

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ
ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ
«ВЯТСКАЯ ГОСУДАРСТВЕННАЯ
СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННАЯ АКАДЕМИЯ»

На правах рукописи

Жилин Николай Александрович

**СОЗДАНИЕ ИСХОДНОГО МАТЕРИАЛА ДЛЯ СЕЛЕКЦИИ
ЯРОВОГО ЯЧМЕНЯ В УСЛОВИЯХ ВОЛГО-ВЯТСКОГО РЕГИОНА С
ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ МУТАГЕНЕЗА**

06.01.05 – Селекция и семеноводство сельскохозяйственных
растений

Диссертация на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель –
доктор биологических наук,
профессор, заслуженный
деятель науки РФ Дудин Г.П.
доктор сельскохозяйственных наук,
член-корреспондент РАН, заведующая
лабораторией селекции и первичного
семеноводства ячменя ФГБНУ ФАНЦ
Северо-Востока им. Н.В. Рудницкого
Щенникова И.Н.

Санкт-Петербург – 2021

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	4
ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ.....	8
1.1. Мутагены в селекции растений и история их применения	8
1.2. Физиологическое и мутагенное действие электромагнитного излучения красного диапазона на высшие растения	12
1.3. Соли натрия в физиологии и генетике растений	22
ГЛАВА 2. УСЛОВИЯ, МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ.....	27
2.1. Агроклиматическая характеристика Кировской области	27
2.2. Метеорологические условия в годы проведения опытов	28
2.3. Почвы опытного участка	43
2.4. Характеристика исходного материала используемого в опытах	44
2.5. Мутагенные факторы, методика выделения мутаций и наблюдения.....	45
2.6. Методы цитологических и биохимических исследований	49
ГЛАВА 3. РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ.....	52
3.1 Мутации ячменя в локусе <i>Waxy</i> , индуцированные карбонатом натрия, лазерным красным и дальним красным светом.....	52
3.2. Влияние карбоната натрия и излучения красного диапазона на семена и проростки ячменя в лабораторных условиях.....	54
3.2.1. Энергия прорастания, всхожесть семян, длина проростков и корней ячменя.....	54
3.2.2. Изменение содержания натрия, калия и хлорофилла в листьях ярового ячменя.....	57
3.3. Влияние карбоната натрия, красного лазерного излучения и дальнего красного света на рост и развитие ячменя в первом поколении.....	60
3.3.1. Всхожесть семян, продолжительность фенологических фаз развития и выживаемость растений ячменя в M_1	60
3.3.2. Изменение количественных признаков у растений ячменя в первом поколении.....	65

3.4. Изменчивость ярового ячменя во втором поколении.....	73
3.4.1. Частота и спектр хлорофилльных мутаций в M_2	73
3.4.2. Морфологическая и физиологическая изменчивость ярового ячменя во втором поколении	79
3.5. Мутационная и модификационная изменчивость ячменя в третьем поколении.....	87
3.6. Элетрофоретические спектры запасных белков у мутантных форм ячменя.....	96
3.7. Селекционная и хозяйственная ценность мутантных форм ячменя.....	99
3.8. Характеристика мутантов ячменя с хозяйственно-полезными призна- ками.....	107
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	111
ПРЕДЛОЖЕНИЯ ДЛЯ СЕЛЕКЦИОННОЙ ПРАКТИКИ.....	113
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....	114
ПРИЛОЖЕНИЯ.....	147

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность темы, степень её разработанности. Для решения селекционных задач в настоящее время необходим разнообразный исходный материал. Мутационная селекция, в отличие от традиционной селекции, может придать улучшение признака без значительного изменения генотипа и фенотипа растения. Эффективность применения нового сорта можно оценить различными параметрами: улучшение качества продукции (содержание питательных веществ, витаминов, масел, белков и других); улучшение качества сбора и переработки продукции (крупность зерна, отсутствие остей, пленок, лежкость плодов и другие); сокращение использования пестицидов и фунгицидов за счет применения сортов устойчивых к болезням и насекомым; экономия воды (короткая продолжительность роста и засухоустойчивость); новые качественные признаки (цвет цветка, плода, листа, аромат) и многие другие. Получение новых свойств и признаков растений позволяет повысить эффективность сельскохозяйственного производства, как на отдельном предприятии, так и регионе, стране, мире (Соловьев и др., 2009; Кротова, 2015; Chaudhary et al., 2019).

В течение последних семидесяти лет получено более 3000 мутантных сортов. Из них 60 % получены после 1985 года, порядка 70 % – это мутантные формы, а оставшиеся 667 сортов получены путем скрещивания с мутантами (Oladosu et al., 2016). Мутантные сорта были получены на 175 сельскохозяйственных культурах и видах растений, в том числе в наиболее важных и распространенных: рис, пшеница, ячмень, хлопок, рапс, подсолнечник, кунжут, банан и другие.

Например, мутант риса sd_1 полученный при помощи гамма лучей имел короткий стебель, при помощи скрещивания данный признак передан более 20 новым сортам. В результате только в Египте, применяя полукарликовые мутантные сорта, удалось повысить урожайность риса с 3,8 т/га до 8,9 т/га. Полученный полукарликовый сорт Giza 176 стал одним из ведущих сортов с потенциальной урожайностью 10 т/га (Tomlekova et al., 2014). В Индии при помощи гамма излучения получены сорта риса обладающие коротким стеблем, раннеспелостью и устойчивостью к низким температурам PNR-381 и PNR-102 (Ahloowalia, 2004).

Более 150 популярных сортов ячменя, используемых по всему миру, были получены от мутантных сортов Diamant и Golden Promise, полученных так же при помощи гамма лучей (Forster, 2001; Ohnoutkova, 2019). Кроме того, при помощи мутагенеза удалось получить сорта рапса с низким содержанием эйкозановой и экуровой кислот (Friedt, Snowdon, 2009); линии подсолнечника с высоким содержанием олеиновой кислоты и низким содержанием линоленовой кислоты в масле (Демурин и др., 2019); линии и сорта льна с низким содержанием линоленовой кислоты (Shima et al., 2014); высокоурожайные сорта хлопка (Liu, Yan, 2019).

В настоящее время ведутся работы по поиску малотоксичных мутагенов, дающих высокий выход селекционно-ценных мутаций у растений. Такими факторами являются излучения красного диапазона и соли натрия. Следует отметить, что эти мутагенные факторы ранее на растениях тестировали отдельно (Балахонцева, Дудин, 2017; Лаштабова и др., 2017; Abou-Dahab, 2019). В этой связи определенный научный интерес представляет изучение эффективности комплексного мутагенного действия излучения красного диапазона и солей натрия на выход мутантных форм.

Потребность в новом исходном материале для создания сортов ярового ячменя, адаптивных к условиям Волго-Вятского региона России, определяет актуальность темы исследований, её научное и практическое значение.

Объект исследования – яровой ячмень (*Hordeum vulgare* L.) – одно из первых растений введенное в культуру человеком (Zohary et al., 2012). Благодаря диплоидности, небольшому количеству хромосом и самоопылению яровой ячмень считают классическим объектом изучения.

Цель исследований – обосновать использование карбоната натрия и излучений красного диапазона, как эффективных мутагенных факторов, в создании новых генотипов ярового ячменя.

Для выполнения поставленной цели необходимо было решить следующие задачи:

- изучить влияние карбоната натрия и излучений красного диапазона в различных комбинациях на онтогенез растений ярового ячменя;
- выявить эффективные сочетания мутагенных факторов по выходу морфофизиологических мутаций у ячменя;

- оценить селекционную ценность новых мутантных линий ячменя.

Научная новизна исследований. Впервые в России научно обоснована возможность получения селекционно-ценных наследственных изменений на культуре ячменя при действии на семена раствором карбоната натрия различной концентрацией и в сочетании с лазерным красным светом (ЛКС) и дальним красным светом (ДКС).

Теоретическая и практическая значимость работы определяется важностью конечных результатов для селекционной практики. Создана и изучена по морфологическим и хозяйственно ценным признакам генетическая коллекция ярового ячменя, состоящая из 190 мутантных образцов. Научно обосновано применение карбоната натрия, ДКС и ЛКС для управления содержанием хлорофилла и органического натрия на первых этапах онтогенеза в проростках ячменя. Разработаны и предложены способы мутагенной обработки семян ярового ячменя с использованием карбоната натрия, ЛКС и ДКС. Получены мутантные формы ячменя, представляющие селекционную ценность по признакам скороспелости, высокой продуктивности и урожайности. Семнадцать мутантных образцов переданы в коллекцию ФГБНУ «Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н. И. Вавилова» (ВИР). Получен патент РФ от 27.10.2012 г. RU 2464779 на «Способ мутагенной обработки семян ячменя»

С использованием научно-теоретических разработок создано (в соавторстве) шесть мутантных форм ярового ячменя, перспективных для использования в селекционных программах на скороспелость, длину колоса, количество зерен в колосе, массу зерна с колоса и крупность зерна.

Мутант М 8-3-013 (Памяти Дудина) передан на государственное сортоиспытание, номер заявки на патент № 82980 / 7954589 от 30.11.2020.

Основные положения, выносимые на защиту:

- карбонат натрия, лазерное красное излучение и дальний красный свет вызывают мутации *Waxy*-гена ячменя;
- применение карбоната натрия, лазерного красного излучения и дальнего красного света в различных сочетаниях эффективно для увеличения мутационной изменчивости ячменя и отбора мутантных форм;

- новый исходный материал для селекции ярового ячменя.

Апробация работы. Основные результаты исследований по теме диссертации были доложены на Международных научно-практических конференциях: «Фотоника в сельском хозяйстве и природопользовании» (Москва, 2012), «Методы и технологии в селекции растений и растениеводстве» (Киров, 2014, 2016, 2017, 2018, 2019); на Всероссийской научно-практической конференции: «Инновационные технологии – в практику сельского хозяйства» (Киров, 2009), на научно-практических конференциях молодых ученых, аспирантов и соискателей «Науке нового века - знания молодых» (Киров, 2010, 2011, 2012); «Научное обеспечение развития АПК в современных условиях» (Ижевск, 2011); «Актуальные проблемы биологии и экологии» (Сыктывкар, 2011); «Актуальные вопросы аграрной науки: теория и практика» (Киров, 2014).

Работа по теме диссертационного исследования стала победителем на соискание грантов «Молодые новаторы аграрной России» в номинации агрономия (Москва, 2010); была отмечена дипломом I степени за доклад на международной научно-практической конференции молодых ученых, аспирантов и соискателей «Науке нового века – знания молодых» (Киров, 2012).

Личный вклад автора. Постановка проблемы, целей и задач исследований, экспериментальные работы, обработка, анализ и обобщение полученных результатов на 90% выполнены автором.

Публикации. По результатам исследования опубликованы 23 печатные работы, в том числе 5 статей в изданиях, входящих в перечень рецензируемых научных журналов, рекомендованных ВАК Минобрнауки РФ.

Структура и объем диссертации.

Диссертационная работа изложена на 171 страницах, содержит 32 таблицы, 18 рисунков, 21 приложение и состоит из введения, обзора литературы, описания условий, материалов и методов исследований, результатов и обсуждения, заключения, предложений для селекционной практики, списка использованной литературы, включающего 317 источников, из них 124 иностранных авторов.

1 ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1 Мутагены в селекции растений и история их применения

Рост численности населения планеты Земля требует ежегодного повышения производства продуктов питания. По данным Продовольственной и сельскохозяйственной организации Объединенных Наций (FAO) за последние два десятилетия численность населения увеличилась на 26,9 % и составляла на 2020 год 7,794 миллиардов человек (World Population Prospects, 2019). Кроме того, ежегодно увеличиваются площади, не пригодные для выращивания сельскохозяйственных растений. Согласно данным FAO в мире насчитывается 800 миллионов гектар таких почв, что составляет 6,2 % площади суши в мире (FAO, 2005). Прогнозы будущих изменений климата, а также неправильное использование мелиорации, показывают, что количество таких почв увеличивается (Al-Ali et al., 2019). Все это требует от ученых селекционеров создания новых сортов сельскохозяйственных культур, характеризующихся не только высокой урожайностью, но и адаптивностью к условиям выращивания. Создание нового сорта можно вести несколькими методами, используя отбор, гибридизацию, полиплоидию, мутагенез, генную инженерию. Один из эффективных методов создания исходного материала – индуцированный мутагенез.

Впервые о «мутации» упоминается в книге голландского ученого Hugo de Vries (Гуго де Фриз) «Мутации и периоды мутаций при происхождении видов» в 1901 году. По мнению автора, мутация – это прерывистое, скачкообразное изменение наследственности какого-либо признака (Mir et al., 2020). Однако в 1899 году русский ботаник Сергей Иванович Коржинский в своем труде «Гетерогенезис и эволюция. К теории происхождения видов. I» отметил, что все новые разновидности (кроме помесей) происхождения которых известно, возникли путем внезапных отклонений от чистых видов или гибридных форм. Данные отклонения автор назвал гетерогенезисом и привел огромное количество исторических фактов, когда одна особь, с неожиданно возникшим отклонением от нормальных родителей,

стала прародителем новой разновидности (Поздняков, 2020). Понятно, что работники из всех основных областей биологии, цитологии, эмбриологии, селекции растений и животных почувствовали актуальность и важность работы Гуго де Фриза.

Очень низкая частота естественного мутирования организмов не может быть основой селекционной работы в настоящее время. По мнению В.В. Моргуна (1996) с помощью экспериментального мутагенеза можно заставить «работать» скрытую часть спектра мутаций, получать стабильные генные состояния с новыми свойствами.

Еще в 1918 году Н.К. Кольцов под воздействием рентгеновских лучей получил мутации, но из-за гражданской войны и материальных трудностей ему не удалось их стандартизировать (Митрофанов, 2001).

Русские ученые Г.А. Надсон и Г.С. Филиппов впервые в 1925 году описали процесс искусственного получения мутаций у дрожжей (*Mucorgenevensis* и *Zugorhyches*) под действием лучей радия (Надсон и Филиппов, 1968). Затем Н.Ж.Мюллер в 1927 году получил под действием ионизирующего излучения разные типы мутантов дрозофилы (*Drosophila melanogaster*) и показал что R-лучи могут увеличить частоту мутаций в 150 раз. В дальнейшем, в 1946 году ему была присуждена Нобелевская премия по физиологии и медицине за открытие мутагенного действия рентгеновских лучей (Володин, 1975; Колчинский, 2019).

Большой прорыв в области использования искусственного мутагенеза в 1928 году произвел L.J. Stadler, продемонстрировав получение хлорофилльных мутаций у ячменя и стерильность кукурузы, с помощью рентгеновских лучей и лучей радия. Все эти открытия стали началом новой эпохи индуцированного мутагенеза (Stadler, 1928 a, b; Дудин, Лысиков, 2009).

В селекции зерновых культур возможность применения ионизирующего излучения впервые в начале 30 годов XX века продемонстрировали советские ученые Л.Н. Делоне и А.А. Сапегин. Они показали, что искусственные мутанты мягкой и твердой пшеницы могут быть хорошим исходным материалом в селекции растений (Mir et al., 2020). В 1935-1937 годах В. В. Дидусь провел большое число

опытов применения рентгеновских лучей на колосья ячменя. Им были получено до 8 % мутантных семей, половина из которых – хлорофилльные мутации (Кашеваров и др., 2004). Работы А. Густафссона в 30-х годах XX века на Свалевской селекционной станции в Швеции по разработке методов облучения растений, включая повторные воздействия на протяжении нескольких лет и отбора измененных форм, получили широкую известность (Gustafsson, 1941; Ohnoutkova, 2019). В 1939 году М.Ф. Терновский предложил применить рентгеновские лучи для ускорения селекционного процесса у табака и махорки (Терновский, 1939). Данные работы служили переходом от теоретических исследований к практическому применению мутагенеза.

Применение химических веществ в качестве мутагенов началось так же в 30-е годы XX века. Впервые В.В. Сахаров в 1932 под руководством Н.К. Кольцова обнаружил мутагенное действие йода у мухи дрозофилы (*Drosophila melanogaster*), затем М.Е. Лобашев и Ф.А. Смирнова выявили мутагенный эффект аммиака и уксусной кислоты (Эйгес, 2013).

Одновременно И.А. Рапопорт проводит целый ряд экспериментов на мухе дрозофиле, проверяя мутагенное действие различных соединений: ртути, серебра, мышьяка, бора, фтора, спиртов, аминокислот, ненасыщенных кислот, альдегидов и множества других соединений (Митрофанов, 2001).

В начале 40-х годов XX века И.А. Рапопорт обнаружил мутагенное действие формалина (12,2 % индуцированных мутаций) и этиленimina (в 5-6 раз большая частота мутаций, чем от гамма облучений). В 1946 году он публикует статью «Карбонильные соединения и химический механизм мутаций» (Рапопорт, 1946).

В этом же 1946 году Ш. Ауэрбах и Дж. Робсон установили сильное мутагенное действие иприта (25 % индуцированных мутаций у дрозофилы). Дж. Робсон обнаружил сходство между ожогами, вызываемыми действием иприта и рентгеновского облучения (Auerbach, Robson, 1946).

В начале 60-х годов прошлого века И.А. Рапопорт установил сверхвысокое мутагенное действие N-нитрозо- N-этилмочевина и N-нитрозо- N-метилмочевина в последующем эти соединения были названы «супермутагены» (Рапопорт, 1966).

Все эти исследования явились толчком для систематических исследований по химическому мутагенезу. Так же развитию химического мутагенеза способствовала простота использования, отсутствие специального оборудования, высокая частота мутаций, относительная дешевизна и доступность метода (Chaudhary et al., 2019).

С 1958 года по инициативе И.А Рапопорта в Институте химической физики стали проводить обработку посевного и посадочного материала различных сельскохозяйственных культур химическими мутагенами. Цель данных работ – создать разнообразный материал для отбора. Работа проводилась для всех научно-исследовательских учреждений Советского Союза (Пыльнева, 2000).

В 1965 году В.П. Никифоров (1965) обобщил и систематизировал химические мутагены в пять групп:

1. Ингибиторы предшественников нуклеиновых кислот.
2. Аналоги азотистых оснований.
3. Алкилирующие соединения.
4. Восстановители и окислители, свободные радикалы.
5. Акридиновые красители.

Также, обобщая результаты исследований, В.Г. Никифоров (1965) создал модель процесса мутагенеза, состоящую из 7 этапов:

1. Проникновение мутагена в клетку до молекул ответственных за возникновение мутаций.
2. Образование внутри клетки мутагенных производных.
3. Подготовка к реакции с ДНК.
4. Реакция мутагена с ДНК, возникновение «первичной мутации».
5. Стабилизация «первичной мутации», идущая при специфических условиях.
6. Реализация мутировавшего гена в качестве нового мутантного признака.
7. Сходство принципиальных явлений радиационного и химического мутагенеза, опосредованность реакций, развитие мутационного процесса во времени и существенная роль процессов восстановления в развитии мутации.

В качестве мутагенных факторов широко применяют рентгеновское и гамма-излучение, альфа- и бета-частицы, нейтроны, испускаемые радиоактивными элементами, химические вещества (колхицин, нитрозометилмочевина, азид натрия и многие другие), ультрафиолетовое и лазерное излучение, и другие. (Гуляев, Гужов, 1987).

Индукцированный мутагенез был использован для улучшения основных сельскохозяйственных культур, таких как пшеница, рис, ячмень, хлопок, арахис и другие (Wang et al., 2019).

Согласно базе данных ФАО/МАГАТЭ по мутантным сортам больше всего сортов и гибридов, полученных при помощи мутагенеза, зарегистрировано в Китае 810 сортов, Японии – 479 сорт, Индии – 341 сортов, Российской Федерации – 216 сортов, Соединенных Штатах Америки – 139 сортов. Среди культур подверженных мутагенным фактором лидером является рис *Oryza sativa* L. зарегистрировано 829 сортов (25,0 % всех сортов), кроме того результативно применяют мутагенез и на ячмене *Hordeum vulgare* L. – 310 сорта (9,3 %), пшенице *Triticum aestivum* L. – 253 сорта (7,1 %), сое *Glycine max* L. – 173 сортов (5,2 %), кукурузе *Zea mays* L. – 96 сорта (2,9 %), розе *Rosa* sp. – 67 сортов (2,0 %), хлопке *Gossypium* sp. – 48 сортов (1,5 %) (Совместная база данных ФАО/МАГАТЭ, 2020).

1.2 Физиологическое и мутагенное действие электромагнитного излучения красного диапазона на высшие растения

Электрическая активность клетки определяется в основном ионными процессами, происходящей на поверхности мембраны. Биоэлектрические потенциалы, генерируемые растением, задействованы в энергизации клеточных процессов, самоорганизации живых систем, выполняют информационную и регуляторную функции в клетках (Барышева, Пронин, 2019).

Рост и развитие растений находится под влиянием комплекса экологических факторов. В первую очередь это физические факторы: свет (спектр, интенсивность, продолжительность, периодичность), температура (величина и продолжи-

тельность), сила тяжести, магнитное поле, наличие влаги, питательных веществ, механические воздействия (Косулина и др. 2011).

Свет является одним из наиболее важных экологических факторов. Через считывание параметров света (плотность мощности энергии, длина волны, направление и продолжительность) растение получает информацию о своём окружении и, соответственно, корректирует рост и развитие, чтобы максимально увеличить свои шансы на выживание и размножение. В настоящее время известно, что световые сигналы воспринимаются, по крайней мере, через четыре различных фоторецептора: фитохром – поглощение волн с длиной волны 600-750 нм, криптохром – 320-500 нм, фототропины и неизвестный ультрафиолет В рецепторы – в области 282-320 нм (Sancar, 2003; Jiao et al., 2007; Essen et al., 2008; Yang et al., 2008; Carvalho et al., 2011; Serrano et al., 2017; Mao et al., 2019). Эти фоторецепторы воспринимают, интерпретируют и преобразовывают световые сигналы, с помощью различных внутриклеточных сигнальных путей, чтобы модулировать фотореакцию ядерной экспрессии гена, что в конечном итоге приводит к адаптивным изменениям на клеточном уровне и уровне целого организма (Li et al., 2011; Inoue et al., 2017; Legris et al., 2019). Тем не менее, общепризнано, что именно фитохром оказывает существенное влияние на рост и развитие растений, он наиболее изучен и охарактеризован, например, открыто пять генов, кодирующих фитохром в *Arabidopsis thaliana* (*phyA*, *phyB*, *phyC*, *phyD*, *phyE*) и *Solanum lycopersicum* (*phyA*, *phyB1*, *phyB2*, *phyE* и *phyF*); три в *Oryza sativa* (*phyA*, *phyB*, *phyC*) и *Ginkgo biloba* (*phyP*, *phyN*, и *phyO*); четыре в *Pinus elliottii* (*phyP1*, *phyP2*, *phyN*, *phyO*) (Бае, Чои, 2008). По меньшей мере три фитохрома, то есть *phyA*, *phyB* и *phyE* участвуют в контроле всхожести семян *Arabidopsis thaliana* (Haupt, Häder, 1994; Roux, 1994; Vince-Prue, 1994). Открытию фитохрома предшествовали работы по изучению влияния света на растения, уже к началу XX века обнаружены сотни светочувствительных растений (Видавер, 1982). Продолжаются исследования по изучению влияния света различного состава: импульсного концентрированного солнечного света (ИКСС), дальнего красного света, лазерного красного излучения и других.

