет никакой информации о биологической или биохимической роли GATA из этого небольшого класса, но примечательно, что после моделирования D-GATA арабидопсиса или риса ни одна из моделей не предсказала типичного цинкового пальца, состоящего из α-спирали и антипараллельного β-листа у белков. Таким образом, у гена *AtGATA27*, возможно, появилась новая структура и, соответственно, новая функция (Schwechheimer et al., 2022).

Класс B.

Этот класс считается наиболее изученным, включает в себя подсемейство II.

В исследовании 2018 г. гистологический анализ показал, что длина эпидермальных клеток и количество продольных прожилок были уменьшены во флаговом листе мутанта *snfl1/osgata15*. Из этого можно сделать вывод, что OsNL/OsGATA15 регулирует органогенез и развитие листьев (He P. et al., 2018). В 2009 г. L. Wang et al. (2009) показали участие ТФ OsGATA15 в регуляции экспрессии генов *Hd3a* и *OsMADS1*, регулирующих сроки цветения.

OsGATA16 действует как позитивный регулятор устойчивости к холоду, подавляя связанные с реакцией на низкие температуры гены, такие как *OsWRKY45-1*, *OsSRFP1*, *OsCYL4* и *OsMYB30* (Zhang H. et al., 2021), а также позитивно регулирует биосинтез хлорофилла и развитие хлоропластов (Lim et al., 2024).

D. Hudson с соавторами показали, что сверхэкспрессия гена *OsGATA11/CGA1* приводит к появлению темно-зеленых полукарликовых растений с уменьшенным кущением, тогда как подавление РНК-интерференции приводит к снижению содержания хлорофилла и усилению кущения. Конститутивная сверхэкспрессия способствует как созреванию хлоропластов, так и увеличению производства крахмала, однако также вызывает замедление старения и уменьшение наполненности зерна (Hudson et al., 2013).

Похожие результаты получили G. Lu et al. (2017), исследуя ген *OsGATA12*. Авторы выявили, что сверхэкспрессия этого гена регулирует содержание хлорофилла, задерживает старение растений и повышает урожайность риса при высокой плотности посадки.

Было замечено, что засуха и ABA модулируют экспрессию набора генов, который включал *OsGATA8a* (сплайсинговый вариант *OsGATA8*), повышая их экспрессию более чем в 100 раз (Gupta et al., 2017). Ген является регулятором различных клеточных процессов, включая содержание K + / Na +, эффективность фотосинтеза, относительное содержание воды, соотношение Fv / Fm – plant stress measurement (соотношение, измеряющее флуоресценцию хлорофилла, где Fv – переменная флуоресценция, а Fm – максимальная флуоресценция) и стабильность к субклеточным органеллам, а также способствовал поддержанию урожайности в условиях стресса, которая была на ~ 46% выше у растений со сверхэкспрессией по сравнению с диким типом. OsGATA8 влияет на эти эффекты, регулируя экспрессию ключевых генов, участвующих в стрессоустойчивости, поглощении активных форм кислорода и биосинтезе хлорофилла (Nutan et al., 2020).

J. Jin et al. (2020) идентифицировали *GATA10*, регулирующий экспрессию гена *UbL40*. Нокаут гена *OsGATA10* привел к низкой экспрессии UbL40 и тенденции к мужской фертильности и подтвердил, что ТФ GATA10 регулирует образование фертильности через модуляцию *UbL40*. Ген *OsGATA10* может действовать как медиатор передачи сигналов и ответа на абиотический стресс (Gupta et al., 2017).

Точной информации про функции гена *OsGATA13* нет, однако известно, что дополнительный домен LLM, присутствующий у представителей подсемейства II, к которому относится данный ген, был хорошо изучен и идентифицирован как функциональный компонент роста растений у арабидопсиса, томата, коротконожки и ячменя (Behringer et al., 2014). Он участвует в регуляции различных физиологических, а также структурных переходов в растениях, таких как прорастание, удлинение гипокотиля, развитие эмбриона, цветка и старение (Behringer et al., 2014; Behringer, Schwechheimer, 2015).

Известно небольшое количество работ по исследованию гена *OsGATA14*, однако предполагается, что домен HAN может влиять на органогенез, накопление хлорофилла и развития зародыша. Мутанты со сверхэкспрессией HAN и HANL2 имеют разные фенотипы: например, они накапливают меньше хлорофилла, чем дикий тип, и имеют нормальную длину гипокотиля (Behringer et al., 2014). Ортологи генов *OsGATA14* и *OsGATA9* у арабидопсиса *AtHANL1*, *AtHANL2*, *AtHAN*, *AtGATA29*, *AtGNC* и *AtGNL* комплексно регулируют границы роста цветков и развитие органов (Schwechheimer et al., 2022).

Класс C.

Класс C характеризуется ТФ, чья экспрессия связана с множественными стрессами, и включает в себя подсемейства VI и VII.

Так, гены *OsGATA17*, *OsGATA18*, *OsGATA19*, *OsGATA20*, *OsGATA22* и *OsGATA23* реагируют на засоление, засуху и сигналы от ABA активной экспрессией. OsGATA23a, сплайсинговый вариант OsGATA23, экспрессируется при засолении, засухе, сигнале от ABA, в то время как экспрессия OsGATA23b была низкой при засолении, засухе и ABA-стрессе (Gupta et al., 2017).

Класс D.

Класс D включает в себя подсемейство IV и характеризуется лишь одним представителем – OsGATA21. Было замечено, что засуха и ABA модулируют экспрессию набора генов, который включал *OsGATA21b*, повышая экспрессию более чем в 35 раз при воздействии засухи и ABA (Gupta et al., 2017).

Таким образом, у большинства генов семейства *OsGATA* риса изучены функции и уже доказана роль GATA-факторов в развитии растения, его органов, влияние на архитектонику и метаболические пути регуляции, а также реакции организма на абиотический стресс. В GATA-факторах имеются доменные структуры, которые могут быть участниками регуляции циркадных ритмов (Behringer et al., 2014; Behringer, Schwechheimer, 2015; Zhang Y.J. et al., 2022). Хотя четких доказательств участия GATA риса в реакции растения на свет пока не установлено, анализ доменов OsGATA22 и OsGATA23 указывает на то, что домен FAR1, присутствующий в OsGATA22

и OsGATA23, может быть важным компонентом фитохромной сигнализации и циркадных часов (Gupta et al., 2017). У высших растений белки с доменами FAR1 и SWIM участвуют в передаче сигналов фитохромами. Это позволяет предположить, что GATA-факторы, имеющие вспомогательные домены, такие как FAR1, SWIM и MULE-домен, могут играть роль в светозависимой передаче сигналов у растений (Gupta et al., 2017; Schwechheimer et al., 2022; Zheng Y. et al., 2023).

Роль циркадных ритмов в жизненном цикле *Oryza sativa* L.

Время цветения является ключевым адаптивным признаком, который позволяет растениям синхронизировать размножение с наступлением наиболее благоприятных условий окружающей среды. Циркадные ритмы регулируют цветение растений таким образом, что оно наступает в период, наиболее благоприятный для завершения жизненного цикла растения. Понимание роли циркадных ритмов растений позволяет селекционерам повышать урожайность сельскохозяйственных культур для обеспечения продовольственной безопасности (Shen et al., 2015). Графически сезонные изменения продолжительности дня (фотопериод) представлены синусоидальной кривой, амплитуда которой меняется в зависимости от широты, но в одном и том же месте неизменна из года в год (рис. 3). Таким образом, изменения фотопериода обеспечивают очень стабильные и измеримые параметры для исследования связи размножения растений с определенным временем года, а виды растений можно классифицировать в соответствии с фотопериодическим режимом, необходимым для стимулирования цветения. Растения короткого дня цветут, когда продолжительность дня снижается до 8–10 часов, растения длинного дня цветут, когда продолжительность дня превышает 12 часов, а цветение растений с нейтральным режимом дня не зависит от длины светового дня (Izawa, 2007; Sun C. et al., 2022; Vicentini et al., 2023).

Сигнальные пути циркадного ритма влияют на физиологические процессы растений. Фотосинтез, освещение, температура и дыхание являются основными периодическими изменениями, которые влияют на циркадный ритм растений. В этом явлении участвуют различные белки, и сами растения обладают эндогенным центральным генератором колебаний, который регулирует многие аспекты циркадного ритма (McWatters et al., 2001; Paajanen et al., 2021; Sun C. et al., 2022).

Рис – это растение короткого дня, которое цветет раньше, если продолжительность светового дня составляет менее 13,5 часов. Продолжительность дня изменяет сроки цветения. Исследования гибридов риса продемонстрировали повышенную фотосинтетическую и метаболическую активность, связанную с измененной экспрессией регуляторов циркадных часов (Shen et al., 2015). Y. Zhang с соавторами в 2023 г. идентифицировали значительное количество ТФ, которые были ритмично связаны с хроматином и управляли экспрессией генов риса зависимым от времени образом. Дальнейшее картирование сетей регуляции транскрипции выявило значительную корреляцию между основными генами часов и факторами транскрипции, участвующими в передаче сигналов светом/температурой (Zhang Y. et al., 2023).

В 2020 г. B. Usman с соавторами нокаутировали ген *OsPYL9* с помощью CRISPR/Cas9. Большинство DEP (дифференциально экспрессируемых белков), чья экспрессия связана с циркадными ритмами, засушливостью среды и образованием активных форм кислорода, были активированы у мутантных растений в сравнении с немутантным контролем. Часто наблюдается взаимосвязь регуляторных сетей циркадных ритмов с реакцией на абиотический стресс. Экспрессия генов, отвечающих за циркадные ритмы, у засухоустойчивых растений риса связана с экспрессией генов, реагирующих на стресс. В данном случае возможно существование единой регуляторной сети, в которой происходит косвенное или прямое влияние на экспрессию определенных генов и реакцию организма на водный стресс в разное время суток. Этот механизм играет важную роль в адаптивности растений и эффективности выращивания риса в засушливых условиях. Предположения о взаимном влиянии экспрессии генов циркадных часов риса и генов, реагирующих на стресс, важны для выбора сортов фермерами и имеют существенные преимущества для селекционеров при выведении новых и более качественных сортов с использованием современных технологий (Usman et al., 2020a).

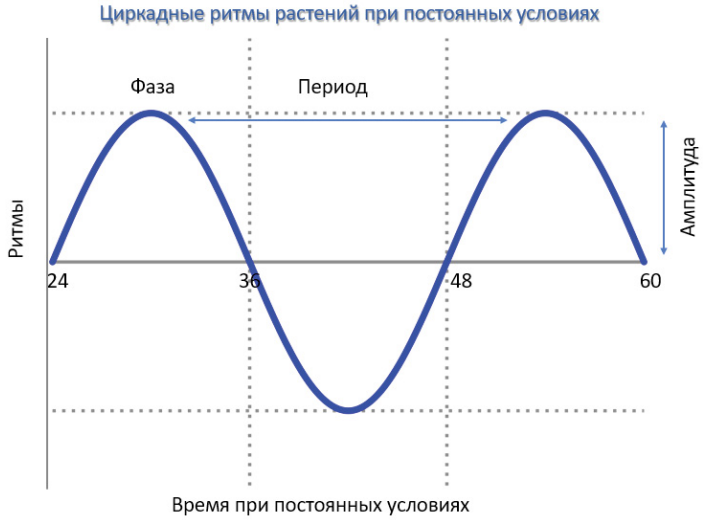


Рис. 3. График циркадных ритмов растений при постоянных условиях (по: P. Paajanen et al., 2021)
Fig. 3. Graph of circadian rhythms in plants under constant conditions (from P. Paajanen et al., 2021)

Таким образом, воздействуя на циркадные ритмы растений, можно повлиять и на другие регуляторные метаболические пути растения, что делает изучение генов, связанных с циркадными ритмами, актуальным и значимым.

В этой связи редактирование генов, кодирующих ТФ GATA, является интересным направлением для получения новых ценных линий сельскохозяйственных растений с повышенной урожайностью и устойчивостью к климатическим факторам среды.

Технология CRISPR/Cas9, ее механизм и перспективы применения

Влияние на характеристики растения посредством воздействия на гены может помочь в определении функции генов и селекции устойчивых и более урожайных сортов риса. Редактирование генома (genome editing, в дальнейшем – GE) может создавать прогнозируемые и наследуемые мутации. Использование геномного редактирования для улучшения сельскохозяйственных культур может значительно ускорить процесс получения желаемых признаков и значительно сэкономить рабочую силу и другие затраты (Lee et al., 2021; Liu Q. et al., 2021; Alam et al., 2022; Ukhatova et al., 2023).

GE-опосредованные модификации ДНК включают делеции, вставки и замену – однонуклеотидную (SNP) и многонуклеотидную. В механизме делеции нуклеотидов участвуют сайт-направленные нуклеазы (SDN). Большинство SDN связываются с матричной ДНК для получения двухцепочечного разрыва (DSB). Система эндогенной репарации растений автоматически фиксирует разрывы с помощью двух основных вариантов восстановления повреждений ДНК: негомологичного восстановления связи (NHEJ) и гомологично направленной рекомбинации (HDR). Расщепление, восстановленное способом NHEJ, обычно приводит к коротким вставкам или выпадениям нуклеотидов, что ведет к нулевым мутациям (нокауту гена) или потере функции продукта гена (Liu M. et al., 2019; Swinnen et al., 2020). Однако когда имеется матрица ДНК, может запускаться HDR, что подразумевает вставку фрагмента ДНК в целевую область генома (Wyman, Kanaar, 2006; Sun Y. et al., 2016).

Одним из самых известных и часто используемых методов редактирования генов на данный момент является технология CRISPR/Cas. CRISPR был впервые найден у *Escherichia coli* M. в 1987 г. и охарактеризован как иммунный ответ бактерий для борьбы с проникновением вирусной и плазмидной ДНК (Ishino et al., 1987). Кластеризованные короткие палиндромные повторы с постоянным чередованием (CRISPR)/CRISPR-ассоциированные системы (Cas) обуславливают адаптивный иммунитет бактерий и архей против вирусов и плазмид за счет присутствия РНК CRISPR (crRNAs), которые ограничивают проникновение нуклеиновых кислот. В 2012 г. M. Jinek с соавторами показали, что зрелая crRNA, связанная по основанию с трансактивирующей crRNA (tracrRNA), образует дуплекс РНК, которая направляет CRISPR-ассоциированный белок *Streptococcus pyogenes* Cas9 (SpyCas9) создавать двухцепочечные разрывы (ds) в ДНК-мишени. В дальнейшем выяснилось, что эта структура, состоящая из двух РНК, может быть заменена единственной направляющей РНК – sgRNA (Jinek et al., 2012). Направляющая sgRNA состоит из CRISPR-РНК (crRNA) и трансактивирующей crRNA (tracrRNA). TracrRNA образует пары оснований с повторением пре-crRNA, формируя двойную РНК, которую расщепляет РНКаза III в присутствии белка Cas9, таким образом принимая участие в формировании crRNA (Charpentier et al., 2015). CrRNA содержит фрагмент размером около 20 пар нуклеотидов (также известный как спейсер, комплементарный определенному участку генов-мишеней), за которым следует мотив, примыкающий к протоспейсеру (PAM) в целевых генах-мишенях. SgRNA направляет нуклеазу Cas9, которая создает DSBS на ~ 3 пн выше мотива PAM (Jinek et al., 2012; Guo et al., 2022).

У растений редактирование генов на основе CRISPR/Cas9 состоит из нескольких этапов:

1. выбор сайтов-мишеней;
2. конструирование и синтез sgRNA;
3. доставка трансформирующего носителя или рибонуклеопротеина (RNP) в клетки растений;
4. трансформация;
5. скрининг растений с отредактированным геном.

В настоящее время растительный CRISPR/Cas9 и система, созданная на его основе, продемонстрировали различные способности к редактированию генома, такие как вставки, нокаут, подавление экспрессии генов, а также активация экспрессии (Liu Q. et al., 2021).

Возможность использования системы бактериального иммунитета для модификаций геномов позволила облегчить и по-новому взглянуть на редактирование и нокаут генов. По сравнению с другими технологиями GE, система CRISPR/Cas более эффективна и проста для редактирования генома, поскольку специфичность редактирования определяется комплементарностью нуклеотидов направляющей РНК к определенной последовательности без сложной белковой инженерии.

Одним из первых растений, отредактированных по технологии CRISPR/Cas, был рис (Shan et al., 2013; Miao J. et al., 2013; Feng Z. et al., 2013; Jiang et al., 2013). Так, уже в 2013 г. J. Miao с соавторами сконструировали sgRNA и dual-crRNA:tracrRNA для дальнейшего получения мутантов по гену *CAO1* (ген хлорофилл-оксигеназы). Были получены трансгенные растения с бледно-зелеными листовыми пластинками. В дальнейшем эта группа исследователей провела анализ генотипа полученных трансгенных растений с использованием геноспецифичных праймеров. Результат показал, что на секвенограммах наблюдалась либо потеря пика/усиление пика, либо наложение пиков вокруг целевого сайта, который подтвердил мутации в гене *CAO1*. Также в ходе этого исследования было показано, что конструкции sgRNA генерируют направленный мутагенез более эффективно, чем конструкции dual-crRNA:tracrRNA (Miao J. et al., 2013).

Технологию CRISPR/Cas9 используют для изучения, редактирования растений и придания им нужных свойств. В свою очередь, нокаут генов имеет решающее значение для изучения генома, его отдельных участков и их функций. В 2017 г. B. Li с соавторами использовали технологию CRISPR-Cas9 для точного нокаута *SmCPS1*, гена дитерпенсинтазы шалфея (*Salvia miltiorrhiza* Bunge), ответственного за биосинтез основного эффективного компонента таншинона (Li B. et al., 2017). Изменения в содержании и разновидностях вторичных метаболитов между мутантами и дикими типами сравнивали методом ЖХ-МС. Преобладающими таншинонами были таншинон I, таншинон IIA и криптотаншинон, которые полностью отсутствовали у гомозиготных мутантов. Это открытие показало, что *SmCPS1* является ключевым геном пути синтеза таншинона, тем самым открывая путь для последующих исследований пути вторичного мета-

болического синтеза таншинона и крупномасштабного функционального редактирования генома у *S. miltiorrhiza* (Guo et al., 2022).

Более того, технология CRISPR/Cas9 смогла открыть перспективы создания лигноцеллюлозного биотоплива посредством GE ячменя. Сообщалось о снижении содержания лигнина в ячмене за счет CRISPR/Cas9-опосредованного мутагенеза кофейной кислоты О-метилтрансферазы 1 (*HvCOMT1*), гена биосинтеза лигнина, ответственного за образование сирингильной единицы лигнина. У мутанта было на 14% ниже общее содержание лигнина и на 34% выше скорость восстановления ферментируемой глюкозы по сравнению с диким типом (WT). В контролируемых условиях окружающей среды общие показатели роста мутанта *HvCOMT1* были аналогичны мутанту WT, без отчетливых морфологических различий между ними. Таким образом, мутантный ячмень *HvCOMT1* может предложить лигноцеллюлозное сырье улучшенного качества для эффективного производства биотоплива (Lee et al., 2021).

Ю. В. Ухатова с соавторами (Ukhatova et al., 2023) провели анализ имеющихся данных по редактированию с использованием технологии CRISPR/Cas9: за 2017 г. было выпущено 88 статей, в 2019 – 131, а уже на 2023 г. количество статей, описывающих результаты изменения растений с использованием метода CRISPR/Cas9, составило 685. Увеличилось число редактированных генотипов пшеницы (в 3,4 раза), томатов (в 2 раза), риса (в 1,4 раза), сои (в 6 раз), рапса (в 3 раза), винограда (в 3 раза), картофеля (в 2 раза).

Рис изучают в качестве продовольственной культуры, а также модельного однодольного растения. Например, CRISPR/Cas9 использовали для нарушения функции гена *OsSWEET14* путем редактирования соответствующей кодирующей области в геноме сорта ‘Zhonghua 11’ (CR-S14). Помимо придания устойчивости к азиатским штаммам патогенных бактерий *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* (*Xoo*), протестированные трансформированные образцы показали устойчивость ‘Zhonghua 11’ (CR-S14) к африканскому штамму патогенных бактерий AXO1947 *Xoo*. Более того, экспрессия *OsSWEET14* была обнаружена в сосудистых тканях, включая стебель, оболочку листа, листовую пластинку и корень. Нарушение функции гена *OsSWEET14* привело к увеличению высоты растений без снижения урожайности (Zeng et al., 2020).

При анализе исследований, проведенных с 2018 по 2023 г., оказалось, что с помощью технологии CRISPR/Cas было успешно отредактировано более 30 генов риса, что привело к улучшению их хозяйственно ценных признаков (Miao C. et al., 2018; Honma et al., 2020; Khandagale et al., 2020; Usman et al., 2020a, 2020b; Wang G. et al., 2020; Duy et al., 2021; Nurhayati et al., 2021; Zheng S. et al., 2021; Wu et al., 2022; Zegeye et al., 2022; Caddell et al., 2023; Chandra et al., 2023; Huang et al., 2023; Sheng et al., 2023; Yang J. et al., 2023).

Заключение

Таким образом, рис является модельным однодольным растением и референсной зерновой культурой, что делает его одним из наиболее изученных культурных растений. И даже учитывая это, многие молекулярно-генетические механизмы все еще нуждаются в изучении.

Молекулярная селекция риса для получения большей урожайности, высокого качества зерна и хорошей адаптивности к окружающей среде имеет решающее значение для обеспечения продовольственной безопасности быстро растущего населения мира.

Необходимость создания улучшенных сортов культурных растений обуславливает всестороннее изучение влияния факторов окружающей среды и генетических механизмов для поиска подходов к геномному редактированию риса. Перспективным кандидатом для редактирования является механизм внутренней регуляции фотопериодизма.

Фотосинтетическая активность, которая напрямую связана с фотопериодизмом, влияет на все обменные процессы в клетках растений. В свою очередь, гены, участвующие в фотосинтезе, регулируются RDG (дифференциально экспрессируемыми генами, чья активность определяется условиями или типом клеток), связанными с циркадными ритмами. RDG, связанные с циркадными ритмами, участвуют в комплексной регуляции генов сигнальных цепей (синтез крахмала, сигналы фитогормонов, фотосинтез и др.). Эти данные обосновывают актуальность работы с генами, чья экспрессия связана с фотопериодичностью и циркадными ритмами.

На данный момент информации об участии ТФ GATA риса в регуляции циркадных ритмов нет. Однако известно, что семейство ТФ GATA риса имеют мотивы FAR1, SWIM и MULE, которые предположительно связаны с циркадными ритмами и фитохромной сигнализацией, как это было показано у других высших растений (*Arabidopsis thaliana* L.). Это позволяет предположить, что GATA-факторы, имеющие вспомогательные домены, могут играть роль в регулируемой светом передаче сигналов у растений.