Известно, что под влиянием ИКСС происходит увеличение урожайности озимой пшеницы, хлопка, риса, кенафа (Щербатенко, 1989; Gomkale, Zodape, 1999), кроме того происходит увеличение частоты хромосомных перестроек в клетках кукурузы, пшеницы и овса (Володин и др., 1984). Изменение числа хромосом, при опылении томата пыльцой обработанной ИКСС (Ключарева и др. 1974).

Все больший интерес среди ученых вызывает применение неионизирующего излучения, в особенности лазерного красного света длиной волны 632,8 нм. Его применяют для повышения всхожести семян, увеличения урожайности, увеличения сроков хранения продукции. Слово "лазер" составлено из первых букв английского словосочетания *Light Amplification by Stimulated Emission of Radiation*, означающего "усиление света по средством стимулируемого (вынужденного) излучения". Лазерное излучение обладает когерентностью (фаза излучения постоянна во времени и пространстве), монохроматичностью (строго определенная длина волны), поляризацией (фиксированная ориентация векторов электромагнитного поля в пространстве), высокой направленностью (очень малый угол расхождения луча). Теодор Мейман первым построил и запустил рубиновый лазер в 1960 году. В конце 1960 г. У. Джаван, С. Беннет и Ч. Херриотт создали лазер, работающий в инфракрасной области на ряде линий в районе 1 мкм. Однако наибольший интерес к газовым лазерам был вызван открытием генерации гелий-неонового лазера на красной линии 632,8 нм (Dadashzadeh, 2017; Khalkhal et al., 2020).

Существуют несколько типов лазеров:

1. Газовые. Многие газы и газовые смеси при возникновении в них электрического разряда начинают генерировать лазерное излучение. Их пучки характеризуются очень высокой степенью когерентности и малой расходимостью, близкой к теоретическому пределу. CO₂-лазеры - ИК-диапазон, гелий-неоновые лазеры - видимый красный свет, криптоно-фторные лазеры - УФ-диапазон.

2. Твердотельные. Лазерный эффект в твердом теле осуществляется благодаря наличию в нем примеси (например, окиси хрома в рубиновом лазере), кон-

центрация которой – единицы процентов. Такие лазеры излучают короткие импульсы очень высокой мощности. Длина волны 1060 нм.

3. Химические. В ходе некоторых химических реакций выделяется много энергии, и в конечных продуктах таких реакций оказывается достаточно возбужденных атомов, чтобы осуществить лазерную генерацию. Лазер этого типа - генератор на фтороводороде.

4. Полупроводниковые. Если через полупроводниковую структуру типа транзисторной пропускать электрический ток, то можно добиться лазерного эффекта. Габариты и выходная мощность полупроводниковых лазеров малы, но их КПД высок. Длина волны 300...30000 нм.

5. На красителях. Многие жидкие органические красители генерируют лазерное излучение при накачке ультрафиолетовым излучением, газоразрядными импульсными лампами и лазерами (обычно газовыми) непрерывного действия. Длина волны 340...1200 нм (Weber, 2019).

В настоящее время в исследованиях на растительных объектах предпочтение отдается действию гелий-неоновых, рубиновых и полупроводниковых лазеров, генерирующих красный свет в ближнем и дальнем красном диапазоне (Журба, Журба, 2010; Балахонцева, Дудин, 2017; Кириченко и др., 2017; Zhu et al., 2020).

Стимулирующее действие лазерного красного света (ЛКС) на энергию прорастания и всхожесть семян, продуктивность, повышения качества посадочного материала и регенерационных способностей различных культур, отмечено многими авторами на: ячмене (Инюшин и др., 1971; Дудин и др., 1978; Деков, 1985; Илиева, Ранков, 1987; Зобнина, 1988; Кривошеина, Дудин, 1995; Татур, 1996; Балахонцева, Дудин, 2017; Каримтай и др., 2018), пшенице (Кузнецов, 1986; Акимов и др., 1997; Долговых и др., 2016; Пикереня и др., 2018), овсе (Зобнина, 1988; Дворовенко, Колесников, 1995; Симонян, Пилтакян, 2017), овощных (Девятков, 1978; Букатый, Карманчиков, 1999; Гордеев, Брижанский, 2011; Даниловских, Винник, 2018) и других сельскохозяйственных культурах (Дворовенко, Колесников, 1995; Ольшевская и др. 1995; Трифонова, 2005; Пыленок и др., 2004; Нернап-

dez et al., 2004; Hernandez et al., 2005; Asghar et al., 2016; Krawiec et al., 2016; Asghar et al., 2017; Ершова, Родькина, 2019, Abou-Dahab et al., 2019). Кроме того, лазерное излучение в красной области спектра применяют для повышения устойчивости растений к болезням и вредителям (Зелененко, Кривошеина, 1997; Андросова, Журба, 2014; Андросова, Марченко, 2019), для изменения анатомических структур (Кайсын и др., 1987; Дудин, Лысков, 1990; Габова, 2002).

Предпосевная обработка семян ЛКС способствует повышению урожайности ячменя (Якобенчук, 1989; Rimaq, 1990; Умаров и др., 1991; Савина и др., 2015), овса (Дворовенко, Колесников, 1995), подсолнечника (Лиходедова, Новиченко, 1990; Диденко, Андросова, 2012), свеклы (Корниенко, 1990), пшеницы, томатов, огурца, лука, картофеля и других овощных и цветочных культур (Букатый, Карманчиков, 1999; Мохно и др., 2012; Киселев и др., 2013; Долговых и др., 2014; Братухина, 2016; Красильников и др. 2019).

Обработка лучами лазера черенков можжевельника, биоты восточной, облепихи, сливы, вишни, тиса ягодного перед посадкой повышает их укореняемость от 20 до 200 % (Балабак и др., 1979; Будаговский, Будаговская, 2019; Будаговский и др., 2019).

Применение лазера в качестве мутагена впервые проведено на арабидопсисе (Усманов и др., 1970). Установлено, что лазерное излучение вызывает хромосомные aberrации в клетках проростков лука-батуна (Рабкин, Тарасов, 1968; Тарасов, 1971), разнообразные хромосомные перестройки в клетках проростков томатов (Мусаев и др., 1971) и проса (Мышляков, 1985), семян кукурузы (Бляндур и др., 1979; Бляндур, 1987; Рудь и др., 1980), ячменя (Меньшикова, Скорняков, 1987; Чернова, 1989) и гвоздики (Шахов и др., 1972), огурца (Навроцкая и др., 2018).

В 1972 году в Кишиневском СХИ им М.В. Фрунзе были начаты работы по выявлению мутагенного эффекта гелий-неонового лазера на кукурузе (Бляндур, 1989). В 1976 году в Вятской ГСХА впервые получены разнообразные мутации при облучении семян ячменя низкоинтенсивным красным лазерным светом (Дудин, 1977, 1981, 1982).

Р.А.Найлэн (1967) предположил, что хлорофилльные мутации в той или иной степени характеризуют действие мутагена. Выявлено возникновение во втором поколении хлорофилльных нарушений у ячменя с частотами в пределах от 1,3 до 6,2 % под воздействием лазерного света. Не наблюдается зависимости выхода хлорофилльных мутаций от экспозиции луча лазера, его плотности и физиологического состояния обрабатываемых семян. В спектре хлорофилльных изменений преобладают мутации типа *striata*, *maculata*, *viridis* и *marginata* (Дудин, 1978, 1981, 1982, 1983, 1991а; Пуртова, 1993; Дудин, Кривошеина, 1994, 1995; Габова, Дудин, 1997). На кукурузе лазерный свет индуцировал хлорофилльные мутации с частотой от 21,0 до 30,0 % (Лысиков и др., 1978).

С помощью лазерного красного света получены мутационные изменения на томатах, огурцах, луке, свекле, кукурузе, гречихе, ячмене, пшенице, картофеле, хлопчатнике, плодовых, ягодных и цветочных культурах (Лысиков и др., 1975; Дудин, 1977, 1978, 1982; Шестопалова, 1977; Девятков, 1978; Бурилков, 1980; Инюшин, Стрельцова, 1980; Билоношко, Кармазин, 1981; Дмитриев, Страцкевич, 1986; Хохлов, Данилов, 1987; Черемисинов, Габова, 2004; Братухина, Мохно, 2007; Кривошеина, Дудина, 2009; Чернова и др., 2011; Емелев, 2019, Abaza et al., 2020).

Одновременно с первыми сообщениями о генетическом эффекте лазерного излучения стали высказываться предположения о возможных механизмах его действия. Хотя на данном этапе развития этого научного направления недостаточно данных, четко объясняющих механизм действия лазерного красного света. Существуют ряд гипотез:

1. Б.М. Рабкин, В.А. Тарасов (1968), В.В. Родионова, В.А. Тарасов (1969) объяснили процесс возникновения хромосомных aberrаций косвенным действием лазерного излучения на геном, нарушением определенных звеньев клеточного механизма, связанных с процессами репарации, что в конечном счете увеличивает частоту нарушений ДНК.

2. В.Н. Лысиков с соавторами (1975) на основе математического анализа выдвинули гипотезу резонансного механизма лазерного мутагенеза. Лучи лазера

имеют частоту, близкую по величине к частотам колебаний слабых связей ДНК и РНК с гистонами и негистонными белками, что обуславливает резонансный эффект при взаимодействии квантов лазерного излучения с биомолекулами. В результате возможны нарушения хода синтеза ДНК, распад или образование специфических связей, имеющих значимую роль в формировании генетического кода.

3. А.А. Шахов (1975, 1978, 1993) предположил, что энергия лазерного излучения накапливается в обработанных тканях в виде долгоживущих парамагнитных центров, способных в комплексе с нестабильными фотопродуктами изменять разность потенциалов и проницаемость биомембран, что может служить толчком к возникновению мутаций.

4. В.М. Инюшин (1975, 1978, 1989) высказал идею, что при низкоинтенсивном лазерном излучении создаются условия для двухфотонного и полифотонного поглощения квантов света с последующим их переизлучением в виде квантов ультрафиолетового излучения, мутагенное действие которых доказано. Внутриклеточное переизлучение красного лазерного света в ультрафиолет подтверждается и данными В.Г.Ольшевской с соавторами (1995). В.М. Инюшин с соавторами (1971) одними из первых показали большую биологическую эффективность когерентного и поляризованного света, чем некогерентного.

5. С.В. Конев (1975) и И.Д. Волотовский (1979) в качестве одного из механизмов регуляции жизненных процессов лучами лазера рассматривал структурную перестройку мембран с участием сети не ковалентных молекулярных взаимодействий в связи с монохроматичностью и когерентностью. При этом происходит избирательное возбуждение определенных колебательных подуровней в молекулах, которое приводит к изменению уровня функциональной активности клетки.

6. Л.Б. Рубин (1978) высказал гипотезу физического разрыва связей в молекулах вещества под действием лазера, что может быть одной из причин возникновения мутаций.

7. И.Н. Гырбу (1987) и А.Д. Ромашкан (1989) при облучении семян обнаружили в них повышение концентрации свободных радикалов, с чем и связали мутагенное действие когерентного излучения.

8. Е.Д. Кузнецов с соавторами (1986), Г.П. Дудин (1989, 1990, 1991б), В.Ф. Якобенчук (1989) предложили гипотезу возникновения мутаций под действием лазерного красного света через фитохром растений. В результате фотохимического возбуждения фитохромной системы изменяется проницаемость биомембран, происходит внутриклеточное перераспределение ионов, электрохимических биопотенциалов, ферментов и фитогормонов. В результате могут сложиться условия, благоприятные для возникновения мутаций: изменение электрического потенциала клетки, изменение рН среды, нарушение работы определенных ферментных систем (репликации, репарации), повышение содержания отдельных фитогормонов. Красный свет способствует увеличению содержания индолилуксусной кислоты (Кузнецов и др., 1986), гиббереллинов (Reid et al., 2002), абсцизовой кислоты (Leopold, La Favre, 1989), проявляющих мутагенное действие (Дудин, Мальцев, 1986; Дудин, 1990; Пуртова, 1994; Дудин, Габова, 2000; Кривошеина, Пуртова, 2004).

Влияние красного света на прорастании семян было обнаружено в опытах Harry Borthwick и его коллегами на салате в 1952 году. При облучении семян красным светом ($\lambda=660$ нм) всхожесть составляла практически 100 %, дальний красный свет ($\lambda=730$ нм) тормозил реакцию прорастания. При последовательном освещении красным - дальним красным - красным семена прорастают, но если последнюю вспышку света заменить на дальнюю красную, то прорастание замедлялось. Они выдвинули гипотезу, что существует пигмент-рецептор, который обладает свойством «переключаться» при действии внешнего стимула: красного или дальнего красного света (Borthwick et al., 1952).

В начале 60 годов XX века Л. Батлер и С. Б. Хендрикс выделили в чистом виде фоторецептор фитохром (phyton - растение; chromos - краска, пигмент) и охарактеризовали его (Алехина и др., 2007).

Фитохром – это сложный белок хромопротеид, состоящий из хромофора и белковой молекулы которая погружена в бислой цитоплазматической мембраны (Лапко и др., 1991; Пикеринг, 1999). Фитохром существует в двух взаимопревращающихся формах. $\Phi_{\text{ДК}}$ (Φ_{730}) стимулирует физиологическую активность, высокая концентрация его поддерживается красным излучением в диапазоне 600...700 нм. $\Phi_{\text{К}}$ (Φ_{660}) неактивный, химически стабильный, поглощает красный свет и переходит в $\Phi_{\text{ДК}}$, изменяя конформацию биомембраны. Обратный переход возможен при облучении дальним красным светом (700...780 нм), либо в темноте, но медленно (Конев, 1975; Smith, 1982; Воскресенская, 1988; Полевой, Саламатова, 1991; Legris et al. 2019). Все реакции метаболизма растений, которые управляются фитохромной системой зависят от соотношения $\Phi_{\text{ДК}}/\Phi_{\text{К}}$ и от концентрации $\Phi_{\text{ДК}}$ (Третьяков и др., 2000).

Впервые деполяризацию мембраны в диапазоне от 10 до 60 mV на воздействие красного и синего света зафиксировали на *Samanea pulvini* (Racusen, Satter, 1975), *Nitella opaca* и *Nitella flexilis* (Weisensee, Ruppert, 1977), *Onoclea sensibilis* L. (Racusen, Cooke, 1982) и клетки эпидермиса *Pisum sativum* (Elzenga et al., 1995).

Г.П.Дудин и О.С.Кривошеина (1994, 1995) выявили, что стимулирующее действие красного лазерного излучения на всхожесть семян ячменя сорта Дина снимается последующей обработкой дальним красным светом. У ячменя сорта Зазерский 85 такой зависимости выявлено не было.

Способность ингибирования прорастания семян многих дикорастущих и некоторых культурных растений дальним красным светом отмечена на: салате (Vanderwoude, 1993), огурцах, томатах, (Числова, Кукушкин, 1989; Kyriacos, Kendrick, 1991; Lercari, Lipuccidi, 1991), табаке (Полевой, Саламатова, 1991). Семена ячменя реагируют на ДКС или нейтрально или повышением всхожести (Кривошеина, Дудин, 1995).

Прорастание семян включает в себя поглощение воды, набухание, разрастание эмбриональной части, разрыв семенной оболочки (Лебедев, 1988; Bewley, Black, 1994). Н. Грин, У. Статус, Д. Тейлор (1993) охарактеризовали прорастание, как приведение осевой части зародыша в состояние непрерывного роста и начало

дифференциальной транскрипции генома, то есть осуществление новых генетических программ. Поступление воды в семена имеет трехфазный характер:

- 1) быстрое поглощение воды 58...59 %. Физическое набухание, продолжительность 0,5...2,5 часа.
- 2) лаг-фаза, уровень оводненности возрастает медленно до 74 % воды. Физиологическое набухание, продолжительность фазы 4...5 часов;
- 3) более быстрое повышение оводненности по сравнению с лаг-фазой (Грин и др., 1993; Обручева, Антипова, 1997).

Одновременно с увеличением оводненности происходит активация основных метаболических процессах, как в осевых органах, так и в семядолях. Запускаются биохимические процессы, обеспечивающие прорастание семян (Брукер и др., 1982; Bewley, Black, 1994; Рогожин и др., 1998). По данным R.B. Taylorson и S.B. Hendricks (1972) активация фитохрома происходит при влажности 17...19 %, а синтез мРНК по данным Н.В. Обручаевой и О.В. Антиповой (1997) при 42...47 %.

Набухающие семена чрезвычайно чувствительны к условиям внешней среды (Кан, 1982; Драговцев и др., 1995; Roychowdhury, Tah, 2013). Еще Ж. Браше (1961) предположил о существовании критической точки в митотическом цикле в раннем эмбриогенезе растений.

ДНК в сухом семени является матрицей для всей ранней транскрипции РНК, от её целостности на ранних стадиях прорастания зависит точность транскрипции генома (Осборн, 1982).

В зрелых сухих семенах клетки зародыша находятся в периодах G_1 и G_2 , преобладает период G_1 . При замачивании семян в G_1 происходят процессы подготавливающие синтез ДНК: активация генов, синтез ферментов, белка, пуриновых и пиримидиновых оснований, определяющие переход из G_1 в S-период (Браше, 1961; Осборн, 1982; Якушкина, 1993; Обручаева и Антипова, 1997).

Наивысшая чувствительность к мутагенам наблюдается у замоченных семян через 12-16 часов, клетки вступают в S период интерфазы, происходит синтез ДНК (Natarajan, Shivasanhar, 1965; Савин, 1972). Большее количество мутаций,

под действием мутагенов возникает в S-фазе, чем в фазах G_1 и G_2 (Сергиевская и др., 1985; Светлева, Аладжаджиян, 1996). От выхода из состояния G_1 до начала митозов происходит время, равное $S + G_2$ - периодам – у ячменя – 10 часам (Данович и др., 1982). В связи с этим при прохождении данных периодов очень важно в какой среде находится растительный объект.

1.3 Соли натрия в физиологии и генетике растений

Более 30 % сельскохозяйственных земель во всем мире засолены (Zhu et al., 1997; Zhu, 2001; Munns, 2005; Zörb et al., 2019). Засоленные почвы содержат разные соли, такие как Na_2SO_4 , $MgSO_4$, $CaSO_4$, $MgCl$, KCl и Na_2CO_3 , но, как правило, доминирует $NaCl$ (Flowers et al., 1977). В условиях избытка солей меняется интенсивность и направленность обмена веществ, образуются и накапливаются промежуточные продукты обмена, которые не свойственны нормальному организму, повышается содержание некоторых аминокислот, сульфоксидов, перекиси водорода, гидроксил-радикалов, супероксиданионов, что может приводить к генотоксичности, то есть повреждениям ДНК (Xiong et al., 2002). Б.П. Строганов совместно с соавторами (1970) отмечают появление в клетке токсических веществ (аммиак, диамины и др.), одновременно появляются и другие, выполняющие защитные функции (сахара, органические кислоты и другие), происходит изменение обмена веществ. Таким образом, клетка либо гибнет, либо формирует механизмы адаптации, включающие изменения функциональной организации растения. Происходит изменение органелл, образуется наиболее устойчивы к солям митохондрии, ядра, наименее устойчивы хлоропласты (Косулина и др., 2011). Анионы HCO_3^- более токсичны, чем анионы хлора и сульфатов (Третьяков и др., 2000).

Концентрация Na^+ в клеточном соке составляет 2 - 4 % от концентрации в почвенном растворе (Tester, Davenport, 2004). В цитоплазме клеток растений поддерживается концентрация калия на уровне 100 - 200 мМ, натрия 10 - 30 мМ (Schachtman, Liu, 1999). Часто подавление роста большинства культур наблюдается уже при концентрации Na^+ выше 40 мМ (Zhu, 2001; Munns, 2005). Калий явля-

ется наиболее распространенным катионом в клетках растений и составляет 6 - 10 % от сухого веса, участвует в многочисленных функциях, таких как регулирование осмотического и тургорного давления, электрического потенциала мембраны, движения устьиц. Калий регулирует pH в цитозоле, активирует более 50 важнейших ферментов для многочисленных обменных процессов, в том числе фотосинтеза, окислительного метаболизма, синтез белка, и других, которые не могут заменить Na^+ (Wyn-Jones, Gorham, 1986; Bhandal, Malik, 1988; Marschner, 1995). Таким образом, K^+ имеет важное значение в поддержании оптимального метаболизма клетки.

Токсичность Na^+ обусловлена нарушением важного физиологического процесса, как в клетке, так и во всем растении – калийного гомеостаза (Flowers, Lauchli, 1983; Watad et al., 1991; Gaxiola et al., 1992; Warne et al., 1996; Zhu et al., 1998; Santa-Mari'a, Epstein, 2001; Peng et al., 2004; Cakmak, 2005; Kader, Lindberg, 2006; Kronzucker et al., 2006; Takahashi et al., 2007). Отмечено, что ионы натрия обладают токсическим действием для нормального функционирования флоэмы (Davenport et al., 2005). Имеются данные, что высокая концентрация ионов Na^+ приводит к снижению биомассы ячменя, уменьшению содержания хлорофилла, изменению проницаемости клеточных мембран (Jixun, 1998). Так как калий и натрий в ионизированном состоянии не отличаются друг от друга по заряду и числу создаваемых ими координационных связей. Однако, липиды хорошо различают K^+ и Na^+ благодаря различиям в их гидрофобности (Болдырев, 1998).

На уровне тканей растения соотношение K^+/Na^+ служит отличным показателем устойчивости растений к засолению, чем выше коэффициент, тем выше толерантность (Flowers, Hajibagheri, 2001; Cakmak, 2005; Genc et al., 2007; Chen et al., 2007b). Широкое признание получило предложение, что высокий коэффициент K^+/Na^+ именно в цитозоле имеет решающее значение для выживания растений при засолении, в то время как снижение этого коэффициента свидетельствует о начале солевого стресса и ослабление роста (Hajibagheri et al., 1987; Hajibagheri et al., 1989; Maathuis, Amtmann, 1999; Flowers, Hajibagheri, 2001; Carden et al., 2003; Peng et al., 2004; Kader et al., 2006; James et al., 2006; Chen et al., 2007a; Davenport

et al., 2007; Obata et al., 2007; Takahashi et al., 2007). В нормальных физиологических условиях у растений поддерживается высокий K^+/Na^+ коэффициент. Поддержание концентраций ионов в цитоплазме основывается на балансе входящих и выходящих потоков этого иона. Учитывая, что разность потенциалов на мембране составляет -140mV , увеличение внеклеточной концентрации Na^+ создаст большой электрохимический градиент в пользу пассивного транспорта Na^+ в клетку (Higinbotham, 1973). В настоящее время Na^+ предположительно поступает в растение через ионные каналы с помощью переносчиков (Алехина и др., 2007; Munns et. al., 2020):

1. Входные K^+ каналы (inward rectifying) – активизируется при гиперполяризации плазматической мембраны (трансмембранный электрический потенциал становится более отрицательным). Примером служит ген входных K^+ -каналов – AKT1, выделенный из корней *A. thaliana*.

2. Выходные K^+ каналы (outward rectifying) – активизируется при деперполяризации плазматической мембраны (трансмембранный электрический потенциал смещается в сторону положительных значений). Примером служит ген – KCO1, выделенный из *A. thaliana*.

3. Потенциалнезависимые катионные VICканалы (voltage-independent channel) – обладают низкой K^+/Na^+ селективностью. Внося наибольший вклад в поглощение Na^+ .

4. Высокоафинные K^+ - транспортеры, такие как HKT1 (highaffinity K^+ transporters 1) идентифицирован в корнях пшеницы и AtKUP1 (*Arabidopsis thaliana* K^+ uptake) в корнях арабидопсиса, так же обнаружены в ячмене. Данные белки переносят два иона в одном направлении (симпорт).