Редактирование генома с применением технологии CRISPR/Cas показывает эффективные результаты в создании прогнозируемых и наследуемых мутаций для подавления экспрессии гена посредством нокаута. Эффективность метода подтверждается более чем тридцатью отредактированными генами риса за последние шесть лет, что привело к улучшению хозяйственно ценных признаков сортов.

Редактирование генов, кодирующих ТФ GATA, с целью влияния на регуляцию фотопериодизма и циркадных ритмов с использованием технологии CRISPR/Cas является перспективным направлением для получения новых ценных линий сельскохозяйственных растений, в том числе риса, с повышенной урожайностью и устойчивостью к климатическим факторам среды.

References / Литература

Alam M.S., Kong J., Tao R., Ahmed T., Alamin M., Alotaibi S.S. et al. CRISPR/Cas9 mediated knockout of the OsbHLH024 transcription factor improves salt stress resistance in rice (*Oryza sativa* L.). *Plants (Basel)*. 2022;11(9):1184. DOI: 10.3390/plants11091184

Behringer C., Bastakis E., Ranftl Q.L., Mayer K.F., Schwechheimer C. Functional diversification within the family of B-GATA transcription factors through the leucine-leucine-methionine domain. *Plant Physiology*. 2014;166(1):293-305. DOI: 10.1104/pp.114.246660

Behringer C., Schwechheimer C. B-GATA transcription factors – insights into their structure, regulation, and role in plant development. *Frontiers in Plant Science*. 2015;6:90. DOI: 10.3389/fpls.2015.00090

Biswal A.K., Mangrauthia S.K., Reddy M.R., Yugandhar P. CRISPR mediated genome engineering to develop climate smart rice: Challenges and opportunities. *Seminars in Cell*

and Developmental Biology. 2019;96:100-106. DOI: 10.1016/j.semcdb.2019.04.005

Caddell D., Langenfeld N.J., Eckels M.J., Zhen S., Klaras R., Mishra L. et al. Photosynthesis in rice is increased by CRISPR/Cas9-mediated transformation of two truncated light-harvesting antenna. *Frontiers in Plant Science*. 2023;14:1050483. DOI: 10.3389/fpls.2023.1050483

Chandra D., Cho K., Pham H.A., Lee J.Y., Han O. Down-regulation of rice glutelin by CRISPR-Cas9 gene editing decreases carbohydrate content and grain weight and modulates synthesis of seed storage proteins during seed maturation. *International Journal of Molecular Sciences*. 2023;24(23):16941. DOI: 10.3390/ijms242316941

Charpentier E., Richter H., van der Oost J., White M.F. Biogenesis pathways of RNA guides in archaeal and bacterial CRISPR-Cas adaptive immunity. *FEMS Microbiology Reviews*. 2015;39(3):428-441. DOI: 10.1093/femsre/fuv023

Dong S., Dong X., Han X., Zhang F., Zhu Y., Xin X. et al. OsPDCD5 negatively regulates plant architecture and grain yield in rice. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2021;118(29):e2018799118. DOI: 10.1073/pnas.2018799118

Duy P.N., Lan D.T., Thu H.P., Thu H.P.T., Thanh H.N., Pham N.P. et al. Improved bacterial leaf blight disease resistance in the major elite Vietnamese rice cultivar TBR225 via editing of the OsSWEET14 promoter. *PLoS One*. 2021;16(9):e0255470. DOI: 10.1371/journal.pone.0255470

Fan X., Wang P., Qi F., Hu Y., Li S., Zhang J. et al. The CCT transcriptional activator Ghd2 constantly delays the heading date by upregulating CO_3 in rice. *Journal of Genetics and Genomics*. 2023;50(10):755-764. DOI: 10.1016/j.jgg.2023.03.002

Federal State Statistics Service: [website]. [in Russian] (Федеральная служба государственной статистики: [сайт]). URL: http://rosstat.gov.ru/shmp/2021 [дата обращения: 03.10.2024].

Feng Y., Zhao Y., Ma Y., Liu D., Shi H. Single-cell transcriptome analyses reveal cellular and molecular responses to low nitrogen in burley tobacco leaves. *Physiologia Plantarum*. 2023;175(6):e14118. DOI: 10.1111/ppl.14118

Feng Z., Zhang B., Ding W., Liu X., Yang D.L., Wei P. et al. Efficient genome editing in plants using a CRISPR/Cas system. *Cell Research*. 2013;23(10):1229-1232. DOI: 10.1038/cr.2013.114

Fu S., Wang K., Ma T., Liang Y., Ma Z., Wu J. et al. An evolutionarily conserved C4HC3-type E3 ligase regulates plant broad-spectrum resistance against pathogens. *The Plant Cell*. 2022;34(5):1822-1843. DOI: 10.1093/plcell/koac055

Guo M., Chen H., Dong S., Zhang Z., Luo H. CRISPR-Cas gene editing technology and its application prospect in medicinal plants. *Chinese Medicine*. 2022;17(1):33. DOI: 10.1186/s13020-022-00584-w

Gupta P., Nutan K.K., Sinha-Pareek S.L., Pareek A. Abiotic stresses cause differential regulation of alternative splice forms of GATA transcription factor in rice. *Frontiers in Plant Science*. 2017;8:1944. DOI: 10.3389/fpls.2017.01944

He L., Li P., Xiang X., Li J., Zhang K. Some photosynthetic characteristics in transgenic rice with maize phosphoenolpyruvate carboxylase gene (*pepc*). *Plant Physiology Communications*. 2005;41:461-463.

He P., Wang X., Zhang X., Jiang Y., Tian W., Zhang X. et al. Short and narrow flag leaf1, a GATA zinc finger domain-containing protein, regulates flag leaf size in rice (*Oryza sativa*). *BMC Plant Biology*. 2018;18(1):273. DOI: 10.1186/s12870-018-1452-9

Heredia M.C., Kant J., Prodhan M.A., Dixit S., Wissuwa M. Breeding rice for a changing climate by improving adaptations to water saving technologies. *Theoretical and Applied Genetics*. 2022;135(1):17-33. DOI: 10.1007/s00122-021-03899-8

Honma Y., Adhikari P.B., Kuwata K., Kagenishi T., Yokawa K., Notaguchi M. et al. High-quality sugar production by osgcs1 rice. *Communication Biology*. 2020;3(1):617. DOI: 10.1038/s42003-020-01329-x

Huang Q., Lin B., Cao Y., Zhang Y., Song H., Huang C. et al. CRISPR/Cas9-mediated mutagenesis of the susceptibility gene *OsHPP04* in rice confers enhanced resistance to rice root-knot nematode. *Frontiers in Plant Science*. 2023;14:1134653. DOI: 10.3389/fpls.2023.1134653

Hudson D., Guevara D.R., Hand A.J., Xu Z., Hao L., Chen X. et al. Rice cytokinin GATA transcription Factor1 regulates chloroplast development and plant architecture. *Plant Physiology*. 2013;162(1):132-144. DOI: 10.1104/pp.113.217265

International Rice Genome Sequencing Project, Sasaki T. The map-based sequence of the rice genome. *Nature*. 2005;436(7052):793-800. DOI: 10.1038/nature03895

Ishino Y., Shinagawa H., Makino K., Amemura M., Nakata A. Nucleotide sequence of the *iap* gene, responsible for alkaline phosphatase isozyme conversion in *Escherichia coli*, and identification of the gene product. *Journal of Bacteriology*. 1987;169(12):5429-5433. DOI: 10.1128/jb.169.12.5429-5433.1987

Itoh J.I., Nonomura K.I., Ikeda K., Yamaki S., Inukai Y., Yamagishi H. et al. Rice plant development: from zygote to spikelet. *Plant and Cell Physiology*. 2005;46(1):23-47. DOI: 10.1093/pcp/pci501

Izawa T. Daylength measurements by rice plants in photoperiodic short-day flowering. *International Review of Cytology*. 2007;256:191-222. DOI: 10.1016/S0074-7696(07)56006-7

Jiang W., Zhou H., Bi H., Fromm M., Yang B., Weeks D.P. Demonstration of CRISPR/Cas9/sgRNA-mediated targeted gene modification in *Arabidopsis*, tobacco, sorghum and rice. *Nucleic Acids Research*. 2013;41(20):e188. DOI: 10.1093/nar/gkt780

Jin J., Gui S., Li Q., Wang Y., Zhang H., Zhu Z. et al. The transcription factor GATA10 regulates fertility conversion of a two-line hybrid tms5 mutant rice via the modulation of Ub_{L40} expression. *Journal of Integrative Plant Biology*. 2020;62(7):1034-1056. DOI: 10.1111/jipb.12871

Jinek M., Chylinski K., Fonfara I., Hauer M., Doudna J.A., Charpentier E. A programmable dual-RNA-guided DNA endonuclease in adaptive bacterial immunity. *Science (New York, N.Y.)*. 2012;337(6096):816-821. DOI: 10.1126/science.1225829

Khandagale K.S., Chavhan R., Nadaf A.B. RNAi-mediated down regulation of *BADH2* gene for expression of 2-acetyl-1-pyrroline in non-scented *indica* rice IR-64 (*Oryza sativa* L.). *3 Biotech*. 2020;10(4):145. DOI: 10.1007/s13205-020-2131-8

Lee J.H., Won H.J., Tran P.H.N., Lee S.M, Kim H.Y., Jung J.H. Improving lignocellulosic biofuel production by CRISPR/Cas9-mediated lignin modification in barley. *GCB Bioenergy*. 2021;13(4):742-752. DOI: 10.1111/gcbb.12808

Li B., Cui G., Shen G., Zhan Z., Huang L., Chen J. et al. Targeted mutagenesis in the medicinal plant *Salvia miltiorrhiza*. *Scientific Reports*. 2017;7:43320. DOI: 10.1038/srep43320

Li Y., Lu Y.F., Zhou Y., Wei X., Peng Y., Dai Y. et al. Diurnal transcriptomics analysis reveals the regulatory role of the circadian rhythm in super-hybrid rice LY2186. *Genomics*. 2021;113(3):1281-1290. DOI: 10.1016/j.ygeno.2020.12.046

Lim C., Kim Y., Shim Y., Cho S.H., Yang T.J., Song Y.H. et al. Rice OsGATA16 is a positive regulator for chlorophyll biosynthesis and chloroplast development. *The Plant Journal: for Cell and Molecular Biology*. 2024;117(2):599-615. DOI: 10.1111/tpj.16517

Lisch D.R., Freeling M., Langham R.J., Choy M.Y. Mutator transposase is widespread in the grasses. *Plant Physiology*. 2001;125(3):1293-1303. DOI: 10.1104/pp.125.3.1293

Liu M., Rehman S., Tang X., Gu K., Fan Q., Chen D. et al. Methodologies for improving HDR efficiency. *Frontiers in Genetics*. 2019;9:691. DOI: 10.3389/fgene.2018.00691

Liu Q., Yang F., Zhang J., Liu H., Rahman S., Islam S. et al. Application of CRISPR/Cas9 in crop quality improvement. *International Journal of Molecular Sciences*. 2021;22(8):4206. DOI: 10.3390/ijms22084206

Lu G., Casaretto J.A., Ying S., Mahmood K., Liu F., Bi Y.M. et al. Overexpression of *OsGATA12* regulates chlorophyll content, delays plant senescence and improves rice yield under high density planting. *Plant Molecular Biology*. 2017;94(1-2):215-227. DOI: 10.1007/s11103-017-0604-x

Matsumoto T., Wu J., Itoh T., Numa H., Antonio B., Sasaki T. The Nipponbare genome and the next-generation of rice genomics research in Japan. *Rice (New York, N.Y.)*. 2016;9(1):33. DOI: 10.1186/s12284-016-0107-4

McWatters H.G., Roden L.C., Staiger D. Picking out parallels: plant circadian clocks in context. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*. 2001;356(1415):1735-1743. DOI: 10.1098/rstb.2001.0936

Miao C., Xiao L., Hua K., Zou C., Zhao Y., Bressan R.A. et al. Mutations in a subfamily of abscisic acid receptor genes promote rice growth and productivity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2018;115(23):6058-6063. DOI: 10.1073/pnas.1804774115

Miao J., Guo D., Zhang J., Huang Q., Qin G., Zhang X. et al. Targeted mutagenesis in rice using CRISPR-Cas system. *Cell Research*. 2013;23(10):1233-1236. DOI: 10.1038/cr.2013.123

NCBI. National Center for Biotechnology Information: [website]. Available from: https://www.ncbi.nlm.nih.gov [accessed Apr. 15, 2024].

Nurhayati, Ardie S.W., Santoso T.J., Sudarsono. CRISPR/Cas9-mediated genome editing in rice cv. IPB3S results in a semi-dwarf phenotypic mutant. *Biodiversitas Journal of Biological Diversity*. 2021;22(9):3792-3800. DOI: 10.13057/biodiv/d220924

Nutan K.K., Singla-Pareek S.L., Pareek A. The *Saltol* QTL-localized transcription factor OsGATA8 plays an important role in stress tolerance and seed development in *Arabidopsis* and rice. *Journal of Experimental Botany*. 2020;71(2):684-698. DOI: 10.1093/jxb/erz368

Oryzabase, sponsored by NBRP. Integrated Rice Science Database: [website]. Available from: https://shigen.nig.ac.jp/rice/oryzabase/ [accessed Apr. 15, 2024].

Paajanen P., de Barros Dantas L.L., Dodd A.N. Layers of crosstalk between circadian regulation and environmental signalling in plants. *Current Biology*. 2021;31(8):R399-R413. DOI: 10.1016/j.cub.2021.03.046

Phytozome 13. The Plant Genomics Resource: [website]. Available from: https://phytozome-next.jgi.doe.gov/ [accessed Apr. 15, 2024].

Rao Y., Li Y., Qian Q. Recent progress on molecular breeding of rice in China. *Plant Cell Reports*. 2014;33(4):551-564. DOI: 10.1007/s00299-013-1551-x

RAP-DB. The Rice Annotation Project Database: [website]. Available from: https://rapdb.dna.affrc.go.jp/ [accessed Apr. 15, 2024].

Reyes J.C., Muro-Pastor M.I., Florencio F.J. The GATA family of transcription factors in *Arabidopsis* and rice. *Plant Physiology*. 2004;134(4):1718-1732. DOI: 10.1104/pp.103.037788

Richter R., Behringer C., Müller I.K., Schwechheimer C. The GATA-type transcription factors GNC and GNL/CGA1 repress gibberellin signaling downstream from DELLA proteins and PHYTOCHROME-INTERACTING FACTORS. *Genes and Development*. 2010;24(18):2093-2104. DOI: 10.1101/gad.594910

Schwechheimer C., Schröder P.M., Blaby-Haas C.E. Plant GATA factors: their biology, phylogeny, and phylogenomics. *Annual Review of Plant Biology*. 2022;73:123-148. DOI: 10.1146/annurev-arplant-072221-092913

Shan Q., Wang Y., Li J., Zhang Y., Chen K., Liang Z. et al. Targeted genome modification of crop plants using a CRISPR-Cas system. *Nature Biotechnology*. 2013;31(8):686-688. DOI: 10.1038/nbt.2650

Shen G., Hu W., Zhang B., Xing Y. The regulatory network mediated by circadian clock genes is related to heterosis in rice. *Journal of Integrative Plant Biology*. 2015;57(3):300-312. DOI: 10.1111/jipb.12240

Sheng X., Ai Z., Tan Y., Hu Y., Guo X., Liu X. et al. Novel salinity-tolerant third-generation hybrid rice developed via CRISPR/Cas9-mediated gene editing. *International Journal of Molecular Sciences*. 2023;24(9):8025. DOI: 10.3390/ijms24098025

Sun C., He C., Zhong C., Liu S., Liu H., Luo X. et al. Bifunctional regulators of photoperiodic flowering in short day plant rice. *Frontiers in Plant Science*. 2022;13:1044790. DOI: 10.3389/fpls.2022.1044790

Sun Y., Zhang X., Wu C., He Y., Ma Y., Hou H. et al. Engineering herbicide-resistant rice plants through CRISPR/Cas9-mediated homologous recombination of acetolactate synthase. *Molecular Plant*. 2016;9(4):628-631. DOI: 10.1016/j.molp.2016.01.001

Swinnen G., Jacobs T., Pauwels L., Goossens A. CRISPR-Cas-mediated gene knockout in tomato. *Methods in Molecular Biology (Clifton, N.J.)*. 2020;2083:321-341. DOI: 10.1007/978-1-4939-9952-1_25

Toniutti L., Breitler J.C., Guittin C., Doulbeau S., Etienne H., Campa C. et al. An altered circadian clock coupled with a higher photosynthesis efficiency could explain the better agronomic performance of a new coffee clone when compared with a standard variety. *International Journal of Molecular Sciences*. 2019;20(3):736. DOI: 10.3390/ijms20030736

Ukhatova Y.V., Erastenkova M.V., Korshikova E.S., Krylova E.A., Mikhailova A.S., Semilet T.V. et al. Improvement of crops using the CRISPR/Cas system: new target genes. *Molecular Biology*. 2023;57(3):387-410. [in Russian] (Ухатова Ю.В., Ерастенкова М.В., Коршикова Е.С., Крылова Е.А., Михайлова А.С., Семилет Т.В. и др. Улучшение культурных растений при помощи системы CRISPR/Cas: новые гены-мишени. *Молекулярная биология*. 2023;57(3):387-410). DOI: 10.31857/S0026898423030151

Usman B., Nawaz G., Zhao N., Liao S., Liu Y., Li R. Precise editing of the *OsPYL9* gene by RNA-guided Cas9 nuclease confers enhanced drought tolerance and grain yield in rice (*Oryza sativa* L.) by regulating circadian rhythm and abiotic stress responsive proteins. *International Journal of Molecular Sciences*. 2020a;21(21):7854. DOI: 10.3390/ijms21217854

Usman B., Nawaz G., Zhao N., Liu Y., Li R. Generation of high yielding and fragrant rice (*Oryza sativa* L.) lines by CRISPR/Cas9 targeted mutagenesis of three homoeologs of cytochrome P450 gene family and OsBADH2 and transcriptome and proteome profiling of revealed changes triggered by mutations. *Plants (Basel)*. 2020b;9(6):788. DOI: 10.3390/plants9060788

Vicentini G., Biancucci M., Mineri L., Chirivì D., Giaume F., Miao Y. et al. Environmental control of rice flowering time.

Plant Communications. 2023;4(5):100610. DOI: 10.1016/j.xplc.2023.100610

Vorobyev N.V. Physiological bases of rice harvest formation: a monograph (Fiziologicheskiye osnovy formirovaniya urozhaya risa: monografiya). Krasnodar: All-Russian Rice Research Institute; 2013. [in Russian] (Воробьев Н.В. Физиологические основы формирования урожая риса: монография. Краснодар: Всероссийский научно-исследовательский институт риса; 2013).

Wang G., Wang C., Lu G., Wang W., Mao G., Habben J.E. et al. Knockouts of a late flowering gene via CRISPR–Cas9 confer early maturity in rice at multiple field locations. *Plant Molecular Biology*. 2020;104(1-2):137-150. DOI: 10.1007/s11103-020-01031-w

Wang L., Yin H., Qian Q., Yang J., Huang C., Hu X. et al. *NECK LEAF 1*, a GATA type transcription factor, modulates organogenesis by regulating the expression of multiple regulatory genes during reproductive development in rice. *Cell Research*. 2009;19(5):598-611. DOI: 10.1038/cr.2009.36

Wu Q., Liu Y., Huang J. CRISPR-Cas9 mediated mutation in *OsPUB43* improves grain length and weight in rice by promoting cell proliferation in spikelet hull. *International Journal of Molecular Sciences*. 2022;23(4):2347. DOI: 10.3390/ijms23042347

Wyman C., Kanaar R. DNA double-strand break repair: all's well that ends well. *Annual Review of Genetics*. 2006;40:363-383. DOI: 10.1146/annurev.genet.40.110405.090451

Xu Y., Wang H., Lu Z., Wen L., Gu Z., Zhang X. et al. Developmental analysis of the GATA factor HANABA TARANU mutants in *Medicago truncatula* reveals their roles in nodule formation. *Frontiers in Plant Science*. 2021;12:616776. DOI: 10.3389/fpls.2021.616776

Yadavalli V., Neelam S., Rao A.S.V.C., Reddy A.R., Subramanyam R. Differential degradation of photosystem I subunits under iron deficiency in rice. *Journal of Plant Physiology*. 2012;169(8):753-759. DOI: 10.1016/j.jplph.2012.02.008

Yang J., Fang Y., Wu H., Zhao N., Guo X., Mackon E. et al. Improvement of resistance to rice blast and bacterial leaf streak by CRISPR/Cas9-mediated mutagenesis of *Pi21* and *OsSULTR3*;6 in rice (*Oryza sativa* L.). *Frontiers in Plant Science*. 2023;14:1209384. DOI: 10.3389/fpls.2023.1209384

Yang T., Zeng R., Zhu H., Chen L., Zhang Z., Ding X. et al. Effect of grain length gene *GS3* in pyramiding breeding of rice. *Molecular Plant Breeding*. 2010;8:59-66.

Yano K., Yamamoto E., Aya K., Takeuchi H., Lo P.C., Hu L. et al. Genome-wide association study using whole-genome sequencing rapidly identifies new genes influencing agronomic traits in rice. *Nature Genetics*. 2016;48(8):927-934. DOI: 10.1038/ng.3596

Ye H., Du H., Tang N., Li X., Xiong L. Identification and expression profiling analysis of *TIFY* family genes involved in stress and phytohormone responses in rice. *Plant Molecular Biology*. 2009;71(3):291-305. DOI: 10.1007/s11103-009-9524-8

Zegeye W.A., Chen D., Islam M.A., Wang H., Riaz A., Rani M.H. et al. *OsFBK4*, a novel GA insensitive gene positively regulates plant height in rice (*Oryza sativa* L.). *Ecological Genetics and Genomics*. 2022;23:100115. DOI: 10.1016/j.egg.2022.100115

Zeng X., Luo Y., Vu N.T.Q., Shen S., Xia K., Zhang M. CRISPR/Cas9-mediated mutation of *OsSWEET14* in rice cv. Zhonghua11 confers resistance to *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* without yield penalty. *BMC Plant Biology*. 2020;20(1):313. DOI: 10.1186/s12870-020-02524-y

Zhang H., Wu T., Li Z., Huang K., Kim N.E., Ma Z. et al. *OsGATA16*, a GATA transcription factor, confers cold tolerance by repressing *OsWRKY45–1* at the seedling stage in rice. *Rice (New York, N.Y.)*. 2021;14(1):42. DOI: 10.1186/s12284-021-00485-w

Zhang J., Zeng D., Zhu Y., Xie H., Cai Q., Lian L. et al. Breeding of rice restore lines with white-backed planthopper resistance by marker-assisted selection. *Chinese Journal of Rice Science*. 2013;27(3):329-334.