Кроме того, Na^+ может поступать через малоселективные Ca^{2+} - каналы, способные переносить одновалентные катионы (White, Broadley, 2003)

После поступления Na^+ в клетку, для поддержания низкого уровня натрия в цитоплазме растение вынуждено изолировать его в первую очередь в вакуоль через тонопласт, затем через плазматическую мембрану в экстрацеллюлярное про-

странство, различными механизмами (Tester, Davenport, 2003, Алехина и др., 2007; Munns et. al., 2020):

1. Na^+/H^+ - антипортер плазматической мембраны – механизм ион-обменной диффузии. Переносит Na^+ из цитоплазмы в наружную среду в обмен на H^+ . Выделен ген SOS1 из *A. thaliana*.

2. Первичный Na^+ - насос (Na^+ -АТФаза) – транспортирует Na^+ в наружную среду за счет энергии фосфатных связей АТФ. Выделен у дрожжей *S. cerevisiae* и водорослей. У растений не обнаружен.

3. Na^+/H^+ - антипортер тонопласта. Переносит Na^+ из цитоплазмы в вакуоль в обмен на H^+ . Выделен ген AtNHX из *A. thaliana*.

4. H^+ -АТФаза – переносит H^+ из цитоплазмы в вакуоль, генерируя совместно с Na^+/H^+ - антипортером градиент электрохимического потенциала на тонопласте.

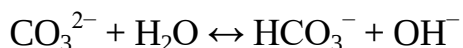
Кроме того, Na^+/H^+ - антипортеры обнаружены не только в тонопласте, но и в других мембранах растительных клеток, поэтому они способны контролировать концентрацию ионов не только в цитозоле, но и в других внутриклеточных компартментах (Apse et al., 2003; Shi et al., 2000). В условиях засоления и засухи Na^+/H^+ - антипортеры поддерживают осмотический баланс клеток, за счет перемещения осмотически активных веществ в вакуоль (Raush et al., 1996; Apse et al., 2003). Таким образом, ионы натрия пассивно поступают в клетки по различным каналам. Чтобы вывести Na^+ из клетки растению необходимо затратить энергию, задействовав специальные помпы и переносчики.

Ячмень, рожь, хлопок, рис, томат, кукуруза, соя, бобы относят к группе растений, которые могут только в ограниченной степени замещать K^+ на Na^+ , при этом натрий не оказывает стимулирующего влияния на их рост. К этой группе относят и другие галофиты и гликофиты, рост которых подавляется в присутствии 100 mM NaCl (Marschner, 1995; Whiter, Broadley, 2001).

В последнее время, учеными во всем мире широко применяется азид натрия (NaN_3) в качестве мутагена на различных культурах. R. A. Nilan впервые использовал азид натрия как мутаген на ячмене еще 1973 году (Nilan et al., 1973). Эффектив-

ность применения азидата натрия была оценена на различных культурах: пшеница, овес, горох, томат, кукуруза, нут, рис, соя и др. (Sander et al., 1978; Adamu, Aliyu, 2007; Goyal, Khan, 2010; Srivatava et al., 2011; Kulthe, Kothekar, 2011; Лаштабова и др., 2017).

Карбонат натрия (Na_2CO_3) – натриевая соль угольной кислоты. В водном растворе карбонат натрия гидрализуется, это обеспечивает щелочную реакцию среды. В ионной форме уравнение гидролиза имеет следующий вид:



Эксперименты проведенные J. A. J. Stolwijk и K. V. Thimann (1957) показали, что относительно низкие концентрации CO_2 и HCO_3^- в почве сильно тормозят рост корневой системы гороха. Н. М. Abd El-samad и М. А. К. Shaddad (1996) доказали более высокую токсичность Na_2CO_3 по сравнению с NaCl и Na_2SO_4 на горохе. Отмечена токсичность HCO_3^- в опытах на сое и других культурах (Coulombe, 1984; Mengel, Geurtzen, 1986).

Приведенные данные свидетельствует, что красный, дальний красный и карбонат натрия оказывают разнообразное и сложное влияние на рост и физиологические процессы растений. Реакции на данные воздействия наблюдаются как на уровне семян, так и вегетирующих растений. Происходит воздействие на отдельные органы и ткани, процессы обмена веществ, роста, дифференцировки и размножения. Влияние сигналов видимого света на содержание гормонов в клетках и тканях растений, нарушает процесс репликации ДНК и обуславливает появление мутаций. Актуально изучение реакции семян и растений ярового ячменя в ряде поколений на предпосевную обработку карбонатом натрия, красным и дальним красным светом, в связи с процессами мутагенеза. Также важно изучение эффективности указанных факторов при использовании их для создания исходного материала ячменя.

ГЛАВА 2 УСЛОВИЯ, МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

2.1 Агроклиматическая характеристика Кировской области

Географически, территория Кировской области, расположена на северо-востоке Европейской части России между 56^0 и 61^0 северной широты и 41^0 и 54^0 восточной долготы и занимает 120,8 тыс. км². Значительная вытянутость области с севера на юг обусловили значительное её разнообразие на территории всего комплекса природных условий. Годовой радиационный баланс колеблется от 22 ккал/см² на севере и до 25 ккал/см² на юге. Количество атмосферных осадков уменьшается в направлении с северо-запада на юго-восток (Ашихмина и др., 2001).

Климат региона – умеренно-континентальный с преобладанием антициклонной погоды и большими колебаниями температур и осадков. Среднегодовая продолжительность солнечного сияния 1500...1600 часов. Продолжительность периода активной вегетации, когда среднесуточная температура воздуха устанавливается выше 10°C, на севере равна 106, на юге - 145 дням. Сумма осадков за год составляет 400...500 мм на крайнем юге и 550...625 мм на северо-западе и севере, за период вегетации соответственно 250...300 и 320...400 мм (Тюлин, Копысов, 1994; Фигурин, 1998).

Континентальность климата Кировской области нарастает в восточном и юго-восточном направлениях, характеризуется продолжительной многоснежной холодной зимой и умеренно теплым летом. Весна отличается неустойчивым температурным режимом. В теплый период под влиянием антициклона может возникнуть длительное отсутствие осадков и засуха.

Гидротермический коэффициент составляет 1,4. Сумма активных температур (выше 10°C) 1500...2200°C, что обеспечивает созревание яровых зерновых культур. Безморозный период в северных регионах области 100...110 дней, в южных 126...132 дней. Сумма осадков за май-сентябрь составляет 320...400 мм.

На территории области, которая составляет 12 млн. га, выделяют шесть агропочвенных подзон в трех агроклиматических зонах: северная, центральная и южная. Город Киров расположен в центральной зоне.

Северная агроклиматическая зона является наиболее холодной и влажной. Зона почти целиком располагается в полосе избыточного увлажнения. Сумма активных температур этой зоны составляет 1500...1700°C. Период активного роста сельскохозяйственных культур всего 105...115 дней.

Центральная агроклиматическая зона характеризуется умеренно теплым и влажным климатом. Наибольшее количество осадков выпадает в центральной части. Сумма активных температур составляет 1700...1940°C, продолжительность активного роста 116...120 дней. Центральная зона поделена на две подзоны – западную и восточную, которые характеризуются различной влагообеспеченностью. Западная подзона достаточно обеспечена осадками в период активного роста растений, однако по годам выпадение осадков неравномерно. Восточная подзона характеризуется неравномерным выпадением осадков за вегетационный период. Наблюдаются суховеи и засухи.

Южная агроклиматическая зона более всех обеспечена теплом, но меньше обеспечена влагой, чем северная и центральная. Сумма среднесуточных температур выше 10°C составляет 1900...2200°C. Период активного роста растений длится 126...132 дней.

Учебно-опытное поле Вятской ГСХА, где проводились полевые опыты в 2009...2019 гг., расположено в 5 км юго-западнее г. Кирова и входит в западную подзону центральной агроклиматической зоны.

2.2 Метеорологические условия в годы проведения опытов

По данным Кировского областного центра по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды в мае 2009 года наблюдалась ровная, сравнительно тёплая погода, средняя температура за месяц составила 12,6°C, что на 2,6°C выше

климатической нормы (таблица 1). Наблюдалось слабое выпадение осадков в течение месяца, 69 % от нормы.

Таблица 1 – Метеорологические условия 2009 года (г. Киров)

Месяц	Среднесуточная температура по декадам, °С				Отклонение от нормы	Осадки, мм		Сумма эффективных температур, °С
	I	II	III	за месяц		за месяц	в % от нормы	
Май	12,3	12,5	12,9	12,6	2,6	35	69	276
Июнь	15,1	20,0	15,7	16,9	1,8	115	183	582
Июль	13,5	20,5	18,2	17,4	-0,5	63	80	1004
Август	14,5	17,4	14,3	15,4	0,1	95	140	1324

Погодные условия июня благоприятствовали росту и развитию растений, средняя температура составила 16,9°С, что на 1,8°С выше климатической нормы. Часто проходили кратковременные дожди, иногда с грозами. За июнь выпало 115 мм осадков, что составило 183 % от нормы. Сумма эффективных температур в июне достигла 582°С, что на 50°С выше средних многолетних величин.

В июле наблюдалась неустойчивая погода, с низкой температурой в начале месяца (13,5°С). Среднесуточная температура за месяц составила 17,4°С, что ниже нормы на 0,5°С. В течение месяца дожди выпадали редко. Сумма осадков составила 63 мм – 80 % от нормы. Сумма эффективных температур превысила норму на 80°С и оставила 1004°С.

Август 2009 отмечен неустойчивой, но теплой погодой, средняя температура составила 15,4°С, что незначительно выше нормы. Осадки превысили норму на 42 % за счёт кратковременных ливневых дождей в начале месяца и частых продолжительных дождей, начиная со второй декады. Сумма эффективных температур 1324°С, превышала среднюю многолетнюю величину на 60-150°С.

Метеоусловия 2009 года способствовали формированию высокого урожая ячменя.

В мае 2010 года наблюдалась контрастная от теплой до заморозков, как с сухими, так и дождливыми днями погода. Средняя температура за месяц составила 15,7°C (таблица 2), что на 5,7°C выше климатической нормы. Осадки отмечались в большинстве первой пятидневки и третьей декады мая. В сумме за май выпало 39 мм осадков, что составило 76 % от нормы.

Таблица 2 – Метеорологические условия 2010 года(г. Киров)

Месяц	Среднесуточная температура по декадам, °С				Отклонение от нормы	Осадки, мм		Сумма эффективных температур, °С
	I	II	III	за месяц		за месяц	в % от нормы	
Май	15,0	17,2	14,9	15,7	5,7	39	76	371
Июнь	15,0	15,6	20,9	17,2	1,8	125	198	736
Июль	21,8	21,6	25,7	23,1	5,2	9	11	1297
Август	27,2	17,3	12,1	18,6	2,5	51	76	1718

Погодные условия в июне можно охарактеризовать как аномальную по температуре с частыми грозовыми дождями и сильным ветром в первой, второй и сухой жаркой в третьей декаде. Средняя температура за месяц составила 17,2°C, что на 1,8°C выше климатической нормы. Сумма эффективных температур к 30 июня составила 736°C, что на 175-278°C больше средней многолетней величины. В течение первых двух декад июня осадки выпадали часто, местами ливневые дожди разной интенсивности, в третьей декаде было сухо. В сумме за июнь выпало 125 мм осадков, что составило 198 % от нормы.

В июле преобладала аномально жаркая сухая погода. Средняя за месяц температура 23,1°C, что выше климатической нормы на 5,2°C. Во второй половине

месяца метеорологические условия достигли критериев атмосферной засухи. За июль выпало 9 мм осадков, ливневого характера, что составило 11 % от нормы.

В августе наблюдали контрастную по температуре с частыми кратковременными осадками погоду в конце месяца, что значительно затрудняло уборочные работы. Средняя температура составила 18,6°C, что выше нормы на 2,5°C. Сумма эффективных температур к 31 августа достигала 1718°C, что на 255-574°C больше средней многолетней величины. Осадки были отмечены лишь с конца второй декады месяца с снижением температуры. В итоге за месяц выпало 51 мм осадков, что составляет 76 % от нормы.

Условия вегетации растений 2010 года изменялись от средне благоприятных до неблагоприятных.

Май 2011 года отмечен неустойчивой от аномальной теплой до холодной с сильными заморозками, преимущественно сухой погодой. Средняя температура за месяц составила 12,7°C (таблица 3), что на 1,7°C выше климатической нормы.

Таблица 3 – Метеорологические условия 2011 года(г. Киров)

Месяц	Среднесуточная температура по декадам, °C				Отклонение от нормы	Осадки, мм		Сумма эффективных температур, °C
	I	II	III	за месяц		за месяц	в % от нормы	
Май	13,0	8,8	16,1	12,7	1,7	45	87	258
Июнь	16,5	13,0	20,7	16,7	0,6	86	124	610
Июль	21,2	19,9	22,4	21,2	2,8	91	114	1113
Август	16,9	18,6	13,2	16,1	0,6	19	28	1458

Первая декада мая была очень теплой (днем 19-25°C, ночью 6-12°C), вторая декада была холодной с среднесуточной температурой 3-9°C, в третьей декаде преобладала теплая и очень теплая погода, днем 19-25°C, ночью 5-12°C. В большинстве дней мая было сухо. В третьей декаде мая отмечено 68,9 % всех осадков

за месяц. В сумме за май выпало 45 мм осадков, что составило 87 % от нормы. Наблюдалось 11 засушливых дней с минимальной относительной влажностью воздуха ниже 30 %.

В июне 2011 года отмечена неустойчивая, в первой и второй с частыми дождями, а в третьей декаде преимущественно сухая с изредка грозовыми дождями погода.

Средняя температура за месяц составила 16,7°C, что на 0,6°C выше климатической нормы. Сумма эффективных температур к 30 июня составила 610°C, что на 17-75°C больше средней многолетней величины. В течение первых двух декад июня осадки выпадали часто, в третьей декаде было сухо. В сумме за июнь выпало 86 мм осадков, что составило 124 % от нормы.

В июле преобладала теплая с частыми ливневыми дождями погода. Средняя за месяц температура 21,2°C, что выше климатической нормы на 2,8°C. За июль выпало 91 мм осадков, что составило 114 % от нормы. Наибольшее количество осадков 52 мм выпало в первой декаде месяца, а в третьей декаде июля 9 мм. Сумма эффективных температур к концу июля составила 1113°C, что на 95-198°C больше средней многолетней величины.

В августе 2011 года отмечена неустойчивая, от жаркой до прохладной с заморозками, преимущественно сухая погода. Средняя температура составила 16,1°C, что выше нормы на 0,6°C. Сумма эффективных температур к 31 августа достигала 1458°C, что на 100-199°C больше средней многолетней величины. 63,2 % осадков выпали в третьей декаде месяца с снижением температуры. В итоге за месяц выпало 19 мм осадков, что составляет 28 % от нормы.

Условия вегетации 2011 года изменялись от средне благоприятных до неблагоприятных.

В мае 2012 года была контрастная от прохладной, с заморозками, до очень теплой, как с сухими, так и с дождливыми периодами погода. Средняя температура за месяц составила в Кирове 12,9°C (таблица 4).

Во второй декаде установилась теплая погода с дневной температурой до 27-28°C. В третьей декаде температура воздуха понизилась, отмечали ночные за-

морозки до -1°C в воздухе. Сумма эффективных температур составила на 31 мая $348,9^{\circ}\text{C}$. Существенные осадки отмечались в первой и третьей декадах месяца, во второй декаде было сухо. За месяц в районе г. Кирова выпало 32,8 мм осадков (30 % нормы).

Таблица 4 – Метеорологические условия 2012 года (г. Киров)

Месяц	Среднесуточная температура по декадам, $^{\circ}\text{C}$				Отклонение от нормы	Осадки, мм		Сумма эффективных температур, $^{\circ}\text{C}$
	I	II	III	за месяц		за месяц	в % от нормы	
Май	8,5	15,5	14,6	12,9	2,1	32,8	30	348,9
Июнь	15,7	18,6	17,7	17,3	0,9	103	147	718,9
Июль	19,4	21,5	17,3	19,3	1	103	123	1163
Август	21,0	16,3	12,8	16,6	1,4	62	87	1522

В июне отмечена неустойчивая, от умеренно-теплой до жаркой, как с дождями, так и с сухими периодами погода. Температура воздуха достигала во второй декаде $27-28^{\circ}\text{C}$ в дневные часы, в ночные – опускалась до 13°C и составила в среднем за месяц $17,3^{\circ}\text{C}$. Сумма эффективных температур к концу месяца составила $718,9^{\circ}\text{C}$. За месяц количество осадков составило 103 мм (147 % нормы) основная их часть выпала в первой и третьей декадах июня, при этом наибольшее их количество на опытном поле было в третьей декаде (50 мм).

В июле преобладала неустойчивая, от умеренно-теплой до жаркой, преимущественно сухая погода. Температура воздуха достигала $33-34^{\circ}\text{C}$, что выше среднего многолетнего показателя. В среднем за месяц она была $19-19,3^{\circ}\text{C}$. Сумма осадков составила в городе Кирове 103 мм (123 % нормы). Сумма эффективных температур на 31 июля составила 1163°C .

В первой половине августа преобладала теплая, временами жаркая, сухая и лишь в отдельные дни с дождями, во второй половине – умеренно-теплая с участвовавшими дождями погода. Средняя за месяц температура составила 16,6°C. В третьей декаде месяца среднесуточная температура была ниже 15°C, что указывает на окончание наиболее теплой части вегетационного периода. Более 50 % осадков (38 мм) в районе опытного поля академии выпало в третьей декаде. Общее их количество составило 62 мм или 87 % нормы. На 31 августа сумма эффективных температур составила 1522°C.

Май 2013 года отмечен неустойчивой по температуре, от прохладной с заморозками до очень теплой, с частыми в первой и редкими осадками во второй его половине погодой. Средняя температура за месяц составила 12,5°C, что выше климатической нормы на 1,7°C (таблица 5). В первой половине месяца дожди выпадали часто, во второй чаще было сухо. В целом за май выпало 42 мм осадков или 76 % от нормы. Сумма эффективных температур на 31 мая составила 237°C.

Таблица 5 – Метеорологические условия 2013 года (г. Киров)

Месяц	Среднесуточная температура по декадам, °C				Отклонение от нормы	Осадки, мм		Сумма эффективных температур, °C
	I	II	III	за месяц		за месяц	в % от нормы	
Май	8,9	13,7	14,6	12,5	1,7	42	76	237
Июнь	17,1	17,2	22,6	19,0	2,6	45	64	656
Июль	21,7	18,6	18,9	19,7	1,4	68	81	1112
Август	20,6	19,4	14,4	18,0	2,8	37	52	1515,3

В июне наблюдалась неустойчивая от умеренно-теплой до жаркой с периодически выпадающими грозовыми дождями погода. Средняя температура за ме-

сяц в окрестностях опытного поля академии составила $19,0^{\circ}\text{C}$, что выше нормы на $2,6^{\circ}\text{C}$.

В течение месяца сухие периоды чередовались с выпадением грозовых кратковременных дождей. Большая часть осадков выпала в третьей декаде месяца. За месяц выпало 45 мм осадков (64 %) от нормы. Сумма эффективных температур на 31 июня составила 656°C .

Июль 2013 года отмечен теплой и сухой в первой и второй декадах, в третьей с частыми ливневыми дождями и грозами погодой. Средняя температура за месяц была выше нормы на $1,4^{\circ}\text{C}$ и составила $19,7^{\circ}\text{C}$. 67 % осадков выпало в третьей декаде июля. Всего за месяц выпало 68 мм осадков (81 % от нормы). Сумма эффективных температур к концу месяца составила 1112°C .

В августе преобладала теплая, преимущественно с небольшими дождями погода. Средняя температура за месяц составила $18,0^{\circ}\text{C}$, что выше средней климатической на $2,8^{\circ}\text{C}$. Большая часть осадков отмечена во второй и третьей декадах, за месяц выпало всего 37 мм осадков (52 % от нормы). В итоге сумма эффективных температур на 31 августа 2013 года составила $1515,3^{\circ}\text{C}$.

В мае 2014 года была неустойчивая, но преимущественно теплая с небольшими осадками погода. Средняя температура за месяц составила в Кирове $14,9^{\circ}\text{C}$ (таблица 6).

В начале первой декады мая произошел устойчивый переход среднесуточной температуры воздуха через 10°C в сторону повышения и до конца месяца преобладала теплая, а временами жаркая погода. Сумма эффективных температур составила на 31 мая $311,2^{\circ}\text{C}$. В течение месяца чаще было сухо или выпадали небольшие дожди. За месяц в районе г. Кирова выпало 11,0 мм осадков (21 % нормы).

В июне отмечена неустойчивая, жаркая, сухая, в первой и прохладная с частыми дождями во второй и третьей декадах погода. Температура воздуха достигала в первой декаде $25-29^{\circ}\text{C}$ в дневные часы, в ночные – опускалась до $10-16^{\circ}\text{C}$ и составила в среднем за месяц $15,3^{\circ}\text{C}$. Сумма эффективных температур к концу

месяца составила 619,2°C. За месяц количество осадков составило 108мм (155 % нормы), основная их часть выпала во второй декаде июня (63 мм).

Таблица 6 – Метеорологические условия 2014 года (г. Киров)

Месяц	Среднесуточная температура по декадам, °С				Отклонение от нормы	Осадки, мм		Сумма эффективных температур, °С
	I	II	III	за месяц		за месяц	в % от нормы	
Май	10,0	16,2	18,2	14,9	4,1	11	21	311,2
Июнь	19,6	12,0	14,2	15,3	-1,1	108	155	619,2
Июль	18,2	16,7	15,5	16,8	-1,5	26	31	983,7
Август	20,7	18,3	14,9	17,9	2,7	54	75	1382,6

В июле преобладала умеренно-теплая с умеренными и местами сильными дождями погода. Температура воздуха достигала 15-17,5°C, что ниже среднего многолетнего показателя. В среднем за месяц она была 16,8°C. Сумма осадков составила в городе Кирове 26 мм (31 % нормы). Сумма эффективных температур на 31 июля составила 983,7°C.

В августе преобладала теплая, преимущественно с небольшими, временами сильными дождями погода. Средняя за месяц температура составила 17,9°C. В третьей декаде в районе учебно-опытного поля академии выпало 25 мм осадков. Общее их количество составило 54 мм или 57 % нормы. На 31 августа сумма эффективных температур составила 1382,6°C.

В мае 2015 года была неустойчивая, от прохладной с заморозками до жаркой в конце месяца, с интенсивными осадками во второй декаде и преимущественно сухая в большинстве остальных дней погода. Средняя температура за месяц составила в Кирове 14,9°C (таблица 7).

В начале первой декады мая произошёл устойчивый переход среднесуточной температуры воздуха через 10°C в сторону повышения и до конца месяца преобладала теплая, а временами жаркая погода. Сумма эффективных температур составила на 31 мая 333,0°C. За месяц в районе г. Кирова выпало 26,0 мм осадков (47 % нормы).

В июне наблюдалась неустойчивая от умеренно-теплой до жаркой с частыми грозовыми дождями, в отдельные дни с сильными ветрами и местами выпадением града, погода. Средняя температура воздуха за месяц составила 18,7°C, что на 2,3°C выше климатической нормы. Сумма эффективных температур к концу месяца составила 746,0°C. За месяц количество осадков составило 69 мм (98 % нормы), основная их часть выпала во второй и третьей декаде июня (56,3 мм).