Zhang Y., Chen G., Deng L., Gao B., Yang J., Ding C. et al. Integrated 3D genome, epigenome and transcriptome analyses reveal transcriptional coordination of circadian rhythm in rice. *Nucleic Acids Research*. 2023;51(17):9001-9018. DOI: 10.1093/nar/gkad658

Zhang Y.J., Zhang Y., Zhang L.L., He J.X., Xue H.W., Wang J.W. et al. The transcription factor OsGATA6 regulates rice heading date and grain number per panicle. *Journal of Experimental Botany*. 2022;73(18):6133-6149. DOI: 10.1093/jxb/erac247

Zhang Y.J., Zhang Y., Zhang L.L., Huang H.Y., Yang B.J., Luan S. et al. *OsGATA7* modulates brassinosteroids-mediated growth regulation and influences architecture and grain shape. *Plant Biotechnology Journal*. 2018;16(7):1261-1264. DOI: 10.1111/pbi.12887

Zhao Y., Medrano L., Ohashi K., Fletcher J.C., Yu H., Sakai H. et al. HANABA TARANU is a GATA transcription factor that regulates shoot apical meristem and flower development in *Arabidopsis*. *The Plant Cell*. 2004;16(10):2586-2600. DOI: 10.1105/tpc.104.024869

Zheng S., Ye C., Lu J., Liufu J., Lin L., Dong Z. et al. Improving the rice photosynthetic efficiency and yield by editing *OsHXK1* via CRISPR/Cas9 system. *International Journal of Molecular Sciences*. 2021;22(17):9554. DOI: 10.3390/ijms22179554

Zheng Y., Sun Y., Liu Y. Emerging roles of FHY3 and FAR1 as system integrators in plant development. *Plant and Cell Physiology*. 2023;64(10):1139-1145. DOI: 10.1093/pcp/pcad068

Zong G., Wang A., Wang L., Liang G., Gu M., Sang T. et al. A pyramid breeding of eight grain-yield related quantitative trait loci based on marker-assistant and phenotype selection in rice (*Oryza sativa* L.). *Journal of Genetics and Genomics*. 2012;39(7):335-350. DOI: 10.1016/j.jgg.2012.06.004

Информация об авторах

Екатерина Артемовна Нестерова, и. о. младшего научного сотрудника, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44, ea.nesterova@vir.nw.ru, https://orcid.org/0009-0006-7806-4647

Наталия Альбертовна Швачко, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, и. о. заведующего лаборатории, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44, n.shvachko@vir.nw.ru, https://orcid.org/0000-0002-1958-5008

Information about the authors

Ekaterina A. Nesterova, Acting Associate Researcher, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, ea.nesterova@vir.nw.ru, https://orcid.org/0009-0006-7806-4647

Nataliya A. Shvachko, Cand. Sci. (Biology), Leading Researcher, Acting Head of a Laboratory, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, n.shvachko@vir.nw.ru, https://orcid.org/0000-0002-1958-5008

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 13.08.2024; одобрена после рецензирования 28.10.2024; принята к публикации 03.12.2024.
The article was submitted on 13.08.2024; approved after reviewing on 28.10.2024; accepted for publication on 03.12.2024.

ИСТОРИЯ АГРОБИОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ И ВИР. СЛАВНЫЕ ИМЕНА

Краткое сообщение
УДК 634.55
DOI: 10.30901/2227-8834-2024-4-281-289

CC BY

Создание сортов, расширяющих ареал возделывания миндаля: к 120-летию со дня рождения Александра Андреевича Рихтера

А. А. Рихтер

Никитский ботанический сад – Национальный научный центр Российской академии наук, Ялта, Россия

Автор, ответственный за переписку: Александр Александрович Рихтер, valgorina@yandex.ru

Имя Александра Андреевича Рихтера, крупного ученого в области создания новых сортов орехоплодных и субтропических плодовых растений, широко известно в мире. Лауреат Государственной премии СССР, профессор, доктор биологических наук Александр Андреевич Рихтер создал вторую в мире программу по возделыванию и селекции миндаля, что внесло весомый вклад в развитие садоводства в условиях юга России. Более 30 новых сортов, выведенных за многие годы, позволяют расширить их адаптацию в различных регионах юга России. Александр Андреевич Рихтер продолжил дело Н. И. Вавилова по мобилизации и использованию растительных ресурсов, способствовал развитию культуры и расширению ареала промышленного миндаля. Многолетнее его участие в Выставке достижений народного хозяйства (ВДНХ) СССР отмечено многими золотыми медалями.

Ключевые слова: Никитский ботанический сад, генетические ресурсы, *Prunus* subg. *Amygdalus*, сорта

Благодарности: автор благодарит рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы.

Для цитирования: Рихтер А.А. Создание сортов, расширяющих ареал возделывания миндаля: к 120-летию со дня рождения Александра Андреевича Рихтера. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2024;185(4):281-289. DOI: 10.30901/2227-8834-2024-4-281-289

© Рихтер А.А., 2024

HISTORY OF AGROBIOLOGICAL RESEARCH AND VIR. NAMES OF RENOWN

Brief report
DOI: 10.30901/2227-8834-2024-4-281-289

Development of cultivars that expand the area of almond cultivation: commemorating the 120th birthday of Prof. Alexander An. Richter

Alexander A. Richter

Nikita Botanical Gardens – National Research Center Russian Academy of Science, Yalta, Russia

Corresponding author: Alexander A. Richter, valgorina@yandex.ru

The name of Alexander An. Richter, a prominent scientist in the field of breeding new cultivars of nut crops and subtropical fruit plants, is widely known worldwide. A winner of the USSR State Prize, Prof. Dr. A. Richter was second in the world to develop a program of almond cultivation and breeding, thus making a significant contribution to the development of horticulture in the south of Russia. Over thirty new cultivars released in the course of many years made it possible to expand adaptation of cultivated almond to various regions of Southern Russia. Prof. A. Richter continued Nikolay Vavilov's mission to mobilize and utilize plant genetic resources, contributing to the promotion of this nut crop and the broadening of industrial almond cultivation areas. Years of his participation in the USSR Exhibition of Achievements of National Economy (VDNKh) earned him numerous gold medal awards.

Keywords: Nikita Botanical Gardens, genetic resources, *Prunus* subg. *Amygdalus*, cultivars

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

For citation: Richter A.A. Development of cultivars that expand the area of almond cultivation: commemorating the 120th birthday of Prof. Alexander An. Richter. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2024;185(4):281-289. DOI: 10.30901/2227-8834-2024-4-281-289

Имя Александра Андреевича Рихтера, крупного ученого в области создания новых сортов субтропических и орехоплодных плодовых растений, известно в различных странах мира.

Александр Андреевич Рихтер родился 27 марта 1904 г. в Санкт-Петербурге. В 1926 г., после окончания Ленинградского сельскохозяйственного института, его направили для прохождения практики в Государственный Никитский ботанический сад (ГНБС). Здесь он прошел путь от старшего техника-плодовода до заместителя заведующего отделом плодоводства и проявил себя как хороший организатор. В 1934–1935 гг. по его инициативе было создано Симферопольское отделение сада, а в 1937 г. – отдел субтропических плодовых культур. Этим отделом он руководил до окончания работы в ГНБС. В течение ряда лет по совместительству Александр Андреевич выполнял обязанности заместителя директора по науке. С 1978 г. был научным консультантом (рис. 1).

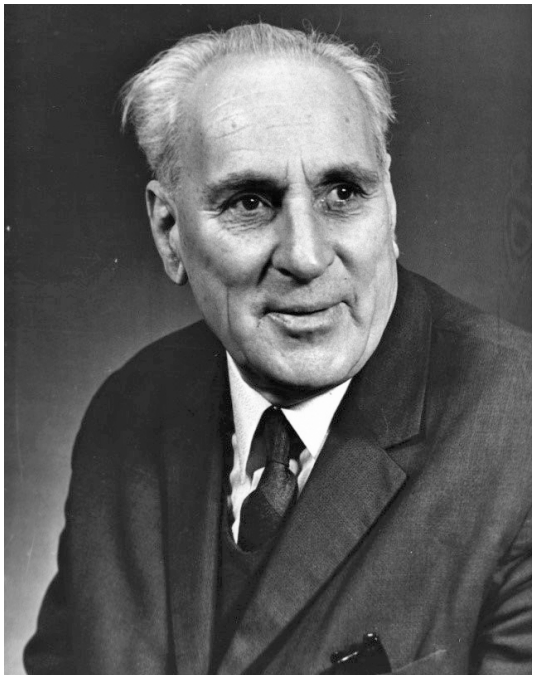


Рис. 1. Рихтер Александр Андреевич (1904–1981)
Fig. 1. Prof. Alexander An. Richter (1904–1981)

Экспедиции, проводившиеся под руководством Н. И. Вавилова, способствовали созданию коллекций видов и сортов различных культур.

Под руководством Александра Андреевича Рихтера в ГНБС были созданы коллекции миндаля, инжира, граната, маслины, ореха грецкого, зизифуса и других культур – всего свыше 1600 сортов 30 видов. В результате экспедиционного обследования в 1928 г. заложили первую в СССР коллекцию миндаля. В 1959 г. сортовая коллекция включала образцы: Крыма – 141, Узбекистана – 52, Туркмении – 3, Дагестана – 2, Армении – 7, Грузии – 8, Ирана – 12, Афганистана – 9, Греции – 6, Кипра – 2, Италии – 5, Марокко – 15, Испании – 2, Франции – 9, США – 12, Австралии – 1.

В коллекцию миндаля в 1975 г. входило более 500 образцов: сорта селекции ГНБС – 172, межвидовые гибриды селекции ГНБС – 143, сорта из Узбекистана – 58, Туркмении – 7, Таджикистана – 13, Дагестана – 2, Армении – 7, Грузии – 8, Ирана – 6, Афганистана – 5, Греции – 1, Италии – 5, Испании – 1, Франции – 7, США – 14, Болгарии – 23. Коллекция сортов ореха грецкого была представлена 124 образцами (Catalogue of nut crop cultivars..., 1975).

В результате проведенной работы в 1930–1940-е годы выяснили, что все виды, сорта и гибриды миндаля, которые начинают цвести до 10–20 марта, имеют очень короткий период зимнего «относительного покоя» и в условиях аномально теплых зим способны цвести на 15–60 суток раньше средней многолетней даты. Сорта миндаля с поздними сроками цветения более выносливы к холодам во вторую половину зимы. Для создания холодоустойчивых сортов миндаля большой интерес представляют отдаленные гибриды между видами миндаля и персика, у которых обнаружилась повышенная устойчивость к зимним понижениям температуры воздуха (Arendt, Richter, 1960).

Диссертацию на соискание ученой степени кандидата сельскохозяйственных наук Александр Андреевич Рихтер защитил в Москве в 1936 г.

В 1941–1944 гг. участвовал в Великой Отечественной войне. Затем, вернувшись в ГНБС, направил все силы на восстановительные работы, исполняя некоторое время обязанности директора.

С самого начала своей научной деятельности Александр Андреевич проводил целенаправленные исследования по изучению сортов и селекции субтропических и орехоплодных культур, знакомился с имеющимися насаждениями в Крыму. В 1949 г. 43 сорта субтропических культур, полученные селекционерами ГНБС, включили в Государственное испытание. В 1952 г. за работу по созданию и внедрению в производство ряда плодовых культур Александра Андреевича Рихтера с группой научных сотрудников Никитского ботанического сада удостоили высокого звания лауреата Государственной премии СССР.

Докторскую диссертацию по теме «Биологические основы создания сортов и промышленных насаждений миндаля» Александр Андреевич защитил в Москве в 1973 г., а в 1976 г. ему присвоено звание

профессора по специальности «Субтропические культуры».

Более 45 лет Александр Андреевич посвятил созданию и внедрению в производство позднцветущих, высокопродуктивных, высококачественных, тонкоскорлупых сортов миндаля. Генотипы миндаля, выделенные на Южном берегу Крыма и прошедшие оценку в насаждениях Степного отделения Никитского ботанического сада, госсортоучастков и различных хозяйств, были рекомендованы для возделывания на юге СССР (Приказ МСХ СССР № 310 от 10 ноября 1968 г.). Это сорта селекции Александра Андреевича Рихтера: 'Приморский', 'Десертный', 'Никитский Поздноцветущий', 'Советский', 'Ялтинский', 'Крымский', 'Никитский 2240', 'Бумажноскорлупый', 'Пряный' и др. (Richter, 1972; Richter, Yadrov, 1977).

Х. Х. Стевен в годы организации Никитского ботанического сада при формировании первой коллекции из интродуцированных сортов миндаля привлекал растения с ранним цветением, которые характеризовались высокой гибелью цветковых почек в зимне-весенний период. Экспедиционное обследование посадок этой культуры в Крыму и других южных районах СССР, выполненное Александром Андреевичем совместно с сотрудниками, а также интродукция сортов миндаля из зарубежных стран позволили создать в ГНБС одну из крупнейших мировых коллекций, насчитывающую около 1000 отечественных и зарубежных сортов, форм, образцов видов и гибридов (Denisov et al., 1978).

Поиски растений миндаля с замедленным развитием и более поздним выходом из периода глубокого покоя связаны с преодолением отрицательных наследственных признаков. В дальнейшем при использовании в гибридизации сортов с медленным развитием можно ожидать формирования в потомстве растений с желаемыми признаками поздней вегетации. В качестве исходных форм привлекали сорта и гибриды с более глубоким периодом покоя. В полученном от этих скрещиваний гибридном потомстве, произрастающем в провокационных условиях Южного берега Крыма, выявилась значительная группа сеянцев с более глубоким зимним периодом покоя, с поздним цветением и хорошей продуктивностью. В начале 1930-х годов Александр Андреевич проводил многочисленные меж- и внутривидовые скрещивания для создания образцов с повышенной зимостойкостью и поздним цветением. Первые такие сорта получили в начале 1950-х годов (Richter, 1969).

Под руководством Александра Андреевича Рихтера в ГНБС (Ялта, Крым, Россия) разработана старейшая в СССР программа непрерывного разведения миндаля (Richter, 1972; Gradziel, 2011). Первая в мировой практике программа возделывания этой культуры была начата в 1923 г. в Дэвисе, штат Калифорния, и продолжена до 1975 г. Осуществление этого проекта в Университете Калифорнии обеспечило создание ряда сортов и подвоев (Gradziel, 2011).

Исследования природных центров произрастания миндаля и других плодовых растений на Кавказе, начатые Х. Х. Стевеном и Н. А. Гартвисом еще в 1837–1851 гг., получили внимание и поддержку в работах Н. И. Вавилова в 1930-е (Vavilov, 1931) и А. А. Рихтера в 1970-е годы. Эта программа была основана на изучении обширных коллекций видов и сортов миндаля. В ходе экспедиционных обследований решали такие задачи, как выявление морозоустойчивых сортов миндаля, выдерживающих зимние и весенние заморозки, а также изучение биологии развития и размножения различных видов этой культуры. Н. И. Вавилов многие годы настойчиво осваивал проблему происхождения многих плодовых растений в разных регионах Советского Союза и выяснял возможность вовлечения их в селекционный процесс для создания адаптированных к Кавказскому региону и Средней Азии новых растений. В Копетдаге дикорастущий миндаль расположен большими рощами по ущельям на высотах 1000–1500 м н. у. м. Высказывалось мнение о том, что морфологических отличий между диким и культурным миндалем не имеется. Некоторые из дикарей не уступают по качеству плодов лучшим культурным сортам (Vavilov, 1931; Bogushevsky, 1940, 1949). Принято считать, что разнообразие дикорастущей плодовой растительности Кавказа и Средней Азии сопоставимы друг с другом, в связи с чем в 1930-е годы специалисты ГНБС А. А. Рихтер, Н. И. Рябов, К. Ф. Костина, Н. К. Арендт и др. активно работали по продвижению идей Н. И. Вавилова.

Сотрудничество и обмен опытом наладили не только с отечественными селекционерами (рис. 2), занимавшимися разведением ценной орехоплодной культуры миндаля, но и с зарубежными коллегами.

Использование видов *Prunus bucharica* (Korsh.) Hand.-Mazz., *P. fenzliana* Fritsch и *P. spinosissima* (Bunge) Franch. при гибридизации с *P. dulcis* (Mill.) D.A. Webb позволило получить рано созревающие формы миндаля. Гибридное потомство с участием *P. spinosissima* характеризовалось более поздним выходом из периода глубокого зимнего покоя. Гибридизация *P. dulcis* с *P. tenella* Batsch дала возможность отобрать ряд ценных элитных растений с характеристикой высоких товарных качеств плодов миндаля. При использовании *P. mira* Koehne в гибридизации с *P. dulcis* удалось получить самоплодное растение (Richter, 1964).

Выделенные сеянцы поздноцветущих форм миндаля вегетативно размножаются, и ими снабжаются опытные учреждения, расположенные в зоне перспективного его возделывания, для испытания и отбора среди них наиболее продуктивных сеянцев и в дальнейшем – сортов. Лучшие сорта должны размножаться и испытываться в производственных насаждениях. Многолетняя практика показала эффективность применения для ускорения селекционной оценки сеянцев миндаля способа прививки почек с 3–4-месячных растений в крону взрослого дерева-ментора, у которого в результате омолаживающей обрезки выросли молодые побеги. Этот способ позволяет с одного сеянца заокулировать более 10 почек, в результате чего вырастает значительное количество мощно развитых побегов, которые образуют большое число плодов, пригодных для выполнения работ по их товарной оценке (Richter, 1980). Предлагаемые методы селекции позволяют ускорить в два-три раза селекционный процесс получения новых сортов и внедрить их в производственные насаждения.

При посещении коллекции миндаля в степном отделении ГНБС французский профессор Шарль Грассели, зная климатические условия зимних и весенних месяцев в Крыму в районе г. Симферополя, удивлялся и восхищался увиденными урожайными растениями (рис. 3), созданными в Никитском саду. Знакомясь с коллекцией этой культуры, он проявлял интерес к интродуцированным диким видам из горных районов Средней Азии (Kryukova, 2011).

Широко используемые в качестве подвоя сеянцы миндаля обыкновенного подвергаются заболеванию раком корней (*Bacterium tumefaciens* Smith) и опеночным



Рис. 2. **Экскурсия по парку ГНБС в 1935 г.: А. А. Шмук (1), Н. И. Вавилов (2), Ал. Ан. Рихтер (3), С. А. Козейчук (4), Ан. Ал. Рихтер (5)**

Fig. 2. **A tour over the GNBS park in 1935: A. A. Shmuk (1), N. I. Vavilov (2), Al. An. Richter (3), S. A. Kozeichuk (4), and An. Al. Richter (5)**

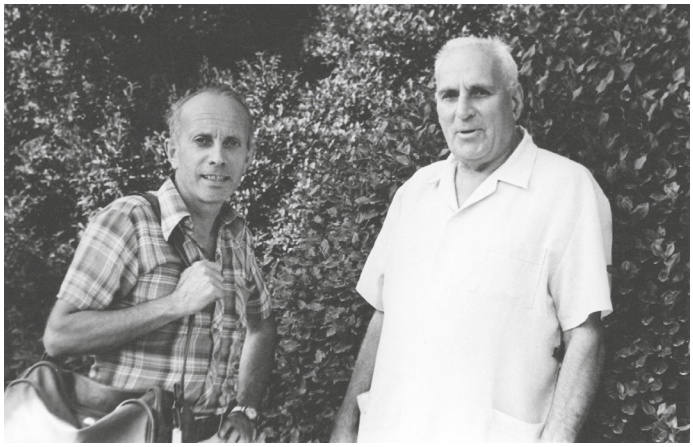


Рис. 3. **Французский профессор Ш. Грассели и Александр Андреевич Рихтер в Никитском ботаническом саду, 1979 г.**

Fig. 3. **Prof. Ch. Grasselli (France) and Prof. Alexander An. Richter in the Nikita State Botanical Gardens, 1979**

грибом *Armillaria millea* (Fr). Quel. На тяжелых почвах растения миндаля страдают камедетечением, в результате чего снижается их продуктивность. В связи с этим возникла необходимость создать селекционным путем новые подвои, устойчивые к заболеваниям, совместимые с сортами привоя и способные безболезненно переносить уплотнение почвы в орошаемых условиях культуры.

Для размножения сладкого миндаля в настоящее время в качестве подвоев используются сеянцы миндаля обыкновенного. Однако исследования и производственная практика показывают, что его корневая система проявляет слабую выносливость на тяжелых почвах с недостаточной аэрацией. При этом наблюдается угнетение их роста и развития, а также слабая устойчивость к корневому раку, к гнили корней и другим заболеваниям.

Изучение селекционных подвоев для миндаля, пригодных также и для персика, показывает, что среди исследованных сеянцев встречаются растения, обладающие мощной корневой системой, которая способна проникать в плотные почвогрунты и осваивать больший объем почвы. Растения миндаля обыкновенного по развитию корней уступают им в 2–4 раза. Отобраны сеянцы (F_1 1537/2 30/90, F_1 2682, F_1 2757, F_1 1549 и др.) с наиболее мощной корневой системой, которые также обладают хорошей совместимостью с сортами миндаля. Они привлечены в испытание в различных почвенно-экологических условиях Крыма (Richter, Mitasov, 1972).

В результате селекционной работы под руководством Александра Андреевича Рихтера при скрещивании разных видов подсемейства сливовых (*P. dulcis*, *P. spinosissima*, *P. tenella*, *P. persica* (L.) Batsch, *P. mira*, *P. davidiana* (Carr.) Franch.) получили различные подвойные формы, которые первоначально изучали в питомнике. Испытание новых подвоев, проведенное в Бахчисарайском районе Крыма, подтвердило, что корневая система большинства подвоев гибридного происхождения значительно превосходит таковую у миндаля обыкновенного. Применение подвоев (2702, 2682, 2147, 8455 и 8475)

способствовало увеличению экономической эффективности культуры при возделывании миндаля на типичных для Крыма карбонатных скелетных почвах. С 1 га насаждений уже в возрасте 8–10 лет можно дополнительно получать 113–230 кг сухих орехов (Popok, 1987).