Таблица 7 – Метеорологические условия 2015 года (г. Киров)

Месяц	Среднесуточная температура по декадам, °C				Отклонение от нормы	Осадки, мм		Сумма эффективных температур, °C
	I	II	III	за месяц		за месяц	в % от нормы	
Май	11,0	14,1	19,3	14,9	4,1	26	47	333,0
Июнь	17,5	16,1	22,6	18,7	2,3	69	98	746,0
Июль	14,1	15,2	17,4	15,6	-2,7	99	118	1074,4
Август	16,0	14,0	12,1	14,0	-1,2	104	146	1352,0

В июле преобладала умеренно-теплая и прохладная с частыми, временами сильными осадками погода. В большинстве дней месяца среднесуточная температура воздуха была в пределах 14-18°C, что ниже среднего многолетнего показателя. В среднем за месяц она была 15,6°C. В течение месяца дожди выпадали часто, временами это были сильные и очень сильные ливни, которые местами сопровождалось шквалистым ветром и выпадением града. Сумма осадков составила в

городе Кирове 99 мм (118 % нормы). Сумма эффективных температур на 31 июля составила 1074,4°C.

В августе наблюдалась неустойчивая, с частыми, временами сильными дождями погода. Средняя за месяц температура составила 14,0°C. 60 мм осадков в районе учебно-опытного поля академии выпало в третьей декаде. Общее их количество составило 104 мм или 146 % нормы. На 31 августа сумма эффективных температур составила 1352°C.

В мае 2016 года наблюдалась сухая и теплая погода. Средняя температура за месяц составила 14°C (таблица 8), что на 3,2°C выше климатической нормы. Осадки отмечались в отдельные дни третьей и пятой пятидневки мая. В сумме за май выпало 30 мм осадков, что составило 54 % от нормы.

Таблица 8 – Метеорологические условия 2016 года (г. Киров)

Месяц	Среднесуточная температура по декадам, °C				Отклонение от нормы	Осадки, мм		Сумма эффективных температур, °C
	I	II	III	за месяц		за месяц	в % от нормы	
Май	11,7	12,4	17,8	14	3,2	30	54	311
Июнь	15,4	15,7	18,4	16,5	0,1	25	36	652
Июль	19,3	20,3	22,5	20,8	2,5	116	138	1143,6
Август	22,6	23,1	17,3	20,9	5,7	48	68	1632,4

Погодные условия в июне можно охарактеризовать как неустойчивые по температуре, с периодически выпадающими осадками. Средняя температура за месяц составила 16,5°C, что всего на 0,1°C выше климатической нормы. Сумма эффективных температур к 30 июня составила 652°C, что на 70-137°C больше средней многолетней величины. В течение месяца кратковременное выпадение дождей чередовалось с сухими периодами. В сумме за июнь выпало 25 мм осадков, что составило 36 % от нормы.

В июле преобладала теплая, местами жаркая с периодически выпадающими, местами сильными дождями погода. Средняя за месяц температура 20,8°C, что выше климатической нормы на 2,5°C. За июль выпало 116 мм осадков, преимущественно в первой декаде, что составило 116 % от нормы. Сумма эффективных температур выше к 31 июля достигла 1143,6°, что на 152-235° выше климатической нормы.

В августе преобладала жаркая с редкими в третьей декаде погода. Средняя температура составила 20,9°C, что выше нормы на 5,7°C. Сумма эффективных температур к 31 августа достигала 1632,4°C, что на 302-408°C больше средней многолетней величины. Осадки были отмечены лишь с третьей декады месяца. В итоге за месяц выпало 48 мм осадков, что составляет 68 % от нормы.

Условия вегетации растений 2010 года изменялись от средне благоприятных до благоприятных.

В мае 2017 года наблюдалась неустойчивая, но преимущественно аномально холодная с частыми в первой и второй декаде осадками погода. Средняя температура за месяц составила 7,6°C (таблица 9), что на 3,2°C ниже климатической нормы. Осадки отмечались в первой и второй декаде месяца, в третьей было сухо. В сумме за май выпало 56 мм осадков, что составило 102 % от нормы.

Таблица 9 – Метеорологические условия 2017 года (г. Киров)

Месяц	Среднесуточная температура по декадам, °C				Отклонение от нормы	Осадки, мм		Сумма эффективных температур, °C
	I	II	III	за месяц		за месяц	в % от нормы	
Май	6,9	6,9	8,9	7,6	-3,2	56	102	109
Июнь	10,9	16,2	14,0	13,7	-2,7	88	126	370
Июль	13,7	20,1	18,8	17,6	-0,7	159	189	760
Август	17,5	17,2	16,7	17,1	1,9	39	55	1135

Погодные условия в июне можно охарактеризовать как холодные, с частыми дождями. Средняя температура за месяц составила $13,7^{\circ}\text{C}$, что на $2,7^{\circ}\text{C}$ ниже климатической нормы. Сумма эффективных температур к 30 июня составила 370°C , что на $98-180^{\circ}\text{C}$ меньше средней многолетней величины. Осадки в течение месяца выпадали часто. В сумме за июнь выпало 88 мм осадков, что составило 126 % от нормы.

В июле наблюдалась неустойчивая, от холодной до жаркой с частыми, временами обильными дождями погода. Средняя за месяц температура $17,6^{\circ}\text{C}$, что ниже климатической нормы на $0,7^{\circ}\text{C}$. Преимущественно без осадков была вторая декада месяца, в остальное время почти ежедневно шли ливневые дожди. За июль выпало 159 мм осадков, ливневого характера, что составило 189 % от нормы.

В августе наблюдали теплую с частыми кратковременными осадками погоду. Средняя температура составила $17,1^{\circ}\text{C}$, что выше нормы на $1,9^{\circ}\text{C}$. Сумма эффективных температур к 31 августа достигала 1135°C , что на $10-140^{\circ}\text{C}$ ниже средней многолетней величины. Значительные осадки были отмечены лишь в третьей декаде. В итоге за месяц выпало 39 мм осадков, что составляет 55 % от нормы.

В мае 2018 года наблюдалась неустойчивая, но преимущественно сухая, лишь в отдельные дни со значительными осадками погода. Средняя температура за месяц составила $11,6^{\circ}\text{C}$ (таблица 10), что на $0,8^{\circ}\text{C}$ выше климатической нормы. Осадки отмечались во второй и третьей декады мая. В сумме за май выпало 36 мм осадков, что составило 64 % от нормы.

В июне наблюдалась неустойчивая, от холодной с частыми осадками до очень теплой и сухой, погода. Средняя температура за месяц составила $14,4^{\circ}\text{C}$, что на 2°C ниже климатической нормы. Сумма эффективных температур к 30 июня составила 736°C , что на $15-60^{\circ}\text{C}$ ниже средней многолетней величины. В течение первой половины июня осадки выпадали часто, во второй половине местами отмечались редкие локальные небольшие ливни. В сумме за июнь выпало 85 мм осадков, что составило 122 % от нормы.

В июле преобладала теплая в первой и второй декадах с частыми, местами сильными дождями и преимущественно сухая в третьей декаде погода. Средняя за месяц температура 20,6°C, что выше климатической нормы на 2,3°C. Дожди в первой и второй декадах месяца отмечались часто, в третьей декаде – редко. В июле выпало 114 мм осадков, что составило 135 % от нормы.

Таблица 10 – Метеорологические условия 2018 года (г. Киров)

Месяц	Среднесуточная температура по декадам, °C				Отклонение от нормы	Осадки, мм		Сумма эффективных температур, °C
	I	II	III	за месяц		за месяц	в % от нормы	
Май	8,1	15,2	11,6	11,6	0,8	36	64	212
Июнь	8,3	14,1	20,9	14,4	-2,0	85	122	482
Июль	21	20,8	20,1	20,6	2,3	114	135	966
Август	17,7	16,9	15,2	16,6	1,4	62	87	1339

В августе отмечена неустойчивая, от умеренно теплой до жаркой преимущественно сухая или с небольшими осадками, погода. Средняя температура составила 16,6°C, что выше нормы на 1,4°C. Сумма эффективных температур к 31 августа достигала 1339°C, что на 30-150°C больше средней многолетней величины. Осадки были отмечены лишь в отдельные дни первой и третьей декады месяца. В итоге за месяц выпало 62 мм осадков, что составляет 87 % от нормы.

В мае 2019 года наблюдалась контрастная от жаркой до заморозков, как с сухими, так и дождливыми днями погода. Средняя температура за месяц составила 13,6°C (таблица 11), что на 2,8°C выше климатической нормы. Осадки в большинстве отмечались во второй и третьей декадах мая. В сумме за май выпало 38 мм осадков, что составило 68 % от нормы.

Таблица 11 – Метеорологические условия 2019 года (г. Киров)

Месяц	Среднесуточная температура по декадам, °С				Отклонение от нормы	Осадки, мм		Сумма эффективных температур, °С
	I	II	III	за месяц		за месяц	в % от нормы	
Май	14,5	14,5	12,1	13,6	2,8	38	68	291
Июнь	16,5	14,4	16,5	15,8	-0,6	93,7	134	618
Июль	15,2	17,4	15,6	16,1	-2,2	57,1	68	958
Август	12,2	15,1	13	13,4	-1,8	63	88	1214

Погодные условия июня характеризовались неустойчивыми по температуре, преимущественно сухими или с небольшими, лишь временами со значительными дождями. Средняя температура за месяц составила 15,8°С, что на 0,6°С ниже климатической нормы. Сумма эффективных температур к 30 июня составила 618°С. В течение первой декады июня осадки выпадали часто, местами ливневые дожди разной интенсивности. В сумме за июнь выпало 93,7 мм осадков, что составило 134 % от нормы.

В июле преобладала неустойчивая с частыми небольшими осадками погода. Средняя за месяц температура 16,1°С, что ниже климатической нормы на 2,2°С. За июль выпало 57,1 мм осадков, что составило 76 % от нормы.

В августе отмечена неустойчивая с небольшими и умеренными осадками погода. Средняя температура составила 13,4°С, что ниже нормы на 1,8°С. Сумма эффективных температур к 31 августа достигала 1214°С, что на 15-50°С меньше средней многолетней величины. Осадки были кратковременными, местами отмечались сильные дожди. В итоге за месяц выпало 63 мм осадков, что составляет 88 % от нормы.

Условия вегетации растений 2019 года изменялись от средне благоприятных до неблагоприятных.

2.3 Почвы опытного участка

Почва участков, где проводились наши исследования, дерново-подзолистая среднесуглинистая, сформированная на элювии пермских глин. Глубина пахотного слоя в среднем составляет 20 см.

Агрохимический анализ почв в годы проведения опытов проводило Федеральное государственное учреждение государственный центр агрохимической службы «Кировский» (таблица 12). В почве определяли следующие параметры: рН солевой вытяжки (ГОСТ 26483-85), органическое вещество (ГОСТ 26213-91), содержание подвижного фосфора и обменного калия (ГОСТ 26207-91), гидролитическую кислотность (ГОСТ 26212-91), сумма поглощенных оснований (ГОСТ 27821-88). В 2009 году определили содержание натрия в почве (ГОСТ 26427-85), оно составила менее 0,001 ммоль/100 г почвы.

Таблица 12 – Агрохимическая характеристика почв опытного участка

Год	рН (KCl)	Содержание гумуса, %	Мг на 1 кг почвы		Мг-экв на 100г почвы	
			P ₂ O ₅	K ₂ O	Гидролитическая кислотность, Н _г	Сумма по- глощенных оснований, S
1	2	3	4	5	6	7
2009	5,00	2,18	190	165	4,0	11,8
2010	4,10	1,86	146	128	4,82	13,3
2011	5,20	1,97	188	122	2,21	19,4
2012	5,65	1,41	142	73	1,43	17,2
2013	4,30	1,35	118	87	3,71	13,6
2014	4,70	2,01	91	105	2,86	13,4
2015	4,50	1,91	173	164	4,05	11,9
2016	5,1	1,70	106	89	2,46	2,46

Продолжение таблицы 12

1	2	3	4	5	6	7
2017	5,1	1,81	140	116	2,80	2,80
2018	5,2	1,95	124	75	2,02	2,02
2019	4,0	2,59	132	202	1,82	1,82

Испытания показали, что реакция почвенного раствора кислая и слабокислая: рН колебалась по годам от 4,0 до 5,65. Обеспеченность почв подвижным фосфором средняя и высокая (91-190 мг на кг почвы), калием – низкая и высокая (73...202 мг на кг почвы). Содержание гумуса колебалось по годам от 1,35 % до 2,59 %. Таким образом, почвенные условия являются достаточными для развития и роста растений ячменя.

Опытные участки размещали после озимой ржи, с обязательным внесением минеральных удобрений (азота, фосфора и калия) перед посевом в дозе 80...90 кг д.в./га.

2.4 Характеристика исходного материала, используемого в опытах

Для изучения мутагенного действия красного света и карбоната натрия на ячмень нами выбран сорт ярового ячменя Биос 1.

Сорт получен методом биотехнологии (гаплоидии) из гибридной комбинации в НПО Подмосковье и Рязанском НИПТИ АПК.

Разновидность *nutans*. Сорт среднеспелый, вегетационный период 70-80 дней, высота растений 60-80 см. Куст прямостоячий, колос цилиндрической формы, средней длины, рыхлый, желтый с сероватым оттенком. Ости длинные, параллельны колосу, средней грубости, эластичные, желтые. В отдельные годы в период созревания с антоциановой окраской. Зерно полуудлиненной формы, светло-желтое; щетинка в основании зерна волосистая, длинная. Масса 1000 семян 45-54 грамма. Зерно очень крупное. Содержание белка – 15,6 %. Отнесён к наиболее ценным по качеству сортам. Выравненность 85-98 %. Устойчивость к

полеганию высокая (4...5 баллов). Засухоустойчивость средняя. Устойчив к пыльной головне в естественных условиях и на провокационном фоне. Корневыми гнилями поражается в слабой и средней степени (Результаты сортоиспытания..., 1992).

Недостатком сорта в Волго-Вятском регионе были продолжительный вегетационный период и плохая вымолачиваемость зерна в отдельные годы, склонность к полеганию.

2.5 Мутагенные факторы, методика выделения мутаций и наблюдения

Семена ячменя сорта Биос 1 подвергались обработке физическими и химическими факторами.

Воздушно-сухие и замоченные в дистиллированной воде семена облучали лазерным красным излучением и дальним красным светом. В качестве источника лазерного красного света (ЛКС) использовали гелий-неоновый лазер (установка ОКГ-12-1) с длиной волны 632,8 нм (рисунок 1). Режим облучения непрерывный, экспозиция 60 минут, плотность мощности луча 0,3 мВт/см².

Дальний красный свет (ДКС) с длиной волны 754±10 нм получали от электрической лампы накаливания через интерференционный светофильтр с применением осветителя ОИ-19 (рисунок 2), плотность мощности луча 0,3 мВт/см². Контроль плотности мощности луча осуществляли с помощью прибора ИПМ-1.

Параметры облучения семян были выбраны на основании исследований, проведенных на кафедре селекции и семеноводства Вятской ГСХА на яровом ячмене, как наиболее оптимальные для получения достаточного выхода жизнеспособных, продуктивных мутаций (Дудин, 1983).

Замачивание семян в воде и в растворе карбоната натрия с концентрациями 0,01н, 0,1н и 1н проводилось в течение 12 часов при комнатной температуре. Нормальная концентрация – количество эквивалентов данного вещества в 1 литре раствора. Эквивалент – это реальная или условная частица, которая может присоединять, высвобождать или другим способом быть эквивалентна катиону водорода.

да в кислотно-основных (ионообменных) химических реакциях или электрону в окислительно-восстановительных реакциях. Молярная концентрация 0,1н раствора Na_2CO_3 будет составлять 0,05 моль или 50мМ. Молярная концентрация – количество растворённого вещества (число молей) в единице объёма раствора.



Рисунок 1 – Лазерная установка ОКГ-12-1 Рисунок 2 – Осветитель ОИ-19

Выбор доз карбоната натрия объясняется тем, что в 0,1н концентрации используется калий в растворе Кнопа. Большинство растений не могут переносить концентрацию Na^+ в цитоплазме более 100мМ (Yeo, 1998, Munns, 2002).

В опыт включены комплексные варианты, где семена обрабатывали красным и дальним красным излучением, карбонатом натрия. В совместных вариантах карбонат натрия применяли в концентрации 0,1н. В качестве контроля использовали семена, замоченные в дистиллированной воде.

Схема опыта включает следующие варианты:

1. Контроль (С.з. – семена, замоченные в дистиллированной воде)
2. Семена, замоченные в 0,01н растворе Na_2CO_3

3. Семена, замоченные в 0,1н растворе Na_2CO_3
4. Семена, замоченные в 1н растворе Na_2CO_3
5. Семена, замоченные в дистиллированной воде + ЛКС
6. Семена, замоченные в дистиллированной воде + ДКС
7. Семена, замоченные в 0,1н растворе Na_2CO_3 + ЛКС
8. ЛКС + замоченные в 0,1 н растворе Na_2CO_3
9. Семена, замоченные в 0,1н растворе Na_2CO_3 + ДКС
10. ДКС + замоченные в 0,1н растворе Na_2CO_3
11. ЛКС + замоченные в 0,1н растворе Na_2CO_3 + ДКС
12. ДКС + замоченные в 0,1н растворе Na_2CO_3 + ЛКС

В каждом варианте обрабатывали 500 семян (по 125 зерен на делянку при 4-х кратной повторности). Посев проводили в ручную, расстояние между рядками 15 см, между семенами в рядке – 4 см, площадь делянки 1 м². Размещение делянок систематическое в два яруса со смещением на 5 номеров.

В первом поколении (M_1) проводили учёт полевой всхожести семян, выживаемости растений ячменя и наблюдали за динамикой развитием ячменя в течение вегетации. После уборки у растений анализировали элементы структуры продуктивности (общая и продуктивная кустистость, длина стебля и колоса, число зёрен в колосе и масса зерна с колоса). Для сравнения развития количественных признаков растений ячменя в опытных вариантах был использован средний суммарный показатель депрессии (D, %) или стимуляции (St, %) (Володин, Лисовская, 1979).

Во втором поколении (M_2) посемейно высевали семена с главного колоса растений первого поколения. На протяжении всего периода вегетации велась работа по отбору изменённых растений по признакам, отличающимся от исходного сорта – контроля. Выделяли хлорофилльные мутации, являющиеся своеобразным тестом по оценке генетической активности действия мутагенных факторов. Типы хлорофилльных мутантов устанавливали согласно классификатору, разработанному Ю. Калам и Т. Орав (1974). Проводили отбор семей с видимыми морфологическими (форма куста, длина стебля, длина колоса, длина остей, число колосков

в колосе и масса зерна с колоса) и физиологическими изменениями (наступление основных фенофаз развития, сроки созревания и восковой налет). Растения с изменениями этикировались и убирались отдельно. Анализ элементов структуры продуктивности проводился у всех растений в выделенной семье с изменениями (Лысиков, 1975). Во втором поколении проводили группировку выделенных растений по измененным признакам, определяли частоту изменений ячменя как отношение количества семей с отклонениями к общему количеству проанализированных в варианте семей.

В третьем поколении (M_3) изучали характер наследования измененных признаков у растений, выделенных в M_2 . Частоту мутаций в M_3 определяли по числу семей с мутантными признаками к количеству семей изучаемых в M_2 . Процент наследуемости в M_3 вычислялся как отношение числа семей с мутациями к числу выделенных семей в M_2 (Володин, 1975).

В M_2 и M_3 проводили фенологические наблюдения, отмечали фазы всходов, кущения, выход в трубку, колошения, восковой и полной спелости; сравнивали измененные формы ячменя по элементам продуктивности растений с исходным сортом Биос 1.

Выделенные мутантные формы изучали в предварительном (ПСИ) и конкурсном сортоиспытаниях (КСИ), где осуществляли полную комплексную оценку на урожайность зерна, качество продукции, устойчивость к вредителям и болезням и т.д. по методике конкурсного сортоиспытания (Гужов и др. 2003), повторность 4-х кратная. Норма высева – 5 млн. всхожих семян на 1 га. Лабораторная всхожесть семян 94-98 %.

Контрольными сортами являлись стандарты для Кировской области – Белгородский 100 (с 2015 года) – селекции ОАО НПФ «Белселект» и Нур – селекции ФГБНУ Московский НИИСХ «Немчиновка» и ФГБНУ Рязанского НИИСХ. Сорта характеризуются высокой устойчивостью к пыльной головне, полеганию, включены в список ценных по качеству зерна сортов ярового ячменя.

Посев производился сеялкой ССФК-7, уборку осуществляли комбайном Terrion SR 2010. Для проведения учета всхожести и выживаемости, а так же ана-

лиза структуры урожайности на делянках ПСИ и КСИ были закреплены учетные площадки.

Данные, полученные в опыте, варианты (выборки), которые связаны количеством повторений, обрабатывали с помощью дисперсионного анализа для однофакторных экспериментов. По критерию Фишера (F) устанавливали наличие вариантов, существенно отличающихся от остальных, а критерий наименьшей существенной разницы $HSP = t_{st}$ показывал предельную ошибку разности двух выборочных средних (Доспехов, 1985).

Для оценки изменчивости количественных признаков определяли основные статистические характеристики: среднюю арифметическую количественных показателей ($\bar{x}$), ошибку средней арифметической ($S\bar{x}$), коэффициент вариации (CV, %) и другие (Плохинский, 1980; Доспехов, 1985; Моисейченко и др., 1996; Доспехов, 2011).

Существенность различий между опытными вариантами и контролем устанавливали с помощью критерия Стьюдента (t_{st}) (Моисейченко и др., 1996).

При оценке показателей альтернативной (качественной) изменчивости определяли долю признака (P_1, P_2 и т.д.) и стандартную ошибку доли (Sp) (Вольф, 1966).

Математическую обработку цифрового материала проводили с помощью персонального компьютера "Celeron (R) CPU 2.53GHz" (на базе Intel Pentium IV).

2.6 Методы цитологических и биохимических исследований

Методика выявления изменений *Waxy*-генов в пыльцевых зёрнах разработана Г. Эриксоном в 60-х годах XX века (Eriksson, 1962, 1969) и улучшена Е.Р. Виленским и Б.К. Щербаковым (1985).

Для изучения генетического действия используемых факторов обрабатывали семена ячменя линии *Waxy*. В период созревания пыльников колосья с главных стеблей срезали и фиксировали в 70 %-ном этиловом спирте в течение 10 минут, высушивали и хранили в холодильнике.

Для приготовления препаратов пыльцевых зерен у каждого колоса из средней части извлекали пыльники и окрашивали пыльцу раствором Люголя (150 мг J и 400 мг KJ на 100 мл воды).

Просмотр препаратов вели на микроскопе «Biolar» при увеличении 12×10 . Выборка с каждого варианта составляла 51-55 тысяч, а в контроле 101 тысяча пыльцевых зерен.

Частоту *Waxy*-мутаций определяли как количество мутантных пыльцевых зерен (мутантов), отнесенных к общему числу просмотренных, и выражали в процентах.

Содержание хлорофилла определяли по методу Hartmut K. Lichtenthaler и Claus Buschmann (2001) в семидневных проростках ячменя. Хлорофилл экстрагировали 100 % ацетоном и определяли с помощью спектрофотометра «Shimadzu UV mini- 1240».