Дисперсионный анализ показал, что влажность, температура и продолжительность сушки влияют на кислотность масла, содержание перекисных соединений, глобулинов и альбуминов. С целью проверки полученных данных в производственных условиях поставили опыты по сушке плодов миндаля сорта 'Десертный' в противоточной бункерной сушилке. Влияние тепла на качество ядра определяли по среднесуточным образцам. Во всех вариантах сушки при снижении влажности ядра в среднем до 5,6% уменьшались кислотность жирного масла и содержание перекисных соединений, а количество альбуминов несколько возрастало. На основании результатов опытов пришли к выводу, что плоды миндаля с высоким содержанием влаги в ядре (12–19%) следует сушить при постепенном повышении температуры до 70°С, используя для этого противоточные сушилки (Richter et al., 1976).

Считается, что для успешного применения сорта (при создании садов миндаля) необходимы растения, не подмерзающие в зимне-весенние периоды, а сроки их цветения должны обеспечивать высокие ежегодные урожаи плодов. После такой проверки ряд сортов может быть рекомендован для закладки промышленных садов в тех областях, где они положительно себя зарекомендовали. В 1972–1973 гг. в ГНБС провели опыты на сортах 'Первенец', 'Крымский', 'Римс' по искусственному воздействию низких отрицательных температур на цветки миндаля с целью определения их устойчивости к промораживанию. Было показано, что температуры –2…–5°С, –3…–5°С, –4…–6°С и –6…–8°С вызывают гибель раскрытых цветков у всех сортов через 2 часа. Развившийся цветок с нерастреснутыми пыльниками выживает при воздействии температуры –2°С в течении 2 часов и погибает при температурах –2…–3°С через 5 часов. У цветка с растреснутыми пыльниками при –2°С жизнеспособность теряется через 2 часа. В конце полного цветения растений цветки с завязью остаются жизнеспособными при температуре –1°С в течение 4–5 часов и трех суток. После конца цветения завязь через 10 дней сохраняет жизнеспособность при температуре –4°С в течение 3 часов, но погибает через 6 часов при этих же –4°С (Richter, Vilde, 1974).

Выявленные Александром Андреевичем закономерности формирования урожая у миндаля стали основой создания новых зимостойких и урожайных промышленных сортов. В результате многолетней целенаправленной работы отобрали более 20 новых поздноцветущих высокоурожайных сортов миндаля с высоким выходом ядра. Среди них: 'Десертный', 'Никитский 2240', 'Предгорный', 'Приморский', 'Никитский Поздноцветущий' и др.; 15 из них прошли государственное и производственное испытание и районированы не только на Украине, но и в Кавказском регионе. На основании изучения многолетних метеорологических данных осенне-зимне-весеннего периода Азербайджана и юго-восточной зоны Дагестана выявлено, что климатические условия этих регионов обеспечивают нормальное развитие генеративных почек у поздноцветущих сортов миндаля. (Richter, Vilde, 1971, 1977). Ряд сортов миндаля селекции Александра Андреевича Рихтера при испытании в Болгарии, Югославии, Румынии, Венгрии, а также во Франции и Италии отличились высокой зимостойкостью и урожайностью.

При проведении облучения гамма-радиацией вегетативных почек у растений миндаля в различных дозах выяснили, что в дозе 8 кР воздействие гамма-лучами является летальным, а наиболее успешно можно применять облучение в дозах 3 и 4 кР, что способствует формированию достаточного количества выживших растений, из которых можно успешно вести отбор. Эти наблюдения получили на районированных и перспективных сортах, созданных Александром Андреевичем Рихтером: 'Приморский', 'Никитский 2240' 'Никитский Поздноцветущий', 'Десертный' и 'Предгорный' (Chernobay, 1987).

Обработка радиацией вегетативных почек вызывала некоторые морфологические изменения. В зимний период 1985 г. в степном Крыму регистрировали понижение температуры воздуха до –29,5°С. Это обусловило сильные повреждения растений миндаля и даже полное отмирание надземной части молодых деревьев до уровня снежного покрова. Примечательно, что опытные (облученные) растения сорта 'Приморский', на которые воздействовали радиацией в дозах 1,5 и 4,0 кР, не имели нарушений. После облучения почек в дозе 2,5 кР подмерзания в 1 балл выявили всего у 10% растений. В таких же условиях у растений сорта 'Десертный' повреждено 20% опытных генотипов. В контроле нарушения в 3–4 балла выявили у 66% образцов. В опытах на сорте 'Предгорный' повреждения достигали 1 и 2 баллов, причем у 33% растений при дозе облучения 1,5 кР. При обработке в дозах 2,5 и 4,0 кР воздействие морозом проявилось у 56 и 57% генотипов в опыте, тогда как в контроле полностью погибли 40% образцов этого сорта, а 60% были повреждены на 4 балла. В 1986 г. при снижении температуры воздуха до –19,6°С у опытных растений не было отмечено разрушений. Полученные данные подтверждают положительное воздействие невысоких доз гамма-радиации на устойчивость растений миндаля к низким температурам воздуха (Yadrov et al., 1987).

Наибольшую морозостойкость цветковые почки миндаля сохраняют в течение периода зимнего развития и резко снижают ее к моменту их распускания. В течение многих лет создавались сорта, пригодные для возделывания в Закавказье, Средней Азии и Темрюкском районе Краснодарского края, Кабардино-Балкарии и Дагестане.

В эту группу входят сорта 'Аюдагский', 'Гелиодор', 'Мангуп', 'Степной', 'Форос', 'Аян', 'Антик'. Все новые сорта пригодны для механизированного сбора плодов (Yadrov et al., 1998).

В 90-х годах прошлого века последователи Александра Андреевича Рихтера создали генотипы с поздним цветением, но ранним созреванием плодов. Преодолеть сцепленность признаков, обусловливающих сроки цветения и созревания плодов, удалось благодаря использованию возвратных скрещиваний и облучению гамма-радиацией. Так появились сорта 'Антик', 'Аян', 'Делон', 'Милас', а также 'Боспор', 'Александр', 'Витязь', пригодные для насаждений в Крыму (Chernobay, 2015).

Перспективы расширения насаждений миндаля в Крымском регионе связаны с освоением малопродуктивных скелетных почв, которыми занято 300–500 тыс. га.

Александр Андреевич Рихтер подготовил успешных последователей. В области применения экспериментального мутагенеза на ранее разработанных Александром Андреевичем сортах исследовала влияние гамма-радиации на пыльцу миндаля И. Г. Чернобай (Chernobay, 1987). Дальнейшей работой по совершенствованию сортимен-

та миндаля и внедрению его в промышленные насаждения России занимались в ГНБС с 1994 г. А. А. Ядров (Yadrov, 1981; Yadrov et al., 1998) и с 2000 г. И. Г. Чернобай (Chernobay, 2015). В степном Крыму эту работу продолжает Н. Г. Попок.

Александр Андреевич участвовал в подготовке трех аспирантов (В. П. Денисов, «Некоторые вопросы культуры миндаля (*Amygdalus communis* L.) в степных условиях Крыма», 1968 г.; В. Х. Пыжов, «Состав и метаболические изменения белков и жирного масла семян миндаля», 1973 г.; И. М. Митасов, «Биологические особенности и производственная оценка гибридных подвоев миндаля в условиях Крыма», 1974 г.). Виталий Петрович Денисов продолжил работу с дикорастущими видами миндаля, но уже в отделе плодовых культур Всероссийского института растениеводства им. Н.И. Вавилова (ВИР) старшим научным сотрудником по культурам миндаля, персика и ореха грецкого. Его исследования посвящены географии, систематике, эволюции, биологии, популяционной изменчивости видов рода *Prunus* (миндаль и персик) в связи с селекцией (Denisov, Zaktreger, 1977; Denisov et al. 1978; Denisov, 1999). Ряд наблюдений, сделанных Виталием Петровичем, представляют интерес для селекционного улучшения различных форм миндаля.

Следовательно, научное достояние профессора Александра Андреевича Рихтера связано с созданием второй в мире объемной программы по возделыванию и селекции миндаля, что привело к значительному развитию садоводства в условиях юга России. Выведенные за многие годы новые сорта позволяют расширить их адаптацию на различных территориях Кавказа. Несомненно, Александр Андреевич Рихтер внес весомый вклад в дело развития идей Н. И. Вавилова по мобилизации и использованию растительных ресурсов, уделяя особое внимание субтропическим и орехоплодным культурам. За годы работы в ГНБС он опубликовал 112 печатных работ.

Ученики и коллеги всегда будут помнить его доброту, энергичность, оптимизм, добропорядочность, напористость в отстаивании своих идей и взглядов, а также поддержку и неоценимую помощь в научных исследованиях.

References / Литература

Arendt N.K., Richter A.A. Species, cultivars, and best hybrid forms of subtropical and nut-bearing plant types growing at the State Nikita Botanical Gardens (Vidy, sorta i luchshiye gibridnye formy subtropicheskikh i orekhoplodnykh porod, proizrastayushchiye v Gosudarstvennom Nikitskom botanicheskom sadu). *Works of the State Nikita Botanical Gardens*. 1960;34:3-77. [in Russian] (Арендт Н.К., Рихтер А.А. Виды, сорта и лучшие гибридные формы субтропических и орехоплодных пород, произрастающие в Государственном Никитском ботаническом саду. *Сборник научных трудов Государственного Никитского ботанического сада*. 1960;34:3-77).

Bogushevsky P.N. Almonds in Mountainous Turkmenia (Mindal v Gornoy Turkmenii). *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 1949;28(2):134-141. [in Russian] (Богушевский П.Н. Миндаль в Горной Туркмении. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 1949;28(2):134-141).

Bogushevsky P.N. Methods for breeding new almond cultivars in wild thickets of mountainous Turkmenia (Metody vyvedeniya novykh sortov mindalya iz dikikh zarosley gornoy Turkmenii). *Byulleten po kulturam sukhikh subtropikov = Bulletin on Crops of Arid Subtropics*. 1940;2(54):53-56. [in Russian] (Богушевский П.Н. Методы выведения новых сортов миндаля из диких зарослей горной Туркмении. *Бюллетень по культурам сухих субтропиков*. 1940;2(54):53-56).

Catalogue of nut crop cultivars from the collection of the State Nikita Botanical Gardens (Katalog sortov orekhoplodnykh kultur kollektsii Gosudarstvennogo Nikitskogo botanicheskogo sada). Yalta; 1975. [in Russian] (Каталог сортов орехоплодных культур коллекции Государственного Никитского ботанического сада. Ялта; 1975).

Chernobay I.G. Application of γ-rays in clonal breeding of almonds (Primeneniye γ-luchey v klonovoy selektsii mindalya). *Works of the State Nikita Botanical Gardens*. 1987;102:88-92. [in Russian] (Чернобай И.Г. Применение γ-лучей в клоновой селекции миндаля. *Сборник научных трудов Государственного Никитского ботанического сада*. 1987;102:88-92).

Chernobay I.G. New varieties and forms of almond bread in Nikitsky Botanical Gardens. *Works of the State Nikita Botanical Gardens*. 2015;140:117-125. [in Russian] (Чернобай И.Г. Новые сорта и формы миндаля селекции Никитского ботанического сада. *Сборник научных трудов Государственного Никитского ботанического сада*. 2015;140:117-125).

Denisov V.P. New section of the genus *Amygdalus* L. – *Buchaeamygdalus* Denis. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 1999;155:25-30. [in Russian] (Денисов В.П. Новая секция рода Миндаль – *Amygdalus* L. – sect. *Buchaeamygdalus* Denisov sect. nov. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 1999;155:25-30).

Denisov V.P., Richter A.A., Yadrov A.A. Wild almonds in southern Armenia. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 1978;62(3):83-92. [in Russian] (Денисов В.П., Рихтер А.А., Ядров А.А. Дикие миндали юга Армении. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 1978;62(3):83-92).