Накопления K^+ и Na^+ в семидневных проростках ячменя проводили по методике ГОСТ 12038-84 «Семена сельскохозяйственных культур. Методы определения всхожести» в редакции 23.06.2009 года. На двух слоях увлажненной бумаги размером 10x100 см раскладывали одну пробу семян зародышами вниз на расстоянии 2-3 см от верхнего края. Сверху семена накрывали полоской увлажненной бумаги такого же размера, затем полосы неплотно свертывали в рулон и помещали в вертикальном положении в растильню (температура 21-23°C) с дистиллированной водой. Повторность опыта четырехкратная. Учеты согласно данной методике проводили на третьи сутки (энергия прорастания семян, длина корня, длина проростка) и на седьмые сутки (всхожесть семян, длина корня, длина проростка). После последних измерений вся масса по вариантам анализировалась в ФГУГЦАС «Кировский», для определения сухого вещества в образцах (ГОСТ Р 52838-2007), а так же содержание в них калия (ГОСТ 30504-97) и натрия (ГОСТ 30503-97).

Определение формулы запасных белков гордеинов. Исследование мутантных образцов ярового ячменя проводилось в секторе генетики запасных белков Института общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН (г. Москва).

Электрофорез гордеинов осуществляли в столбиках крахмального геля 12-14 % с 3М мочевиной в алюминий-лактатном буфере (рН 3,1). Гель фиксировали в 5 %-ном растворе ТХУ, окрашивали в 2 %-ном растворе нигрозина, отмывали в тёплой проточной воде. По каждому образцу анализировали не менее 40 зёрен для определения его гетерогенности по компонентному составу гордеина (Поморцев и др., 1985; Поморцев, Лялина, 2003).

Определение устойчивости мутантных форм ячменя к полеганию глазомерным способом. Устойчивость мутантов к полеганию оценивалась в полевых условиях по девятибалльной шкале, где 1-2 балла – очень низкая устойчивость, 3-4 балла – низкая, 5-6 баллов средняя, 7-8 баллов – высокая, 9 баллов – очень высокая устойчивость к полеганию (Международный классификатор СЭВ., 1983).

Определение питательности новых образцов ячменя и содержания в сухом веществе золы, клетчатки, крахмала, жира и протеина проводили на ИК анализаторе Spectra Star 2500 XL-R, который работает в диапазоне 680-2500 нанометров в КОГБУ Кировская областная ветеринарная лаборатория.

Определение экстрактивности осуществляли по методу Павловского в Федеральном государственном бюджетном научном учреждении «Федеральный аграрный научный центр Северо-Востока имени Н.В. Рудницкого».

ГЛАВА 3. РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

3.1 Мутации ячменя в локусе *Waxy*, индуцированные карбонатом натрия, лазерным красным и дальним красным светом

В качестве изучения генетических эффектов от используемых физических и химических факторов применялась чувствительная тест система на изменение рецессивной аллели локуса *Waxy* ячменя.

Рецессивный ген *Waxy*, локализованный в первой хромосоме, определяет отсутствие синтеза амилазы в пыльцевых зернах и эндосперме семян. У гомозиготной по рецессивному гену *Waxy* линии ячменя накапливается только амилопектин.

Мутация рецессивного локуса *Waxy*, обеспечивает синтез амилазы и амилопектина, составляющих крахмал, в отдельных пыльцевых зернах. Эти изменения легко регистрируются окрашиванием в растворе Люголя. Меньшие размеры, большая плотность и темно-синяя или черная окраска характерна мутантным пыльцевым зернам (рисунок 3).

Учитываемые изменения отражают мутационные и рекомбинационные процессы (Виленский, Щербаков, 1985).

Данная тест-система позволяет анализировать большое количество материала (в данном случае пыльцевых зерен). За счет того что учёт изменений ведется на гаплоидном уровне, ускоряется анализ материала в год воздей-

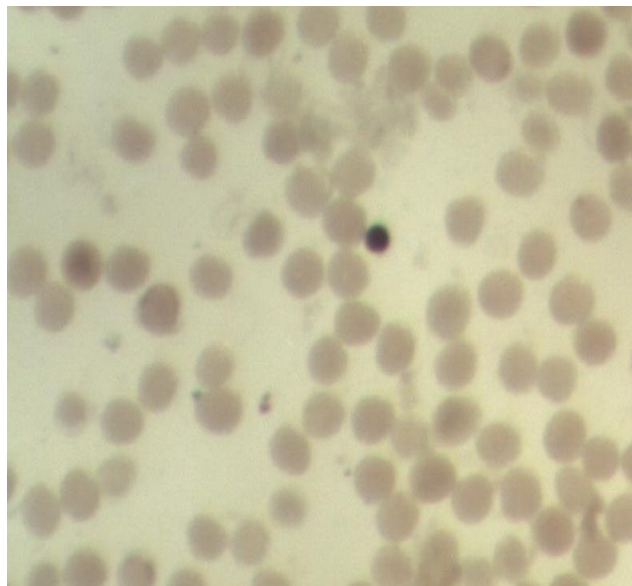


Рисунок 3 – Пыльцевые зерна *Waxy*

ствия мутагенами, резко возрастает разрешающая способность генетического анализа (Дудин, 1990; Кочнова, 1994; Дудин, Двинских, 2013).

Частота спонтанного мутирования в контроле составила 0,031 % (таблица 13), что находится в соответствии с данными других авторов (Щербаков, 1982;

Виленский, Щербаков, 1985; Дудин, 1991а; Пуртова, 1993; Балахонцева, 2015). Наблюдается тенденция, что при увеличении концентрации карбоната натрия происходит уменьшение частоты *Waxy* мутаций с 0,440 % при 0,01н растворе до 0,241 % при 1н растворе.

Таблица 13 – Частота мутаций у ячменя по локусу *Waxy*

Вариант	Число пыльцевых зерен			Достоверность разницы t_d к контролю
	проанализиро- вано, тыс. шт.	мутантных, шт.		
		п	$p \pm Sp$, %	
Контроль (С.з.)	101,6	31	0,031±0,005	-
0,01н Na ₂ CO ₃	54,6	240	0,440±0,028	14,19*
0,1н Na ₂ CO ₃	52,8	174	0,330±0,025	11,71*
1н Na ₂ CO ₃	53,2	128	0,241±0,021	9,58*
С.з. + ЛКС	54,0	116	0,215±0,020	8,92*
С.з. + ДКС	52,4	109	0,208±0,020	8,60*
0,1н Na ₂ CO ₃ +ЛКС	53,8	103	0,191±0,019	8,20*
ЛКС+ 0,1н Na ₂ CO ₃	51,2	163	0,318±0,025	11,29*
0,1н Na ₂ CO ₃ +ДКС	52,5	133	0,253±0,022	9,85*
ДКС + 0,1н Na ₂ CO ₃	54,8	133	0,243±0,021	9,77*
ЛКС+ 0,1н Na ₂ CO ₃ +ДКС	55,1	147	0,267±0,022	10,43*
ДКС+ 0,1н Na ₂ CO ₃ +ЛКС	53,0	182	0,343±0,025	12,04*

Примечание: * – уровень вероятности $P > 0,999$

Лазерный красный и дальний красный свет, как и карбонат натрия являются мутагенными факторами. Частота *Waxy* мутаций ячменя в вариантах ЛКС и ДКС составила, соответственно 0,215 и 0,208 %.

В парных и комплексных вариантах аддитивного эффекта от совместного применения мутагенных факторов не наблюдается.

Предварительная обработка семян лазерным красным светом до замачивания в 0,1 н растворе карбоната натрия повышает в 1,66 раза выход *Waxy* мутаций, относительно таковой, проводимой после замачивания в Na_2CO_3 .

В 1,28 раза увеличивается количество *Waxy* мутаций пыльцевых зерен при обработке ДКС + 0,1н Na_2CO_3 + ЛКС, в сравнении обратной комбинацией.

Таким образом, максимальному выходу мутантных пыльцевых зерен в опыте способствовала обработка семян ячменя в 0,01н и 0,1н растворе Na_2CO_3 , ДКС + 0,1н Na_2CO_3 + ЛКС и ЛКС + 0,1н Na_2CO_3 , соответственно, 0,440; 0,330; 0,343 и 0,318 %. Следовательно, лазерный красный, дальний красный свет и карбонат натрия, как отдельно, так и совместно, являются мутагенными факторами на рецессивной аллели локуса *Waxy* ячменя.

3.2. Влияние карбоната натрия и излучения красного диапазона на семена и проростки ячменя в лабораторных условиях

3.2.1. Энергия прорастания, всхожесть семян, длина проростков и корней ячменя

По данным А.А. Кана (1982), В.А. Драговцева и др. (1995), набухающие семена чувствительны к условиям внешней среды. Поэтому для дополнительного изучения влияния карбоната натрия, лазерного и дальнего красного света в лабораторных условиях изучали энергию прорастания, всхожесть семян ячменя сорта Биос 1, длину корней, проростков и накопление в семидневных проростках калия, натрия и хлорофилла.

Энергия прорастания семян ячменя (таблица 14) после обработки их физическими и химическими факторами была ниже контроля во всех вариантах опыта. Существенное снижение данного показателя отмечено в вариантах 1н Na_2CO_3 , ЛКС + 0,1н Na_2CO_3 и 0,1н Na_2CO_3 + ЛКС, где энергия прорастания составила, соответственно, 40,0 %, 64,5 %, 63,75 %, в контроле 77,50 %.

Таблица 14 – Энергия прорастания семян, длина корней и coleoptiles ячменя сорта Биос 1 на третьи сутки лабораторного опыта

Вариант	Энергия прорастания, %	Длина корней, см	Длина coleoptiles, см
Контроль (С.з.)	77,50	2,76	0,29
0,01н Na ₂ CO ₃	75,25	2,70	0,27
0,1н Na ₂ CO ₃	73,50	1,85*	0,22
1н Na ₂ CO ₃	40,00*	0,50*	0,00*
С.з. + ЛКС	75,25	2,13*	0,27
С.з. + ДКС	76,00	2,35	0,27
0,1н Na ₂ CO ₃ +ЛКС	66,25	1,42*	0,16*
ЛКС+ 0,1н Na ₂ CO ₃	64,50*	1,47*	0,14*
0,1н Na ₂ CO ₃ +ДКС	63,75*	1,32*	0,23
ДКС + 0,1н Na ₂ CO ₃	68,75	1,44*	0,18
ЛКС+ 0,1н Na ₂ CO ₃ +ДКС	66,50	1,73*	0,31
ДКС+ 0,1н Na ₂ CO ₃ +ЛКС	66,50	1,76*	0,16*
НСР ₀₅	12,8	0,58	0,13

Примечание: * – существенная разность при НСР₀₅

Во всех вариантах опыта (кроме 0,01н Na₂CO₃, С.з. + ДКС) наблюдалось достоверное уменьшение длины первичных корней до 0,50...2,13 см, в контроле 2,76 см. Отмечена тенденция снижения длины корней трехдневных проростков во всех парных и комплексных вариантах (1,32...1,76 см) в сравнении с индивидуальной обработкой семян ячменя 0,1н Na₂CO₃, ЛКС и ДКС, соответственно, 1,85; 2,13; 2,35 см (приложение 1).

При замачивании семян ячменя в 1н растворе Na₂CO₃ на третьи сутки опыта полностью отсутствовали coleoptiles. Существенная их депрессия отмечена в вариантах с прямым и обратным сочетанием лазерного излучения и 0,1н Na₂CO₃, в

комплексном варианте ДКС + 0,1н Na_2CO_3 + ЛКС, соответственно, 0,14; 0,16 и 0,16 см, в контроле 0,29 см.

На седьмые сутки (таблица 15) подтвердилась тенденция того, что максимальная концентрация карбоната натрия оказывает угнетающее действие на прорастание семян ячменя.

Таблица 15 – Всхожесть семян, длина корней и проростков ячменя на седьмые сутки опыта

Вариант	Всхожесть, %	Длина корней, см	Длина проростка, см
Контроль (С.з.)	78,50	14,49	11,51
0,01н Na_2CO_3	76,75	11,95	12,05
0,1н Na_2CO_3	75,75	13,19	12,32
1н Na_2CO_3	44,00*	11,40	9,17*
С.з. + ЛКС	75,25	12,75	11,81
С.з. + ДКС	78,00	14,59	12,08
0,1н Na_2CO_3 +ЛКС	70,00	13,17	11,95
ЛКС+ 0,1н Na_2CO_3	71,00	14,02	11,76
0,1н Na_2CO_3 +ДКС	67,25	13,78	11,61
ДКС + 0,1н Na_2CO_3	72,50	13,99	10,94
ЛКС+ 0,1н Na_2CO_3 +ДКС	71,00	13,43	11,36
ДКС+ 0,1н Na_2CO_3 +ЛКС	69,75	15,09	11,75
НСР ₀₅	11,57	4,67	1,50

Примечание: * – существенная разность при НСР₀₅

Существенное снижение всхожести семян до 44,0 % отмечено в варианте 1н Na_2CO_3 , в контроле 78,50 %. Другие факторы не оказали существенного влияния на всхожесть семян ячменя, но во всех вариантах опыта наблюдается тенденция уменьшения данного показателя относительно контроля.

Наибольшая длина первичных корней на седьмые сутки наблюдалась в варианте ДКС + 0,1н Na_2CO_3 + ЛКС и составила 15,09 см, минимальная в варианте 1н Na_2CO_3 – 11,40 см, в контроле 14,49 см; максимальная длина проростков ячменя отмечена в варианте семена замоченные в 0,1н растворе Na_2CO_3 (12,32 см), в контроле 11,51 см.

Существенное снижение длины проростка на 2,34 см произошло в варианте 1н Na_2CO_3 .

3.2.2. Изменение содержания натрия, калия и хлорофилла в листьях ярового ячменя

По данным анализа, проведенного в ФГУГ ЦАС «Кировский» было проанализировано содержания калия и натрия в семидневных проростках ячменя (рисунок 4). В контрольном варианте было близкое к стандартному соотношение K^+/Na^+ , то есть два к одному (Алехина и др., 2007). При увеличении концентрации карбоната натрия в растворе происходило постепенное замещение в проростках калия натрием и в варианте 1н Na_2CO_3 , с максимальной концентрацией Na_2CO_3 соотношение K^+/Na^+ менялось и становилось 1:2 (приложение 2). При рассмотрении вариантов ЛКС и ДКС видно, что данные факторы не оказывали депрессирующего влияния на прорастание семян, при этом сохранялось соотношение 2:1 между K^+ и Na^+ , но уменьшалось их содержание в проростках.

В парных и комплексных вариантах наблюдалась тенденция к снижению содержания калия в проростках ячменя в вариантах с обработкой семян ДКС и их замачиванием в растворе Na_2CO_3 . Данную закономерность можно объяснить тем, что обработка ДКС, вероятнее всего, открывает каналы, отвечающие за вынос калия из клетки, при этом обработка лазерным светом наоборот способствует большему поступлению натрия.

Таким образом, при увеличении концентрации Na_2CO_3 происходит накопление Na^+ в проростках ячменя и уменьшение концентрации K^+ . Обработка лазерным и дальним красным светом на первоначальных этапах приводила к незначи-

тельному замедлению ростовых процессов, а при дальнейшем замачивании в растворе карбоната натрия, аддитивно затормаживала процесс прорастания семян.

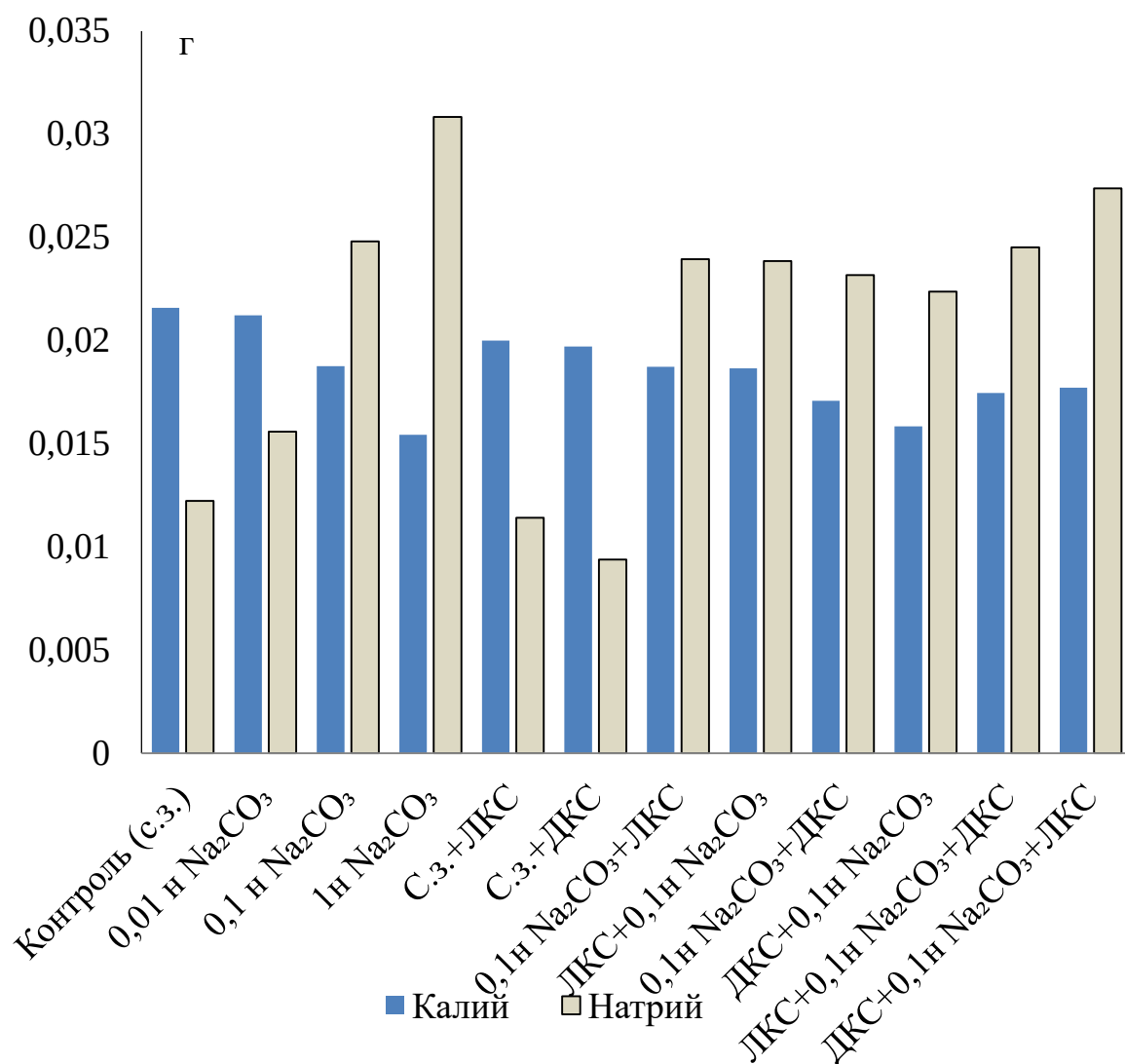


Рисунок 4 – Содержание калия и натрия в сухом веществе семидневных проростков ячменя

Хлорофилл – зеленый пигмент, который обуславливает окраску растений в зеленый цвет; при его участии осуществляется важнейший процесс – фотосинтез. По химическому составу хлорофилл – это сложный эфир дикарбоновой кислоты хлорофинилла. Фотосинтез представляет собой сложную последовательность процессов, в которых первоначально поглощенная солнечная энергия используется в серии окислительно-восстановительных реакций, в конечном счете, приво-

дящих к соединению воды и диоксида углерода и их превращению в глюкозу с одновременным выделением молекулярного кислорода. В целом процесс является эндотермическим: $6\text{CO}_2 + 6\text{H}_2\text{O} \rightarrow \text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6 + 6\text{O}_2$.

Полученное значение в контроле (таблица 16) соответствует содержанию хлорофиллов *a* и *b* в мкг на грамм сырой массы или на единицу площади листа (Hunt et al., 2013; Dinç et al., 2012).

Таблица 16 – Содержание хлорофилла и каротина в семидневных листьях ячменя

Вариант	Содержание, мкг на г сухой массы		
	хлорофилла <i>a</i>	хлорофилла <i>b</i>	каротина
Контроль (С.з.)	31,22	7,54	5,03
0,01н Na ₂ CO ₃	31,63	8,59	5,31
0,1н Na ₂ CO ₃	39,83*	11,52*	6,16*
1н Na ₂ CO ₃	27,17	8,05	5,11
С.з. + ЛКС	36,81*	11,09*	5,98*
С.з. + ДКС	27,83	7,79	4,09*
0,1н Na ₂ CO ₃ +ЛКС	27,03	9,70*	4,06*
ЛКС+ 0,1н Na ₂ CO ₃	30,09	8,60	4,51
0,1н Na ₂ CO ₃ +ДКС	28,97	8,37	4,66
ДКС + 0,1н Na ₂ CO ₃	25,68*	8,48	4,74
ЛКС+ 0,1н Na ₂ CO ₃ +ДКС	29,94	8,74	4,97
ДКС+ 0,1н Na ₂ CO ₃ +ЛКС	25,68*	4,44*	4,44
НСР ₀₅	5,48	2,13	0,94

Примечание * – существенная разность при НСР₀₅

Достоверное повышение суммарного содержание каротиноидов у растений проявлялось при замачивании семян в 0,1 н растворе Na₂CO₃ в течении 12 часов, а так же при замачивании в дистиллированной воде на протяжении 12 часов с последующим облучением лазерным красным светом с экспозицией 60 минут. До-

стоекое снижение содержания хлорофилла *a* происходило в вариантах ДКС + 0,1н Na₂CO₃ и ДКС + 0,1н Na₂CO₃ + ЛКС на 5,54 мкг, в контроле 31,22 мкг на г сухой массы (приложение 3,4).

Предполагается, что наиболее важными причинами снижения активности светособирающего комплекса II в присутствии повышенных концентраций соли являются изменение структуры белков реакционного центра. Дстойкое снижение содержания хлорофилла *b* отмечалось в варианте ДКС + 0,1н Na₂CO₃ + ЛКС на 3,1 мкг на г сухой массы. Дстойкое снижение каротина выявлено в вариантах С.з. + ДКС на 0,94 г и 0,1н Na₂CO₃ + ЛКС на 0,97 мкг на г сухой массы.

Таким образом, 1н концентрация Na₂CO₃ оказывало существенное влияние на развитие растений ячменя на ранних этапах онтогенеза, резко снижая энергию прорастания, всхожесть семян, длину корней и листьев. Кроме того, на седьмые сутки отмечено кардинальное изменение соотношения K⁺/Na⁺ в растениях. Карбонат натрия с концентрацией 0,1 н достоверно повышал суммарное содержание каротиноидов у растений ячменя на 7 сутки.

Обработка замоченных семян лазерным красным светом достоверно увеличивала содержание всех исследуемых пигментов, особенно хлорофилла *b* в 1,47 раза, относительно контроля. Обработка дальним красным светом отрицательно влияла на содержание каротина в проростках ячменя – 4,09 мкг на г сухой массы.

В вариантах с воздействием на семена тремя факторами при завершающей обработке лазерным красным светом происходило достоверное снижение содержания хлорофилла *a* и *b*.

3.3. Влияние карбоната натрия, красного лазерного излучения и дальнего красного света на рост и развитие ячменя в первом поколении

3.3.1. Всхожесть семян, продолжительность фенологических фаз развития и выживаемость растений ячменя в М₁

В 2009 году в соответствии со схемой опыта семена ярового ячменя обраба-

тивали изучаемыми факторами. В течение вегетационного периода оценивали реакцию семян и растений сорта Биос 1 на воздействие карбонатом натрия, лазерным монохроматическим излучением (ЛКС), дальним красным светом (ДКС).

Изучаемые в опыте факторы оказали различное влияние на процессы роста и развития ячменя в первом поколении.

Невысокий процент взошедших семян может быть обусловлен тем, что наклюнувшиеся семена (после замачивания), были подвержены воздействию неблагоприятных факторов. В мае наблюдался недостаток осадков, всего 69 % от месячной нормы, низкая влажность почвы снизила полевую всхожесть семян.

Прорастающие семена чрезвычайно чувствительны к условиям внешней среды, незначительные и неожиданные изменения которых существенно влияют на появление всходов (Гупало, Скрипчинский, 1971; Кан, 1982).

Замачивание семян ячменя в 0,01н растворе Na_2CO_3 не оказало влияние на число взошедших семян. При замачивании в 0,1н растворе Na_2CO_3 всхожесть семян была на уровне контроля 73,2 %. При увеличении концентрации карбоната натрия с 0,1н до 1н наблюдали существенное снижение полевой всхожести семян ячменя. Обработка семян Na_2CO_3 с концентрацией 1н снизила долю взошедших семян по отношению к контролю на 11,4 % (таблица 17).

Таблица 17 – Всхожесть семян ярового ячменя сорта Биос 1 вМ₁

Вариант	Количество взошедших семян	
	абсолютное, шт.	% от высеванных
Контроль (С.з.)	397	79,4
0,01н Na_2CO_3	401	80,2
0,1н Na_2CO_3	366	73,2
1н Na_2CO_3	342*	68,0
С.з. + ЛКС	384	76,8
С.з. + ДКС	326*	65,2

Продолжение таблицы 17

0,1н Na ₂ CO ₃ +ЛКС	379	75,8
ЛКС+ 0,1н Na ₂ CO ₃	381	76,2
0,1н Na ₂ CO ₃ +ДКС	394	78,8
ДКС + 0,1н Na ₂ CO ₃	396	79,2
ЛКС+ 0,1н Na ₂ CO ₃ +ДКС	381	76,2
ДКС+ 0,1н Na ₂ CO ₃ +ЛКС	398	79,6
НСР ₀₁	49,0	

Примечание * – существенная разность при НСР₀₁

Облучение замоченных в воде семян ячменя ЛКС не оказало влияния на их всхожесть, облучение семян дальним красным светом обусловило снижение всхожести семян на 14,2 % по отношению к контролю. Наблюдалась тенденция увеличения числа взошедших семян ячменя при обработке ДКС до и после замачивания в карбонате натрия, по сравнению с индивидуальным использованием указанных факторов. Наибольшее число взошедших семян было отмечено в двух вариантах: ДКС + 0,1н Na₂CO₃ + ЛКС и 0,01н Na₂CO₃, соответственно 398 и 401 (в контроле 397).

Наблюдения за динамикой развития растений ячменя не выявили значительных отклонений от контроля в прохождении фаз развития растений в первом поколении (таблица 18).

На два дня позже по отношению к контролю появились всходы и наступила фаза кущения в варианте с обработкой семян ячменя карбонатом натрия с концентрацией 1н.

Фаза восковой спелости зерна отмечена у всех растений опыта одновременно (17 августа). В контроле фазы: всходов, кущения, выхода в трубку и колошения наступили 29 мая, 8 июня, 26 июня и 16 июля соответственно.

В первом поколении во время уборки проводился подсчет выживших растений ячменя (таблица 19).

Таблица 18 – Отклонения в наступлении основных фенологических фаз у растений ячменя по вариантам опыта в М₁, дней

Вариант	Всходы	Кущение	Выход в труб- ку	Колошение	Восковая спелость
Контроль (С.з.)	0	0	0	0	0
0,01н Na ₂ CO ₃	0	0	0	0	0
0,1н Na ₂ CO ₃	0	0	0	0	0
1н Na ₂ CO ₃	+2	+2	0	0	0
С.з. + ЛКС	0	0	0	0	0
С.з. + ДКС	0	0	0	0	0
0,1н Na ₂ CO ₃ +ЛКС	0	0	0	0	0
ЛКС+ 0,1н Na ₂ CO ₃	0	0	0	0	0
0,1н Na ₂ CO ₃ +ДКС	0	0	0	0	0
ДКС + 0,1н Na ₂ CO ₃	0	0	0	0	0
ЛКС+ 0,1н Na ₂ CO ₃ +ДКС	0	0	0	0	0
ДКС+ 0,1н Na ₂ CO ₃ +ЛКС	0	0	0	0	0

Обнаружено существенное, при уровне вероятности 0,99, снижение числа сохранившихся к уборке растений в вариантах: семена замоченные в дистиллированной воде и обработанные ДКС – 289, семена облученные ЛКС и замоченные в 0,1н Na₂CO₃ – 265 растений.

При уровне вероятности 0,95 произошло достоверное снижение числа выживших растений в следующих вариантах: 1н Na₂CO₃, 0,1н Na₂CO₃ + ЛКС, 0,1н Na₂CO₃ + ДКС, ЛКС + 0,1н Na₂CO₃ + ДКС.

В других вариантах число сохранившихся растений колебалось от 314 в варианте С.з. + ЛКС до 347 в варианте 0,01н Na₂CO₃, в контроле – 364 растения.

Выживаемость растений ячменя в вариантах с обработкой семян карбонатом натрия, ЛКС и ДКС (кроме 0,1н Na₂CO₃) ниже, чем в контроле (91,7 %).

Таблица 19 – Выживаемость растений ячменя сорта Биос 1 в М₁

Вариант	Число выживших растений	
	абсолютное, шт.	% к взошедшим
Контроль (С.з.)	364	91,7
0,01н Na ₂ CO ₃	347	86,5
0,1н Na ₂ CO ₃	337	92,1
1н Na ₂ CO ₃	302*	88,8
С.з. + ЛКС	314	81,8
С.з. + ДКС	289**	88,7
0,1н Na ₂ CO ₃ +ЛКС	307*	81,0
ЛКС+ 0,1н Na ₂ CO ₃	265**	69,6
0,1н Na ₂ CO ₃ +ДКС	300*	76,1
ДКС + 0,1н Na ₂ CO ₃	330	83,3
ЛКС+ 0,1н Na ₂ CO ₃ +ДКС	309*	81,1
ДКС+ 0,1н Na ₂ CO ₃ +ЛКС	324	81,4
НСР ₀₅	53,2	
НСР ₀₁	72,3	

Примечание * – существенная разность при НСР₀₅

** – существенная разность при НСР₀₁

Отмечена тенденция снижения выживаемости растений ячменя при обработке семян ЛКС и ДКС до и после замачивания в 0,1н растворе карбоната натрия 69,6...83,3 %, по сравнению с замачиванием в 0,1н растворе Na₂CO₃ – 92,1 %.

Таким образом, в опыте отмечено существенное снижение числа взошедших семян и выживших растений в вариантах с максимальной – 1н концентрацией карбоната натрия. Обработка замоченных в дистиллированной воде семян дальним красным светом достоверно снижала и полевую всхожесть семян и выживаемость растений ячменя в первом поколении, в отличие от обработки лазер-

ным красным светом. Обработка ЛКС перед замачиванием в 1н растворе Na_2CO_3 привела к существенному снижению выживаемости растений.

3.3.2. Изменение количественных признаков у растений ячменя в первом поколении

Изучаемые в опыте факторы, оказали различное влияние на основные элементы продуктивности растений ячменя Биос 1 в первом поколении (таблица 20).

Тенденция увеличения общей кустистости по сравнению с контролем (5,9 стеблей) отмечена во всех вариантах опыта, кроме варианта 0,1н Na_2CO_3 + ДКС, где она составила 5,7 стебля на одно растение.

Достоверно увеличилась продуктивная кустистость растений в варианте с обработкой ДКС + 0,1н Na_2CO_3 (6,2 стебля) по сравнению с контролем (4,9 стебля). В остальных вариантах продуктивная кустистость была на уровне контроля, несколько ниже в варианте ЛКС + 0,1н Na_2CO_3 + ДКС (4,8 стебля).

Существенное снижение длины стебля наблюдалось в варианте ЛКС + 0,1н Na_2CO_3 на 3,3 см по сравнению с контролем (65,1 см). Незначительное увеличение длины стебля отмечено в варианте ДКС + 0,1н Na_2CO_3 – 66,5 см. Все остальные факторы несущественно снижали длину главного стебля на 0,3...1,4 см.

Все изучаемые факторы привели к уменьшению длины колоса ячменя в M_1 . Максимальное достоверное снижение длины колоса отмечено под действием ЛКС + 0,1н Na_2CO_3 – 7,8 см, в контрольном варианте 9,0 см.

Существенное снижение данного показателя наблюдалось в вариантах: 1н Na_2CO_3 (8,5 см), 0,1н Na_2CO_3 + ДКС (8,4 см), ДКС + 0,1н Na_2CO_3 (8,4 см), ЛКС + 0,1н Na_2CO_3 + ДКС (8,4 см) и ДКС + 0,1н Na_2CO_3 + ЛКС (8,2 см).

Рассматриваемые факторы оказали отрицательное влияние на количество колосков в колосе ячменя первого поколения. Существенное снижение числа колосков в колосе наблюдалось в вариантах: 0,01н Na_2CO_3 , 1н Na_2CO_3 , С.з. + ЛКС, ЛКС + 0,1н Na_2CO_3 + ДКС, ДКС + 0,1н Na_2CO_3 + ЛКС. Минимальное число колосков в колосе 22,7 отмечено в варианте ЛКС + 0,1н Na_2CO_3 , в контроле 24,6.

Таблица 20 – Характеристика элементов структуры продуктивности растений ячменя сорта Биос 1 в М₁

Вариант	Кустистость, шт.		Длина, см		Число в колосе		Масса зерна с колоса, г
	общая	продукт.	стебля	колоса	колосков	зерен	
Контроль (С.з.)	5,9±0,5	4,9±0,4	65,1±0,9	9,0±0,2	24,6±0,3	23,5±0,5	1,62±0,04
0,01н Na ₂ CO ₃	6,4±0,4	5,1±0,4	64,8±0,8	8,7±0,1	23,6±0,3*	22,9±0,3	1,49±0,03*
0,1н Na ₂ CO ₃	6,2±0,4	5,3±0,3	64,6±0,7	8,9±0,1	24,3±0,2	23,7±0,2	1,53±0,02
1н Na ₂ CO ₃	6,1±0,4	5,5±0,4	64,9±0,8	8,5±0,2*	23,4±0,4*	23,2±0,4	1,48±0,04*
С.з. + ЛКС	6,3±0,3	5,1±0,3	64,3±1,0	8,5±0,2	23,6±0,3*	22,5±0,4	1,53±0,04
С.з. + ДКС	6,8±0,5	5,8±0,4	64,5±0,7	8,9±0,1	24,2±0,3	23,8±0,3	1,47±0,03**
0,1н Na ₂ CO ₃ +ЛКС	6,7±0,6	5,3±0,4	63,9±0,9	8,9±0,2	24,1±0,4	23,6±0,4	1,47±0,03**
ЛКС+ 0,1н Na ₂ CO ₃	6,1±0,4	5,1±0,3	61,8±0,8*	7,8±0,2***	22,7±0,4***	21,9±0,4*	1,37±0,04***
0,1н Na ₂ CO ₃ +ДКС	5,7±0,4	5,1±0,4	63,7±1,2	8,4±0,2*	23,4±0,5	22,6±0,6	1,41±0,05***
ДКС+ 0,1н Na ₂ CO ₃	7,4±0,7	6,2±0,5*	66,5±0,8	8,4±0,2*	23,7±0,4	22,8±0,3	1,40±0,03***
ЛКС+0,1н Na ₂ CO ₃ +ДКС	6,2±0,5	4,8±0,4	64,5±0,8	8,4±0,2*	23,2±0,5*	21,4±0,6*	1,33±0,05***
ДКС+0,1н Na ₂ CO ₃ +ЛКС	7,2±0,6	6,0±0,5	65,1±1,0	8,2±0,2**	23,2±0,5*	22,1±0,5	1,45±0,05**

Примечание: * - уровень достоверности $P > 0,95$;
 ** - уровень достоверности $P > 0,99$;
 *** - уровень достоверности $P > 0,999$

Наименьшее число зерен в колосе 21,9 и 21,4 отмечено в двух вариантах, соответственно ЛКС + 0,1н Na_2CO_3 и ЛКС + 0,1н Na_2CO_3 + ДКС, в контроле 23,5.

Существенное снижение массы зерна с колоса от 0,13 до 0,29 г наблюдали в большинстве вариантов опыта (контроль 1,62 г), за исключением вариантов: 0,1н Na_2CO_3 и дистиллированная вода + ДКС – 1,53г.

В комплексных вариантах при применении последним лазерного красного света отмечена тенденция к увеличению общей и продуктивной кустистости, длины стебля, числа зерен и массы зерна с колоса по сравнению с вариантом, где завершающим был ДКС.

Обработка семян физическими и химическими факторами повлияла на характер изменчивости количественных признаков растений ячменя в первом поколении (приложение 5).

Наиболее варьирующими признаками у ячменя были общая ($CV = 38,5-73,0 \%$) и продуктивная ($CV = 43,9-68,4 \%$) кустистость. Менее вариабельными оказались признаки: длина стебля ($CV = 8,3-14,3 \%$), длина колоса ($CV = 10,6-20,2 \%$), число колосков в колосе ($CV = 6,7-15,7 \%$), число зерен ($CV = 7,4-21,8 \%$) и масса зерна с колоса ($CV = 12,6-27,2 \%$). Признак «длина стебля» был наиболее стабильным.

В группе вариантов с карбонатом натрия наименьшее значение коэффициентов вариации по всем показателям отмечено при замачивании семян в 0,1н растворе Na_2CO_3 (рисунок 5).

По показателю общей кустистости наибольший коэффициент вариации $CV = 73,0 \%$ отмечен в варианте ДКС + 0,1н Na_2CO_3 , наименьшее значение $CV = 38,5 \%$ наблюдалось в варианте С.з. + ЛКС, в контроле ($CV = 69,9 \%$) (рисунок 6).

Существенное уменьшение коэффициента изменчивости продуктивной кустистости в сравнении с контролем ($CV = 60,7 \%$) отметили в варианте С.з. + ЛКС ($CV = 47,0 \%$). Наибольший коэффициент вариации по данному признаку наблюдали в варианте 0,1н Na_2CO_3 + ЛКС ($CV = 68,4\%$).

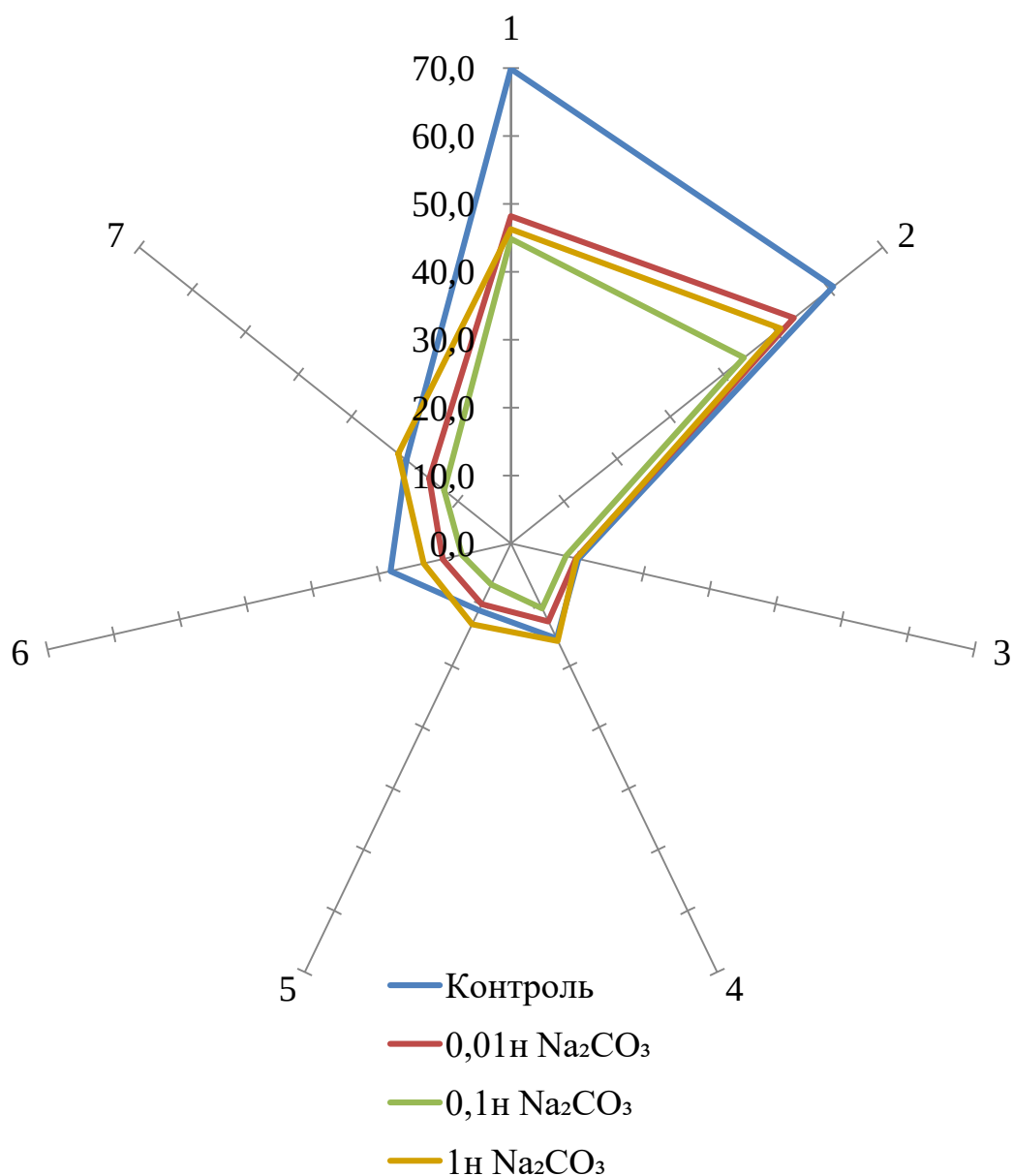


Рисунок 5 – Вариационная изменчивость количественных признаков ячменя Биос 1 в М₁в вариантах с различной концентрацией карбоната натрия: 1 – общая кустистость; 2 – продуктивная кустистость; 3 – длина стебля; 4 – длина колоса; 5 – число колосков в колосе; 6 – число зёрен в колосе; 7 – масса зерна с колоса.

Изменчивость длины стебля по сравнению с контрольным вариантом (CV = 10,2 %) была незначительно выше в вариантах 0,1н Na₂CO₃ + ЛКС (CV = 11,1 %), ДКС + 0,1н Na₂CO₃ + ЛКС (CV = 11,4 %), С.з. + ЛКС (CV = 11,9 %). Максимальное значение коэффициента вариации длины стебля отмечено при обработке ячменя

0,1н Na_2CO_3 + ДКС (CV = 14,3 %). Во всех остальных рассматриваемых вариантах значение коэффициента вариации было незначительно ниже контроля.

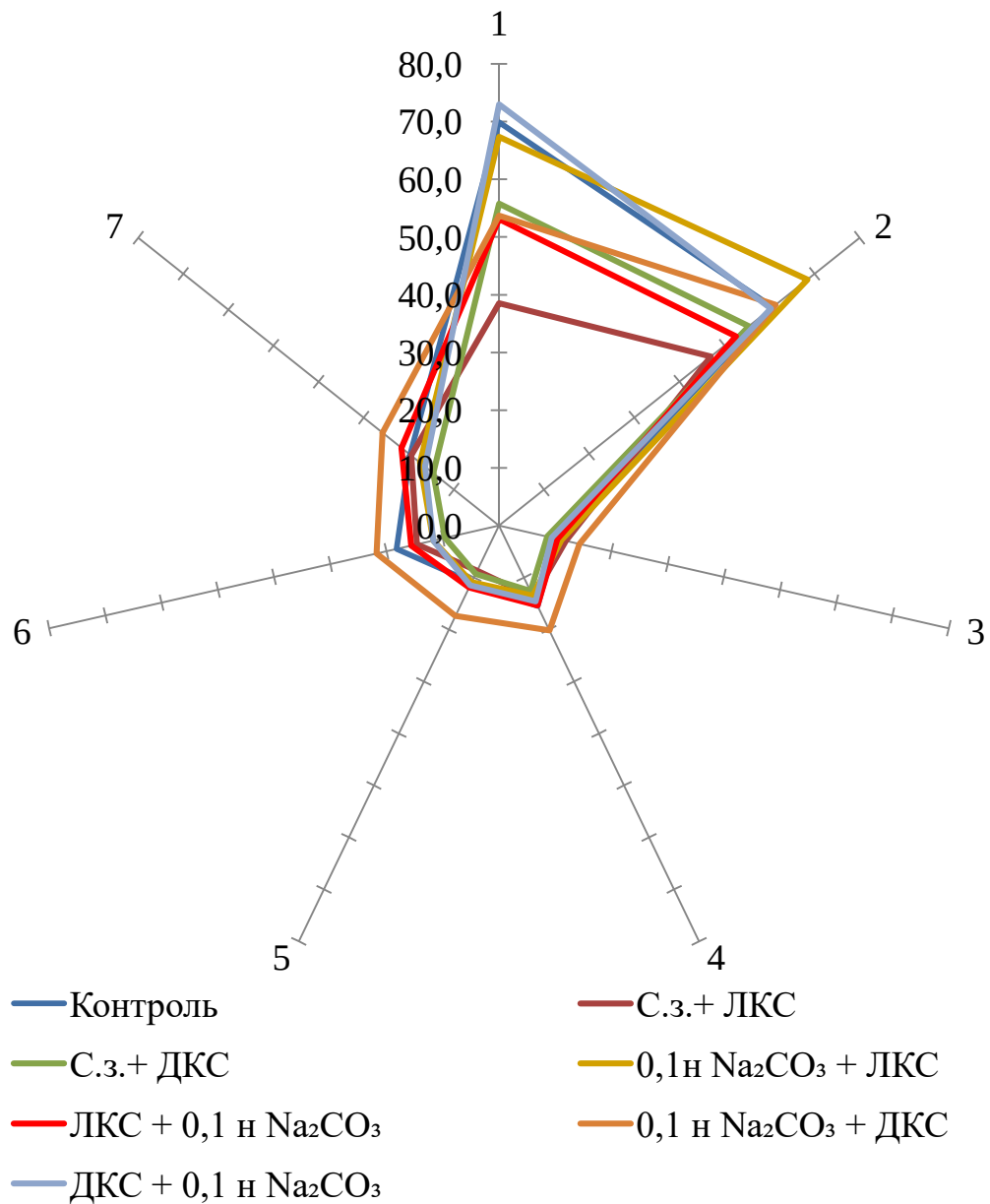


Рисунок 6 – Вариационная изменчивость количественных признаков ячменя Биос 1 в M_1 в парных вариантах опыта: 1 – общая кустистость; 2 – продуктивная кустистость; 3 – длина стебля; 4 – длина колоса; 5 – число колосков в колосе; 6 – число зёрен в колосе; 7 – масса зерна с колоса.

Наибольшее значение коэффициента вариации по длине колоса наблюдали в варианте 0,1н Na_2CO_3 + ДКС ($\text{CV} = 20,2 \%$), наименьшее значение отмечено в варианте С.з. + ДКС ($\text{CV} = 12,6 \%$) и контроле ($\text{CV} = 15,5 \%$).