Denisov V.P., Zaktreger N.I. Variability and inheritance of traits in the fruits of wild almonds (Izmenchivost i nasledovaniye priznakov u plodov dikorastushchego mindalya obyknovennogo). *Scientific and Technical Bulletin of the N.I. Vavilov All-Union Research Institute of Plant Industry*. 1977;75:53-56. [in Russian] (Денисов В.П., Закрегер Н.И. Изменчивость и наследование признаков у плодов дикорастущего миндаля обыкновенного. *Научно-технический бюллетень Всесоюзного научно-исследовательского института растениеводства им. Н.И. Вавилова*. 1977;75:53-56).

Gradziel T.M. Origin and dissemination of almond. In: J. Janick (ed.). *Scripta Horticulturae. Issue 11. Origin and Dissemination of Prunus Crops: Peach, Cherry, Apricot, Plum, Almond*. Leuven: International Society for Horticultural Science; 2011. p.187-241. Available from: https://www.actahort.org/chronica/pdf/sh_11.pdf [accessed Mar. 27, 2024].

Kryukova I.V. Nikita Botanical Gardens. History and destinies (Nikitskiy botanicheskiy sad. Istoriya i sudby). Simferopol: Nizhnya Orianda; 2011. [in Russian] (Крюкова И.В. Никитский ботанический сад. История и судьбы. Симферополь: Нижня Оріанда; 2011).

Popok N.G. Rootstock-dependent almond productivity on skeletal soils (Produktivnost mindalya na skeletnykh pochvakh v zavisimosti ot podvoya). *Works of the State Nikita Botanical Gardens*. 1987;102:79-87. [in Russian] (Попок Н.Г. Продуктивность миндаля на скелетных почвах в зависимости от подвоя. *Сборник научных трудов Государственного Никитского ботанического сада*. 1987;102:79-87).

Richter A.A. Acceleration of fruiting in fruit crop seedlings (Uskoreniye plodonosheniya seyantsev plodovykh kultur). *Vestnik selskokhozyaystvennoy nauki = Bulletin of Agricultural Science*. 1980;10(289):70-72 [in Russian] (Рихтер А.А. Ускорение плодоношения сеянцев плодовых культур. *Вестник сельскохозяйственной науки*. 1980;10(289):70-72).

Richter A.A. Almond (Mindal). *Works of the State Nikita Botanical Gardens*. 1972;57:5-110. [in Russian] (Рихтер А.А. Миндаль. *Сборник научных трудов Государственного Никитского ботанического сада*. 1972;57:5-110).

Richter A.A. Results of practical and theoretical works in almond breeding and variety studies (Rezultaty prakticheskikh i teoreticheskikh rabot po selektsii i sortoizucheniyu mindalya). *Works of the State Nikita Botanical Gardens*. 1964;37:91-106. [in Russian] (Рихтер А.А. Результаты практических и теоретических работ по селекции и сортоизучению миндаля. *Сборник научных трудов Государственного Никитского ботанического сада*. 1964;37:91-107).

Richter A.A. Ways and methods of almond breeding (Puti i metody selektsii mindalya). *Works of the State Nikita Botanical Gardens*. 1969;40:81-94. [in Russian] (Рихтер А.А. Пути и методы селекции миндаля. *Сборник научных трудов Государственного Никитского ботанического сада*. 1969;40:81-94).

Richter A.A., Mitasov I.M. Development of the root system in hybrid almond seedlings (Razvitiye kornevoy sistemy gibridnykh seyantsev mindalya). Sadovodstvo, vinogradarstvo i vinodeliye Moldavii = *Horticulture, Viticulture and Viniculture of Moldova*. 1972;(7):44-45. [in Russian] (Рихтер А.А., Митасов И.М. Развитие корневой системы гибридных сеянцев миндаля. *Садоводство, виноградарство и виноделие Молдавии*. 1972;(7):44-45).

Richter A.A., Nilov G.I., Pyzhov V.Kh. Werner A.R. Concerning justification of thermal drying regimes for almond fruits (K obosnovaniyu rezhimov teplovoy sushki plodov mindalya). *Sadovodstvo = Horticulture*. 1976;11:35. [in Russian] (Рихтер А. А., Нилов Г.И., Пыжов В.Х., Вернер А.Р. К обоснованию режимов тепловой сушки плодов миндаля. *Садоводство*. 1976;11:35).

Richter A.A., Vilde E.I. Agroclimatic characteristics of the coastal and foothill zones suitable for almond cultivation in Dagestan ASSR (Agroklimaticheskaya kharakteristika primorskoy i predgornoy zon Dagestanskoy ASSR, prigodnykh dlya vozdelyvaniya mindalya). *Works of the State Nikita Botanical Gardens*. 1971;52:97-107 [in Russian] (Рихтер А.А., Вильде Э.И. Агроклиматическая характеристика приморской и предгорной зон Дагестанской АССР, пригодных для возделывания миндаля. *Сборник научных трудов Государственного Никитского ботанического сада*. 1971;52:97-107).

Richter A.A., Vilde E.I. Agroclimatic evaluation of the territory of Azerbaijan for almond cultivation (Agroklimaticheskaya otsenka territorii Azerbaydzhana dlya vozdelyvaniya mindalya). *Works of the State Nikita Botanical Gardens*. 1977;73:5-22. [in Russian] (Рихтер А.А., Вильде Э.И. Агроклиматическая оценка территории Азербайджана для возделывания миндаля. *Сборник научных трудов Государственного Никитского ботанического сада*. 1977;73:5-22).

Richter A.A., Vilde E.I. The effect of negative temperatures on the flowering organs of almond (Vliyaniye otritsatelnykh temperatur na tsvetkovye organy mindalya). *Bulletin of the State Nikita Botanical Gardens*. 1974;(23):9-13. [in Russian] (Рихтер А.А., Вильде Э.И. Влияние отрицательных температур на цветковые органы миндаля. *Бюллетень Государственного Никитского ботанического сада*. 1974;(23):9-13).

Richter A.A., Yadrov A.A. Results of almond procurement and its introduction into production (Itogi polucheniya mindalya i yego vnedreniye v proizvodstvo). *Works of the State Nikita Botanical Gardens*. 1977;72:84-97. [in Russian] (Рихтер А.А., Ядров А.А. Итоги получения миндаля и его внедрение в производство. *Сборник научных трудов Государственного Никитского ботанического сада*. 1977;72:84-97).

Vavilov N.I. Wild relatives of fruit trees in the Asian part of the USSR and the Caucasus and the problem of the origin of fruit trees (Dikiye rodichi plodovykh derevyev aziatskoy chasti SSSR i Kavkaza i problema proiskhozhdeniya plodovykh derevyev). *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 1931;26:85-107. [in Russian] (Вавилов Н.И. Дикие родичи плодовых деревьев азиатской части СССР и Кавказа и проблема происхождения плодовых деревьев. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 1931;26:85-107).

Yadrov A.A. Distant hybridization and experimental mutagenesis in the breeding of subtropical fruit and nut crops (Otdalennaya gibridizatsiya i eksperimentalny mutagenez v selektsii subtropicheskikh plodovykh i orekhoplodnykh kultur). *Bulletin of the State Nikita Botanical Gardens*. 1981;(46):61-63. [in Russian] (Ядров А.А. Отдаленная гибридизация и экспериментальный мутагенез в селекции субтропических плодовых и орехоплодных культур. *Бюллетень Государственного Никитского ботанического сада*. 1981;(46):61-63).

Yadrov A.A., Chernobay I.G., Khokhlov S.Yu. Ionizing radiation in nut crop breeding (Ioniziruyushchaya radiatsiya v selektsii orekhoplodnykh kultur). *Works of the State Nikita Botanical Gardens*. 1987;102:72-79. [in Russian] (Ядров А.А., Чернобай И.Г., Хохлов С.Ю. Ионизирующая радиация в селекции орехоплодных культур. *Сборник научных трудов Государственного Никитского ботанического сада*. 1987;102:72-79).

Yadrov A.A. Popok N.G., Chernobay I.G. New almond cultivars for intensive horticulture (Novye sorta mindalya dlya intensivnogo sadovodstva). *Horticulture and Viticulture*. 1998;(3):20-21. [in Russian] (Ядров А.А. Попок Н.Г., Чернобай И.Г. Новые сорта миндаля для интенсивного садоводства. *Садоводство и виноградарство*. 1998;(3):20-21).

Информация об авторе

Александр Александрович Рихтер*, кандидат биологических наук, бывш. сотрудник, Никитский ботанический сад – Национальный научный центр Российской академии наук, 298648 Россия, Республика Крым, Ялта, Никита, Никитский спуск, 52, valgorina@yandex.ru

Information about the author

Alexander A. Richter, Cand. Sci. (Biology), ex-employee, Nikita Botanical Gardens – National Research Center of the Russian Academy of Sciences, 52 Nikitsky Spusk, Nikita, Yalta 298648, Republic of Crimea, Russia, valgorina@yandex.ru

Статья поступила в редакцию 30.05.2024; одобрена после рецензирования 28.11.2024; принята к публикации 03.12.2024.
The article was submitted on 30.05.2024; approved after reviewing on 28.11.2024; accepted for publication on 03.12.2024.

* Автор данной статьи – достойный продолжатель династии русских, советских, российских ученых.
Его дед – Андрей Александрович Рихтер (1871–1947) – приват-доцент Санкт-Петербургского университета, профессор Пермского, Саратовского, Московского университетов, член-корреспондент (1929), действительный член АН СССР (1932). Организатор и первый директор Института физиологии растений (ИФР) АН СССР (1934–1938). Его научные исследования заложили основу современных знаний о физиологических процессах растений. Среди его учеников А. А. Ничипорович (фотосинтез), Д. А. Сабинин (питание растений), К. Т. Сухоруков (проблемы иммунитета).
Его отец – Александр Андреевич Рихтер (1904–1981) – известный в мире селекционер в области субтропических и орехоплодных культур, автор более 30 поздноцветущих сортов миндаля ('Никитский 2240', 'Приморский', 'Десертный' и др.), послуживших основой выведения поздноцветущих генотипов с ранними сроками созревания плодов, многие из которых были отмечены золотыми медалями ВДНХ СССР, Лауреат Государственной премии СССР. Сформировал известную коллекцию миндаля; автор, организатор и руководитель второй в мире многолетней крупномасштабной программы по селекции и возделыванию этой культуры. Подготовил успешных последователей, что и описано в данной статье.
Сам Александр Александрович Рихтер родился 09.10.1948 в г. Ялта. В Никитском ботаническом саду работал с 1971 по 2011 г., старший научный сотрудник отдела физиолого-биохимических исследований и биотехнологии, кандидат биологических наук. Основные направления исследований – определение качества плодов косточковых и орехоплодных растений. При его участии были созданы и переданы в госсортоиспытание 10 сортов персика, абрикоса и алычи крупноплодной. Александр Александрович – автор и соавтор 187 публикаций, в том числе 8 книг. Александр Александрович уделял внимание подготовке молодых специалистов, работая как в Никитском ботаническом саду, так и в Ялтинском университете менеджмента. — *Ред.*

**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*
Корректура: *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 20.12.2024. Формат 70×100$^{1}/_{8}$.
Бумага офсетная. Печать офсетная.
Печ. л. 36,25. Тираж 100 экз. Заказ № 383/2.

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

Индивидуальный предприниматель Юшкевич Галина Викторовна
192286, Санкт-Петербург, Альпийский пер., д. 45