Максимальная вариабельность числа колосков в колосе была в варианте 0,1н Na_2CO_3 + ДКС ($\text{CV} = 17,4 \%$), наименьшая при обработке семян замоченных в воде + ЛКС ($\text{CV} = 8,7 \%$), в контроле ($\text{CV} = 10,9 \%$).

Значительное увеличение вариационной изменчивости как числа зёрен в колосе, так и массы зерна с колоса отмечено в варианте 0,1н Na_2CO_3 + ДКС ($\text{CV} = 21,8$ и $25,8 \%$ соответственно), наименьшая изменчивость коэффициента по указанным признакам в варианте С.з. + ДКС ($\text{CV} = 9,6$ и $14,6 \%$ соответственно), в контроле $\text{CV} = 18,2$ и $19,7 \%$.

Максимальный коэффициент вариации ($\text{CV} = 27,2 \%$) массы зерна с колоса в комплексных вариантах: ЛКС + 0,1н Na_2CO_3 + ДКС и ДКС + 0,1н Na_2CO_3 + ЛКС (рисунок 7). Увеличение коэффициентов вариации в комплексных вариантах по сравнению с контролем отмечено и по таким признакам: продуктивная кустистость $\text{CV} = 63,6 \%$ и $68,1\%$, в контроле $60,7 \%$; длина колоса $\text{CV} = 16,9 \%$ и $17,8 \%$, в контроле $15,5\%$; число колосков в колосе $\text{CV} = 15,7 \%$ в комплексных вариантах, в контроле $\text{CV} = 10,9 \%$.

По признаку общей кустистости в обоих варианта коэффициент вариации был ниже $\text{CV} = 60,7$ и $66,0 \%$, в контроле $\text{CV} = 69,9 \%$.

Чувствительность ячменя сорта Биос 1 к изучаемым факторам оценивали и с использованием среднего суммарного показателя депрессии D, % (стимуляции St, %) (Володин, Лисовская, 1979).

Коэффициент D (St) рассчитывался по пяти количественным признакам: полевая всхожесть семян, длина стебля и колоса, число зерен и масса зерна с колоса (приложение 6).

На основании изменения параметров количественных признаков ячменя относительно контроля в первом поколении после воздействия изучаемых факторов установлен эффект депрессии во всех вариантах опыта (рисунок 8).

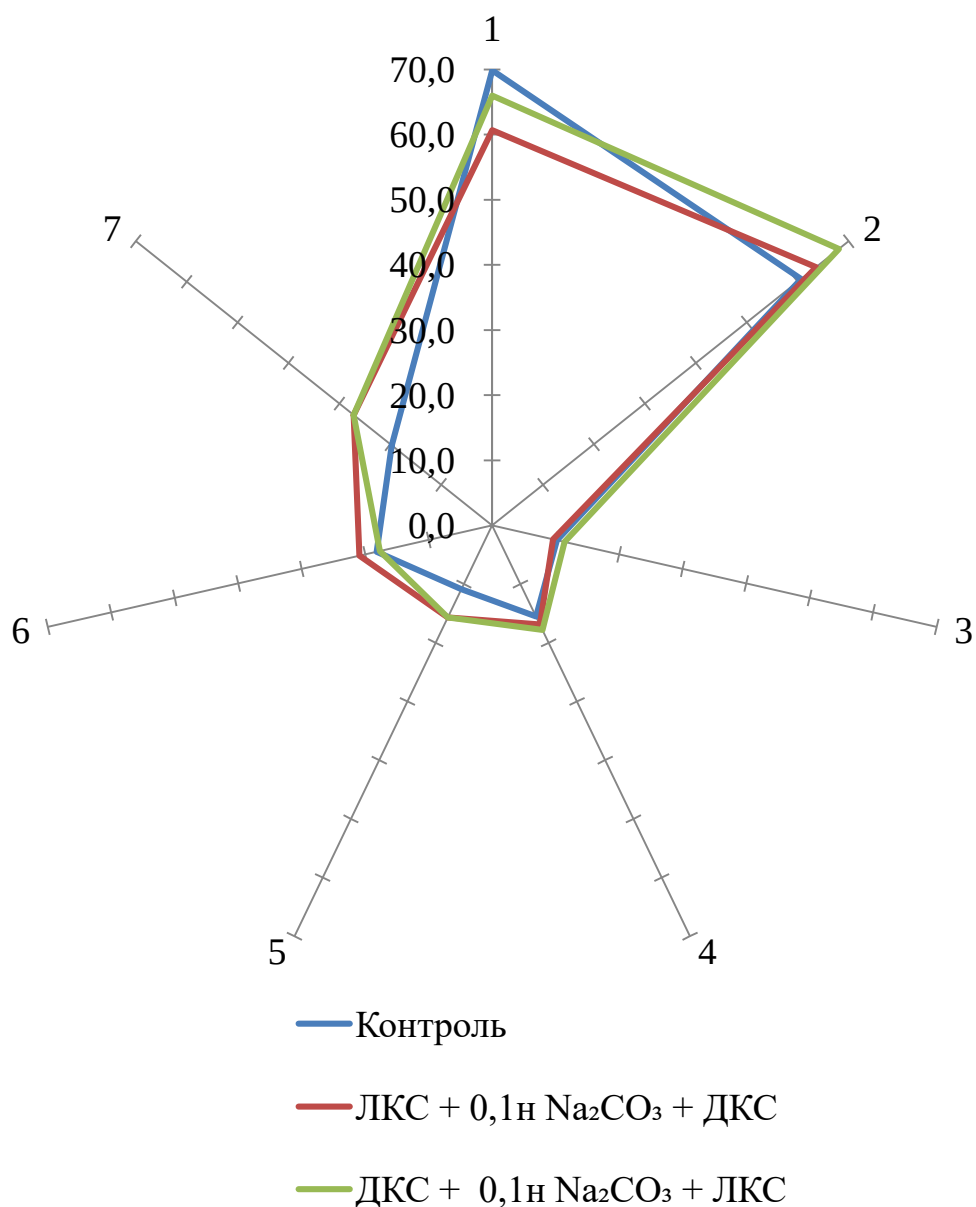


Рисунок 7 – Вариационная изменчивость количественных признаков ячменя Биос 1 в М₁ в комплексных вариантах опыта: 1 – общая кустистость; 2 – продуктивная кустистость; 3 – длина стебля; 4 – длина колоса; 5 – число колосков в колосе; 6 – число зёрен в колосе; 7 – масса зерна с колоса.

При увеличении концентрации соли Na₂CO₃ увеличивалось её депрессирующее действие с -2,74 до -6,05 %, за счет снижения полевой всхожести семян, уменьшения длины стебля и колоса, числа зерен и массы зерна с колоса.

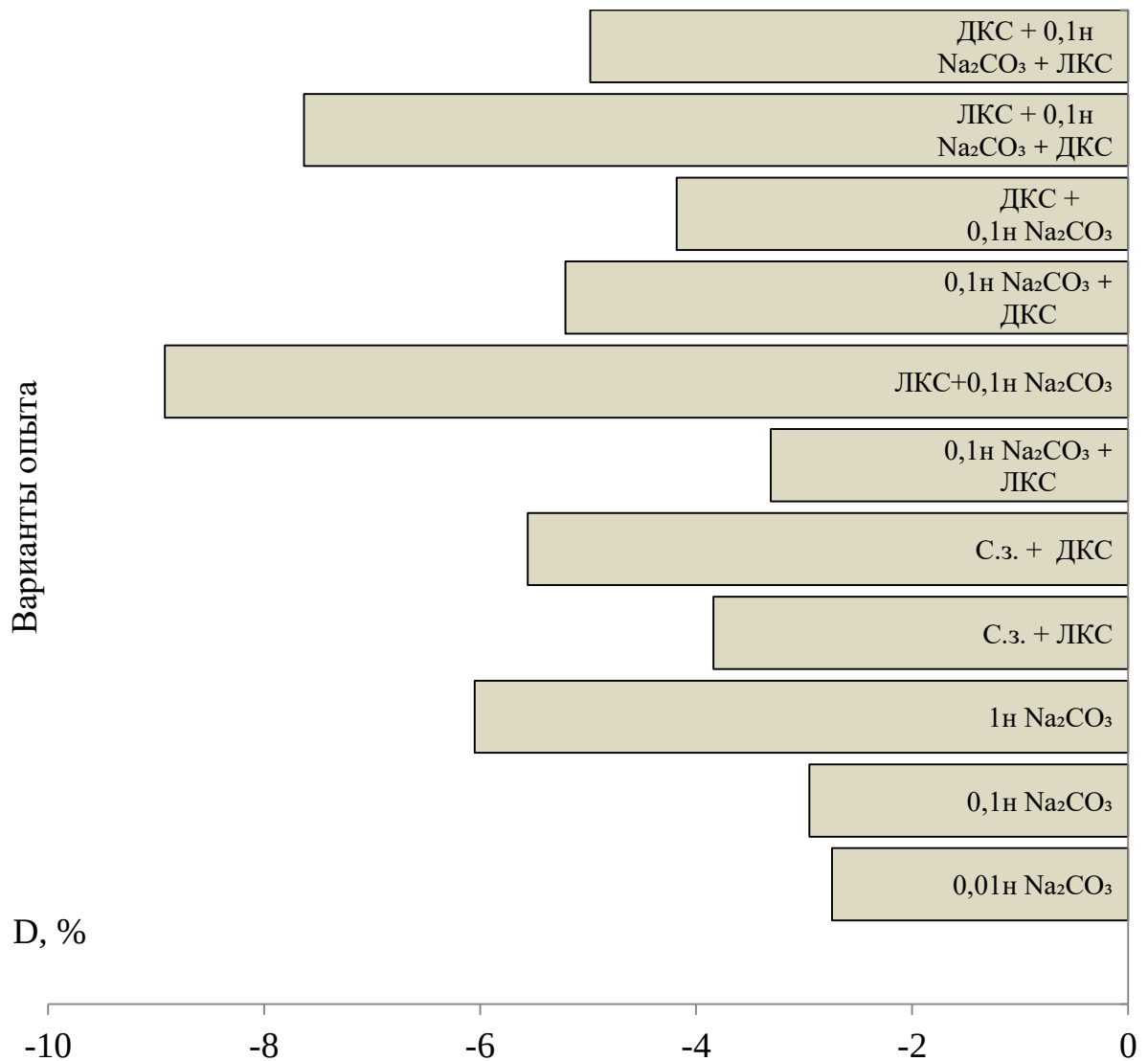


Рисунок 8 – Реакция растений ячменя на воздействие изучаемых факторов, %

Наиболее депрессирующее действие оказали некоторые парные и комплексные варианты с первичной обработкой лазерным красным светом: ЛКС + 0,1н Na₂CO₃ + ДКС (D = -7,63 %), ЛКС + 0,1н Na₂CO₃ (D = -8,92 %). Обратное сочетание факторов менее угнетающе подействовало на растения ячменя первого поколения. Это связано с тем, что при воздействии ЛКС на семена происходит изменение конформации фитохрома, усиление проницаемости клеточных мембран для Na₂CO₃. Рост концентрации Na⁺ в клетке, обуславливает нарушение физиологических процессов в ней и оказывает отрицательное влияние на рост и развитие растений в M₁.

3.4. Изменчивость ярового ячменя во втором поколении

3.4.1. Частота и спектр хлорофилльных мутаций в M_2

Во втором поколении проводили отбор семей и растений, отличающихся по количественным и качественным признакам от контроля – сорта Биос 1.

С момента появления массовых всходов определяли тип и частоту хлорофилльных мутаций, так как ряд авторов полагает, что данные мутации в той или иной степени характеризуют действие мутагена и являются индикатором мутагенной активности физических факторов и химических соединений (Валева, 1967; Калам, Орав, 1974; Володин и др., 1984). Хлорофилльные мутации принято считать индикатором проявления морфофизиологических мутаций.

Хлорофилльные мутации позволяют судить о наследственных изменениях растений уже во втором поколении, в то время как по другим видимым изменениям говорить о мутагенном действии факторов можно лишь в третьем поколении. Поэтому простота учета делает их очень удобными для оценки мутабельности сортов и эффективности того или иного мутагена (Шпота и др., 1995).

У ячменя хлорофилльные мутации имеют низкую фенотипическую частоту проявления, на данные мутации влияют многие экологические факторы (температура во время начального периода развития растения) (Калам, Орав, 1974). Существенно модифицируют частоту и спектр мутаций отдельные или в совокупности по стмутагенные условия выращивания растений (Бабаян и др., 1991).

Во втором поколении в 2010 году во всех вариантах опыта были отмечены хлорофилльные изменения (таблица 21). Всего отобрано 37 семей с хлорофилльными мутациями.

Наибольшее количество семей с хлорофилльными мутациями наблюдали в варианте с комплексной обработкой ДКС + замачиванием в 0,1н растворе карбоната натрия и последующим облучением ЛКС – 10 семей. По 6 семей выделено в вариантах 0,01н Na_2CO_3 и ЛКС + 0,1н Na_2CO_3 + ДКС. Четыре семьи с хлорофилльными мутациями получено в варианте 0,1н Na_2CO_3 , в остальных вариантах 1...2

семьи. Замачивание семян в растворе карбоната натрия, перед облучением ЛКС снижает количество хлорофильных мутаций в два раза.

Таблица 21 – Частота хлорофильных мутаций во втором поколении

Вариант	Проанализировано семей в М ₂	Частота хлорофильных мутаций в М ₂	
		абс.	р±S _p , %
Контроль (С.з.)	364	-	-
0,01н Na ₂ CO ₃	347	6	1,73±0,70
0,1н Na ₂ CO ₃	337	4	1,19±0,59
1н Na ₂ CO ₃	302	2	0,66±0,47
С.з. + ЛКС	314	2	0,64±0,45
С.з. + ДКС	289	2	0,69±0,49
0,1н Na ₂ CO ₃ +ЛКС	307	1	0,33±0,33
ЛКС+ 0,1н Na ₂ CO ₃	265	2	0,75±0,53
0,1н Na ₂ CO ₃ +ДКС	300	1	0,33±0,33
ДКС + 0,1н Na ₂ CO ₃	330	1	0,30±0,30
ЛКС+ 0,1н Na ₂ CO ₃ +ДКС	309	6	1,94±0,78
ДКС+ 0,1н Na ₂ CO ₃ +ЛКС	324	10	3,09±0,96*

Примечание: * – уровень вероятности $P > 0,95$.

Максимальная частота хлорофильных мутаций в М₂ – 1,94...3,09 % отмечена в комплексных вариантах. При сочетании факторов ДКС + 0,1н Na₂CO₃ + ЛКС отмечен аддитивный эффект – 3,09 % хлорофильных мутаций.

В парных вариантах частота хлорофильных мутаций на уровне или ниже частоты применяемых факторов – ЛКС, ДКС и 0,1 н раствор карбоната натрия, соответственно, 0,64; 0,69 и 1,19 процента.

При увеличении концентрации раствора карбоната натрия с 0,01н до 1н наблюдается снижение абсолютного выхода семей с хлорофилльными изменениями с 6 до 2 и уменьшается частота мутаций с 1,73 % до 0,66 %.

В остальных изучаемых вариантах этот показатель колеблется от 0,33 % (0,1н Na_2CO_3 + ЛКС и 0,1н Na_2CO_3 + ДКС) до 0,75 % (ЛКС + 0,1н Na_2CO_3).

Действие изучаемых факторов обусловило широкий спектр хлорофилльных мутаций. Всего в опыте было выделен 21 тип мутаций. Тип хлорофилльных мутаций определяли по характеру окраски листьев и по классификатору, разработанному Ю.И. Калам, Т.А. Орав (1974).

Наиболее распространённой хлорофилльной мутацией была мутация типа *albina* (30,8 %) – растения, имеющие белые листья (рисунок 9), не содержащие хлорофилла и, погибающие, израсходовав питательные вещества эндосперма (приложение 7).



Рисунок 9 – Мутация типа *albina*

Доля хлорофилльных мутаций типа *viriduloalba* (рисунок 10), *xanthovirescens* составила по 7,7 %, *albotigrina* (рисунок 11), *albotigrinavirescens*, *alboviridoterminalis*, *viridovirescens* (рисунок 12), *viridoxantha* – 5,1 %, 13 типов хлорофилльных мутаций наблюдались с долей 2,6 %.

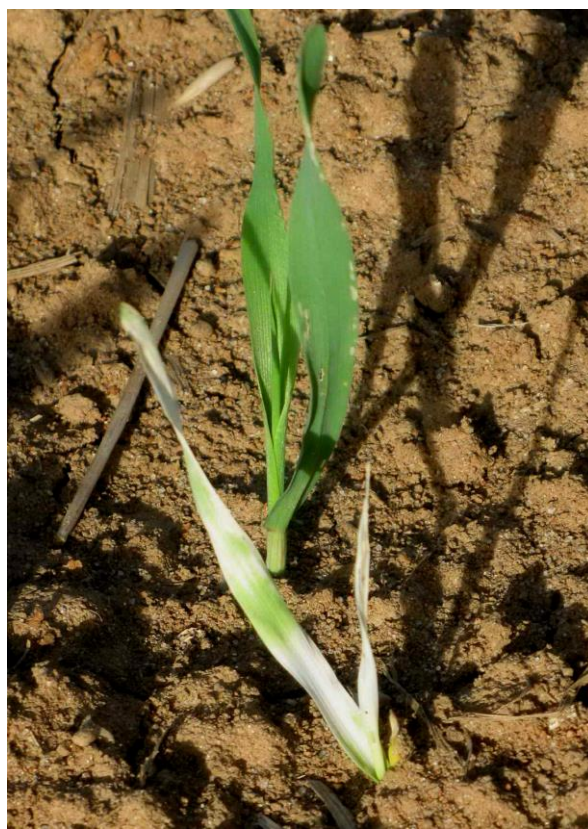


Рисунок 10 – Мутация типа *viriduloalba* Рисунок 11 – Мутация типа *albotigrina*

Н.В. Григоренко и Е.А. Ларченко (2000) отмечали, что растения кукурузы с мутациями *albina* и *xantha* (желтые всходы) отличались резко пониженной жизнеспособностью, существенно отставали в росте и через 2-3 недели погибали. Данный тип мутаций отмечен в 12 семьях в вариантах 0,01н Na_2CO_3 , 0,1н Na_2CO_3 , 0,1н Na_2CO_3 + ЛКС, ЛКС + 0,1н Na_2CO_3 , ДКС + 0,1н Na_2CO_3 , ЛКС + 0,1н Na_2CO_3 + ДКС, ДКС + 0,1н Na_2CO_3 + ЛКС (приложение 8).

Облучение ДКС семян, замоченных в карбонате натрия, вызвало только один тип хлорофилльных нарушений *viridoxanthoterminalis* (первые листья зеленые, начиная со второго или третьего – желтые) – 0,33 %. При обратном сочетании факторов (ДКС + 0,1 н Na_2CO_3) также отмечена только одна семья с хлорофилльным изменением – *albina* с частотой 0,30 %.

В варианте ДКС + 0,1н Na_2CO_3 + ЛКС были обнаружены две семьи со спонтанной мутацией типа *albotigrina*.

В варианте 0,01н Na_2CO_3 отмечена одна семья, в которой были зарегистрированы сразу 3 типа хлорофилльных мутаций: 2 растения с *viriduloalba*, и по одному растению с *albina* и *viridoalbescens*.

Мутация типа *viriduloalba* – бледно-зеленые растения были отмечены в вариантах: 0,01н Na_2CO_3 , ЛКС + 0,1н Na_2CO_3 и ДКС + 0,1н Na_2CO_3 + ЛКС. Мутация типа *Xanthovirescens* – желтое растение приобретает в дальнейшем нормальный зеленый цвет зарегистрированы в вариантах 0,01н Na_2CO_3 и 0,1н Na_2CO_3 .



Рисунок 12 – Мутация типа *viridovirescens*

В вариантах с обработкой тремя мутагенами происходит качественное увеличение хлорофилльных изменений до 3-6 типов мутаций. В комплексном варианте ДКС + 0,1н Na_2CO_3 + ЛКС, а так же в варианте 0,01н Na_2CO_3 произошло более значительное нарушение генетической программы, отвечающей за образование хлорофилла, так как было отмечено 6 и 8 типов мутаций, соответственно: *albina* (белые растения), *albocostata* (ребра листьев белые), *albotigrina* (на листьях чередуются зеленые и белые продольные поперечные полосы), *chlorina* (зеленовато-желтое растение), *lutea* (соломенно-желтое растение), *viridoalbescens* (зеленое растение превращается в белое), *viridolutescens* (зеленое растение превращается в жёлтое) (рисунок 13), *viridovirescens* (бледно-зеленое растение приобретает нормальный зеленый цвет), *viridoalboterminalis* (первые листья зеленые, начиная со второго или третьего – белые), *viriduloalba* (бледно-зеленое растение), *xanthovirescens* (желтое растение приобретает нормальный зеленый цвет), растение с белыми остями (рисунок 14).



Рисунок 13 – Мутация типа *viridolutescens* натрия, ЛКС и ДКС являются мутагенами на культуре ячменя.

По данным С.А. Валева (1967), хлорофилльные мутации служат лишь первой ступенью к изучению действия мутагена и дают только предварительную характеристику. Поэтому помимо хлорофилльных изменений в опыте выделялись семьи с морфологическими и физиологическими изменениями, отличными от исходного сорта Биос 1.

Результаты учета хлорофилльных изменений показали, что обработка семян ячменя карбонатом натрия с концентрацией 0,01н, 0,1н, а так же совместное комплексное воздействие лазерного излучения, 0,1н Na_2CO_3 и дальнего красного света в прямой и обратной комбинациях значительно увеличивала частоту и спектр мутаций. Выявленные хлорофилльные мутации позволяют судить о том, что карбонат



Рисунок 14 – Мутация белые ости ячменя

3.4.2. Морфологическая и физиологическая изменчивость ярового ячменя во втором поколении

Все морфофизиологические изменения растений контрольного сорта характеризуют эффективность используемого мутагена. Согласно классификации В.М. Шевцова (1981) фенотипические изменения, которые легко измеряются или оцениваются (форма куста, высота растения; окраска колоса и остей; размеры колоса, зерна; длина вегетационного периода и другие), относятся к макромутациям. Данные мутации имеют важное практическое значение для селекции и в отличие от хлорофилльных мутаций могут применяться в качестве исходного материала при создании новых сортов (Емелев, 2007).

Во втором поколении из 3788 высеянных семей 311 (8,21 %) имели видимые морфофизиологические и физиологические изменения (таблица 22).

Наибольшее количество семей с изменениями (53) наблюдали в варианте с замачиванием семян в 0,01н Na_2CO_3 , наименьшее количество (15) – в вариантах ДКС + 0,1н Na_2CO_3 и ЛКС + 0,1н Na_2CO_3 + ДКС. Увеличение концентрации карбоната натрия снизило частоту морфологических и физиологических изменений с 15,27 % до 11,59 %.

Применение дальнего красного света и лазерного красного излучения после замачивания семян в дистиллированной воде индуцировало морфофизиологические изменения с одинаковой частотой (7,27 % и 7,32 % соответственно). Применение ЛКС до замачивания семян в 0,1н растворе карбоната натрия обеспечивало получение 12,08 % семей с изменениями, а после замачивания 9,45 % семей. Противоположная картина наблюдается при обработке дальним красным светом: облучение семян перед замачиванием в 0,1н Na_2CO_3 индуцировало 4,55 % семей, а после замачивания 8,33 % семей с морфофизиологическими изменениями.

В комплексных вариантах облучение семян лазерным красным светом на завершающем этапе (ДКС + 0,1н Na_2CO_3 + ЛКС) привело к повышению частоты морфофизиологических изменений на 1,94 %, в сравнении с вариантом, где ЛКС применяли первым (ЛКС + 0,1н Na_2CO_3 + ДКС).

Таблица 22 – Частота семей ячменя с морфофизиологическими изменениями в М₂

Вариант	Проанализировано семей в М ₂	Частота семей с изменениями в М ₂	
		абс.	р±S _p , %
Контроль (С.з.)	364	—	—
0,01н Na ₂ CO ₃	347	53	15,27±1,93***
0,1н Na ₂ CO ₃	337	41	12,17±1,78***
1н Na ₂ CO ₃	302	35	11,59±1,84***
С.з. + ЛКС	314	23	7,32±1,47***
С.з. + ДКС	289	21	7,27±1,53***
0,1н Na ₂ CO ₃ +ЛКС	307	29	9,45±1,67***
ЛКС + 0,1н Na ₂ CO ₃	265	32	12,08±2,00***
0,1н Na ₂ CO ₃ + ДКС	300	25	8,33±1,60***
ДКС + 0,1н Na ₂ CO ₃	330	15	4,55±1,15**
ЛКС+ 0,1н Na ₂ CO ₃ +ДКС	309	15	4,85±1,22**
ДКС+ 0,1н Na ₂ CO ₃ +ЛКС	324	22	6,79±1,40***

Примечание: ** - уровень вероятности $P > 0,99$

*** - уровень вероятности $P > 0,999$

В парных и комплексных вариантах, изучаемых в опыте, аддитивного эффекта от используемых физических и химических факторов не наблюдалось.

Рядом исследователей (Валева, 1967; Сидорова, 1966; Питиримова, 1970; Гончаров, 1971) найдена связь между хлорофилльными мутациями и морфофизиологическими изменениями у растений.

Другие авторы (Грищенко, Квасова, 1966; Эльшуни, Хвостова, 1966; Усикова, 1969; Володин, Лисовская, 1979; Володин и др., 1984) не нашли такой зависимости.

Наличие или отсутствие связи между выходом хлорофилльных мутаций, морфологических, физиологических изменений, в нашем опыте зависит от используемого мутагенного фактора.

Увеличение концентрации карбоната натрия приводило к уменьшению выхода как хлорофилльных мутаций так и морфофизиологических изменений в M_2 , вероятно за счет снижения всхожести семян и выживаемости растений в первом поколении.

Интересная взаимосвязь наблюдается в вариантах с облучением ЛКС до и после замачивания в растворе карбоната натрия. Лазерный красный свет изменяет проницаемость мембран растения для карбоната натрия и последующее замачивание в 0,1н Na_2CO_3 дает больший выход хлорофилльных мутаций на 0,42 % и на 2,63 % морфофизиологических изменений, чем облучение после замачивания.

Обратная картина наблюдается в вариантах с применением дальнего красного света. Применение ДКС после замачивания семян в 0,1 н Na_2CO_3 дает на 3,8 % больший выход морфофизиологических изменений и на 0,03 % хлорофилльных мутаций. Завершающее действие ЛКС в комплексных вариантах давало больший выход хлорофилльных мутаций и морфофизиологических изменений.

Морфофизиологическая изменчивость ячменя в опыте характеризуется не только частотой измененных форм, но и их разнообразием. Спектр индуцированной изменчивости имеет важное значение для практической селекции.

По данным В.М. Шевцова (1969, 1991) у ячменя наиболее мутабельными признаками являются: длина вегетационного периода, высота стебля и плотность колоса.

Во втором поколении под действием карбоната натрия, лазерного и дальнего красного света были выделены семьи со следующими типами новообразований, отличающиеся от ярового ячменя сорта Биос 1: промежуточная форма куста, сильная кустистость, ранний выход в трубку, раннее и позднее созревание, высокий и низкий стебель, короткие и длинные ости, сильная антоциановая окраска растения, длинный, короткий, рыхлый и стерильный колос, череззерница в колосе, двойной колос, высокая масса зерна с колоса (таблица 23).

Наибольшее количество типов морфофизиологических изменений наблюдалось в вариантах 0,01н Na_2CO_3 и 0,1н Na_2CO_3 – 15 и 14 соответственно, наименьшее – 7 типов – в варианте ЛКС + 0,1н Na_2CO_3 + ДКС.

Таблица 23 – Спектр морфологических и физиологических изменений у ячменя в М₂

Вариант опыта Тип изменений	Контроль (С.з.)		0,01н Na ₂ CO ₃		0,1н Na ₂ CO ₃		1н Na ₂ CO ₃		С.з.+ЛКС		С.з.+ДКС	
	абс.	%	абс.	%	абс.	%	абс.	%	абс.	%	абс.	%
Число изучаемых семей	364		347		337		302		314		289	
Промежуточная форма куста	-	-	1	0,29	2	0,59	1	0,33	-	-	-	-
Сильная кустистость	-	-	-	-	1	0,30	-	-	-	-	-	-
Ранний выход в трубку	-	-	2	0,58	-	-	-	-	-	-	-	-
Стебель: высокий	-	-	31	8,93	33	9,79	22	7,28	19	6,05	17	5,88
низкий	-	-	18	5,19	9	2,67	12	3,97	5	1,59	5	1,73
Колос: рыхлый	-	-	6	1,73	-	-	-	-	-	-	-	-
длинный	-	-	35	10,09	29	8,61	23	7,62	18	5,73	13	4,50
короткий	-	-	10	2,88	10	2,97	1	0,33	2	0,64	6	2,08
Череззерница в колосе	-	-	2	0,58	1	0,30	1	0,33	-	-	-	-
Стерильный колос	-	-	-	-	1	0,30	-	-	-	-	-	-
Ости: длинные	-	-	27	7,78	22	6,53	16	5,30	12	3,82	16	5,54
короткие	-	-	13	3,75	12	3,56	9	2,98	2	0,64	4	1,38
Созревание: позднее	-	-	12	3,46	19	5,64	6	1,99	-	-	7	2,42
раннее	-	-	5	1,44	2	0,59	-	-	-	-	1	0,35
Антоциановая окраска растения	-	-	3	0,86	2	0,59	3	0,99	3	0,96	-	-
Двойной колос	-	-	1	0,29	-	-	-	-	-	-	-	-
Высокая масса зерна с колоса	-	-	16	4,61	19	5,64	15	4,97	8	2,55	8	2,77
Типов новообразований	-	-	15		14		11		8		9	

Вариант опыта Тип изменений	0,1н Na ₂ CO ₃ +ЛКС		ЛКС+ 0,1н Na ₂ CO ₃		0,1н Na ₂ CO ₃ +ДКС		ДКС+0,1н Na ₂ CO ₃		ЛКС+0,1н Na ₂ CO ₃ +ДКС		ДКС+0,1н Na ₂ CO ₃ +ЛКС	
	абс.	%	абс.	%	абс.	%	абс.	%	абс.	%	абс.	%
Число семей	307		265		300		330		309		324	
Промежуточная форма куста	1	0,33	1	0,38	-	-	1	0,30	-	-	-	-
Сильная кустистость	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Ранний выход в трубку	-	-	-	-	-	-	1	0,30	-	-	-	-
Стебель: высокий	18	5,86	29	10,94	18	6,00	10	3,03	10	3,24	15	4,63
низкий	9	2,93	5	1,89	4	1,33	1	0,30	5	1,62	13	4,01
Колос: рыхлый	-	-	1	0,38	-	-	-	-	-	-	-	-
длинный	17	5,54	29	10,94	17	5,67	9	2,73	13	4,21	21	6,48
короткий	3	0,98	-	-	2	0,67	3	0,91	2	0,65	3	0,93
Череззерница в колосе	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3	0,93
Стерильный колос	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Ости: длинные	17	5,54	22	8,30	17	5,67	10	3,03	8	2,59	15	4,63
короткие	5	1,63	2	0,75	4	1,33	1	0,30	5	1,62	8	2,47
Созревание: позднее	7	2,28	3	1,13	3	1,00	2	0,61	-	-	-	-
раннее	1	0,33	2	0,75	1	0,33	1	0,30	-	-	-	-
Антоциановая окраска расте- ния	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Двойной колос	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Высокая масса зерна с колоса	9	2,93	17	6,42	7	2,33	3	0,91	7	2,27	8	2,47
Типов новообразований	10		10		9		11		7		8	

В контроле не выделено семей с новообразованиями. В блоке вариантов с карбонатом натрия преобладали изменения длины стебля, колоса, остей, массы зерна с колоса. Очень короткий колос (до 5 см) отмечен в образцах: 2-1-4, 2-8-4, 2-14-4, 2-39-4; короткий колос (до 7 см) выявлен у образцов: 2-3-4, 2-10-6, 2-16-4, 2-19-4, 2-27-4, 2-42-39, 3-8-48, 3-22-39, 3-37-39, 3-38-39, 3-39-39, 3-40-39, 3-44-39, 4-32-3; очень длинный колос (больше 12 см): 2-11-3, 2-21-39, 2-22-9, 2-47-3, 2-49-30, 2-51-3, 2-52-3, 2-53-3, 3-3-3, 3-12-39, 3-23-3, 3-25-3, 3-27-3, 3-32-3; длина колоса в контроле 8,49 см. Большой массой зерна с колоса (1,5-1,8 г) обладали растения: 2-11-3, 2-22-9, 2-45-3, 3-7-г, 3-9-3, 3-13-13, 3-16-3, 3-30-3, 3-33-40, 3-35-39, 4-9-3, 4-31-3, 4-32-3, 4-36-3 у части других образцов масса зерна с колоса была выше контроля (1,21 г).

Только в блоке вариантов с индивидуальным применением карбоната натрия отмечены новообразования: сильная кустистость, двойной колос, стерильный колос.

В блоке вариантов С.з. + ЛКС и С.з. + ДКС существенных различий в типах изменений не было отмечено, единственное в варианте С.з. + ЛКС отмечено три семьи с сильной антоциановой окраской растений. Встречались образцы с коротким стеблем (до 7 см): 5-4-г, 6-1-4, 6-4-4, 6-6-х, 6-22-39; очень длинный колос (>12 см) имели образцы 5-16-3, 5-18-3, 6-21-39.

В парных вариантах число типов изменений ячменя колеблется от 9 (0,1н Na_2CO_3 + ДКС) до 11 (ДКС + 0,1н Na_2CO_3), что значительно ниже, чем в варианте с индивидуальным использованием карбоната натрия с концентрацией 0,1н. В тоже время спектр морфофизиологических изменений в парных вариантах шире, чем в вариантах с индивидуальным использованием физических факторов.

Завершающее действие ЛКС на замоченные в 0,1н растворе Na_2CO_3 семена ячменя во втором поколении обеспечило появление семьи с промежуточной формой куста по сравнению с завершающим действием ДКС. В данном блоке вариантов так же встречались образцы с очень длинным колосом (>12 см): 7-13-3, 9-11-3, 9-15-39.

Обработка ЛКС до замачивания в карбонате натрия по сравнению с ДКС способствовала увеличению частоты морфофизиологических изменений в M_2 в 2,65 раза. В данном блоке вариантов отмечены образцы с очень длинным колосом (>12 см): 8-3-013, 8-12-39, 8-14-3, 8-15-3, 8-17-3, 8-20-3, 8-21-3, 8-30-3, 8-31-3, 10-8-9, 10-12-3, 10-8-9, 10-12-3.

В комплексных вариантах произошло существенное снижение количества типов новообразований по сравнению с индивидуальной обработкой 0,1н карбонатом натрия и составило 7...8 типов изменений, что на уровне вариантов лазерный красный свет и дальний красный свет – 8...9 типов изменений.

В комбинированных вариантах сочетание ДКС + 0,1н Na_2CO_3 + ЛКС позволило получить дополнительный тип изменений – череззерница в колосе у 3 образцов (12-5-7, 12-6-7, 12-15-47).

Анализируя общий спектральный состав морфологический и физиологический изменений в опыте (таблица 24) отмечено, что наиболее часто в опыте наблюдались новообразования по признакам: высокий стебель (71,57 %) и длинный колос (71,57 %), формы с длинными остями встречались в опыте с частотой 58,15 %.

По продолжительности вегетационного периода выделено 23,32 % новообразований, отличных от исходного сорта Биос 1, причём подавляющее большинство 19,17 % – это формы с поздним созреванием.

Более ранний выход в трубку отмечали у 0,96 % от всех отобранных форм с морфофизиологическими изменениями.

Двойной колос, стерильный колос и растения с сильной кустистостью встречались с частотой 0,32 %.

В целом по опыту M_2 можно сделать заключение – замачивание семян в 0,01н растворе карбоната натрия на протяжении 12 часов привело к большому выходу хлорофилльных мутаций и морфофизиологических изменений с широким спектром. Индивидуальное облучение замоченных в воде семян лазерным красным светом или дальним красным светом обеспечивает практически в 2 раза ниже частоту и спектр изменений, чем 0,01н Na_2CO_3 .

Таблица 24 – Спектр морфофизиологических изменений ячменя в М₂

Тип изменений		Число семей с изменениями М ₂	Доля от общего числа семей с изменениями, $p \pm S_p \%$
Промежуточная форма куста		8	2,56±0,89
Сильная кустистость		1	0,32±0,32
Ранний выход в трубку		3	0,96±0,55
Стебель	высокий	224	71,57±2,55
	низкий	86	27,48±2,52
Колос	рыхлый	7	2,24±0,84
	длинный	224	71,57±2,55
	короткий	42	13,42±1,93
Ости	длинные	182	58,15±2,79
	короткие	65	20,77±2,29
Череззерница в колосе		7	2,24±0,84
Стерильный колос		1	0,32±0,32
Полная спелость	поздняя	60	19,17±2,22
	ранняя	13	4,15±1,13
Сильная антоциановая окраска растения		11	3,51±1,04
Двойной колос		1	0,32±0,32
Высокая масса зерна с колоса		117	37,38±2,73
Всего семей с изменениями		311	

В парных вариантах наибольший выход морфофизиологических изменений отмечен в варианте с применением лазерного красного света перед замачиванием семян в 0,1н растворе карбонатом натрия, при этом число типов изменений не увеличивается относительно обратной комбинации применения изучаемых фак-

торов. Использование ЛКС в качестве завершающего фактора в комплексных вариантах обеспечивает больший выход изменений, в отличие от ДКС.

Установлена во втором поколении достоверная корреляционная зависимость частоты полученных в полевом опыте морфофизиологических изменений ($r=0,77^*$) и частоты хлорофилльных мутаций ($r=0,66^*$) от уровня мутирования *Waxy* – гена.

3.5. Мутационная и модификационная изменчивость ячменя в третьем поколении

Проявление в третьем поколении хлорофилльных мутаций, выделенных в M_2 , носило различный характер и зависело от типа, природы изменений и мутагенного фактора (таблица 25).

Таблица 25 – Частота хлорофилльных мутаций ячменя в M_3

Вариант	Число семей с мутациями		Доля семей с мутациями в M_3 , ($p \pm Sp$)	Частота мутаций в M_3 , ($p \pm Sp$)
	M_2	M_3		
Контроль (С.з.)	-	-	-	-
0,01н Na_2CO_3	6	1	0,29 $\pm$ 0,29	16,67 $\pm$ 15,21
0,1н Na_2CO_3	4	-	-	-
1н Na_2CO_3	2	-	-	-
С.з. + ЛКС	2	2	0,64 $\pm$ 0,45	100,00 $\pm$ 0,00
С.з. + ДКС	2	-	-	-
0,1н Na_2CO_3 + ЛКС	1	-	-	-
ЛКС + 0,1н Na_2CO_3	2	-	-	-
0,1н Na_2CO_3 + ДКС	1	-	-	-
ДКС + 0,1н Na_2CO_3	1	1	0,30 $\pm$ 0,30	100,00 $\pm$ 0,00
ЛКС + 0,1н Na_2CO_3 + ДКС	6	-	-	-
ДКС + 0,1н Na_2CO_3 + ЛКС	10	1	0,31 $\pm$ 0,31	10,00 $\pm$ 9,49

Полная наследуемость хлорофилльных изменений наблюдалось в вариантах С.з. + ЛКС и ДКС + 0,1н Na_2CO_3 . В варианте семена замоченные в 0,01н растворе Na_2CO_3 преобладание хлорофилльных изменений составило 16,67 %, а в варианте ДКС + 0,1н Na_2CO_3 + ЛКС – 10,00 %.

Хлорофилльные нарушения, выделенные в других вариантах, не сохранились. В варианте с семенами замоченными в 1н растворе Na_2CO_3 в M_3 вновь были выделены две семьи с мутациями типа *viridovirescens*.

В третьем поколении сохранились мутации типа *albina*, *albotigrina*, *viridoxantha* и *viridis*, спектр хлорофилльных нарушений сузился с 21 типа во втором поколении до 4 типов в M_3 .

В семье 2-17-Ха, выделенной в варианте семена замоченные в 0,01н растворе Na_2CO_3 в M_2 было обнаружено 6 растений с мутаций типа *albina*, в M_3 в этой же семье отмечено 13 растений с мутацией *albina*. В семье 5-8-Ха (семена замоченные в дистиллированной воде + ЛКС) в M_2 было 2 растения с мутацией типа *viridoxantha*, при изучении семьи в третьем поколении отмечено 19 растений с данным изменением. Так же в этом варианте, в семье 5-21-Ха во втором поколении отмечены мутации типа *viridis*, которые оказались летальны в условиях 2010 года, в M_3 выделено 19 растений с данным типом мутаций. В варианте ДКС + 0,1н Na_2CO_3 во втором поколении отмечена 1 семья (10-7-Ха) с мутацией одного растения типа *albina*. В третьем поколении при изучении данной семьи выделено 38 растений с летальной мутацией *albina* (приложение 9). Полученные данные свидетельствуют о том, что данные хлорофилльные мутации обусловлены изменениями ядерных генов.

Снижение частоты проявления хлорофилльных мутаций в третьем поколении обусловлено тем, что многие мутации, особенно *albina*, *chlorine*, *lutea* и *xantha*, летальны и они вызваны мутациями плазмогенов. Растения с такими изменениями погибают во втором поколении, не оставляя потомства (Моргун, Логвиненко, 1995). Исследования, проведенные в течение вегетационного периода показали, что жизнеспособные мутации типа *viridis* (всходы с бледно-зелеными листьями) и *viridoxantha* (пластинка первых листьев желтая, верхушка зеленая) в

течение вегетационного периода часто видоизменяются в нормальные зеленые растения, что совпадает с результатами ряда исследователей (Калам, Орав, 1974). Хлорофилльные мутации, несмотря на сложность механизма проявления, служат важным звеном для оценки активности мутагена и устойчивости растительного генотипа к мутагенным факторам.

Изучение характера наследования морфологических и физиологических изменений показало, что часть из них имела модификационную природу и в M_3 вернулась к исходному фенотипу (приложение 10).

В третьем поколении подтвердилась мутантная природа у 60,7 % семей, выделенных во втором поколении. Не наследовались в третьем поколении 4 типа изменений: промежуточная форма куста, сильная кустистость, двойной и стерильный колос. Высокий процент наследственности обнаружен по признакам: низкий стебель – 53,49, длинный колос – 69,20, череззерница в колосе – 57,17, раннеспелость – 53,85, сильная антоциановая окраска растений – 54,55.

Невысокая преобладанность отмечена по признакам: короткий и рыхлый колос – 4,76 % и 28,57 % соответственно, длинные ости – 25,82 %.

В контрольном варианте изменения в M_3 не наследовались (таблица 26).

Наибольшее число мутантных семей в третьем поколении получено в вариантах с карбонатом натрия. Максимальная частота мутаций зафиксирована в варианте семена замоченные в 0,01 н растворе Na_2CO_3 – 10,66 %.

На уровне вариантов с карбонатом натрия частота мутаций – 7,17 % отмечена в варианте при обработке семян лазерным красным светом перед их замачиванием в 0,1 н растворе карбоната натрия.

В других парных и комплексных вариантах частота мутантных семей ячменя в M_3 на уровне или ниже частоты мутаций вариантов применяемых физических факторов.

При облучении лазерным красным светом замоченных в воде семян ячменя получено 15 мутантных семей (4,78 %), при воздействии на замоченные семена ДКС частота мутаций составила 5,19 % (15 семей).

Наименьшая частота мутантных семей (2,12 %) была в варианте ДКС 0,1н + Na₂CO₃.

Высокий процент семей, сохранивших новые признаки в М₃, обнаружен в вариантах: ЛКС + 0,1н Na₂CO₃ + ДКС (73,33 %), семена замоченные в дистиллированной воде + ДКС (71,43 %), семена замоченные в 0,01н растворе Na₂CO₃ (69,87 %), семена замоченные в 1н растворе Na₂CO₃ (69,44 %).

Таблица 26 – Частота семей с морфофизиологическими мутациями ячменя в М₃

Варианты	Число изучаемых семей в М ₂	Число семей с изменени- ями			Доля семей, сохранивших измененные признаки в М ₃ , р±S _р , %
		М ₂	М ₃		
		абс.	абс.	р±S _р , %	
Контроль (С.з.)	364	0	0	-	-
0,01н Na ₂ CO ₃	347	53	37	10,66±1,66***	69,87±6,31***
0,1н Na ₂ CO ₃	337	41	21	6,23±1,32***	51,22±7,81***
1н Na ₂ CO ₃	302	35	25	8,28±1,59***	69,44±7,86***
С.з. + ЛКС	314	23	15	4,78±1,20**	65,22±9,93***
С.з. + ДКС	289	21	15	5,19±1,30**	71,43±9,86***
0,1н Na ₂ CO ₃ +ЛКС	307	29	15	4,89±1,23**	51,72±9,28***
ЛКС+ 0,1н Na ₂ CO ₃	265	32	19	7,17±1,58***	59,38±8,68***
0,1н Na ₂ CO ₃ +ДКС	300	25	13	4,33±1,18**	52,00±9,99***
ДКС + 0,1н Na ₂ CO ₃	330	15	7	2,12±0,79*	46,67±12,88*
ЛКС+ 0,1н Na ₂ CO ₃ +ДКС	309	15	11	3,56±1,05**	73,33±11,42***
ДКС+ 0,1н Na ₂ CO ₃ +ЛКС	324	22	12	3,70±1,05**	54,55±10,62***

Примечание: * – уровень вероятности P > 0,95.

** – уровень вероятности P > 0,99

*** – уровень вероятности P > 0,999

Минимальный процент наследственности отмечен в варианте ДКС + 0,1н Na₂CO₃, он составил 46,67.

Наиболее широкий спектр мутаций ячменя в третьем поколении отмечен в варианте $0,01\text{н Na}_2\text{CO}_3$ – 13 типов (приложение 11). По 7-8 типов мутаций ячменя наблюдали в вариантах: $0,1\text{н Na}_2\text{CO}_3$; $1\text{н Na}_2\text{CO}_3$; С.з. + ДКС; ЛКС + $0,1\text{н Na}_2\text{CO}_3$; $0,1\text{н Na}_2\text{CO}_3$ + ДКС; ДКС + $0,1\text{н Na}_2\text{CO}_3$ + ЛКС. Наиболее узкий спектр наследственных изменений – 4 типа мутаций был в двух вариантах – С.з. + ЛКС и ЛКС + $0,1\text{н Na}_2\text{CO}_3$ + ДКС. В данных двух вариантах выделены мутантные формы, характеризующиеся длинным стеблем, колосом, остями и с высокой массой зерна с главного колоса.

Все типы мутаций ячменя в M_3 были объединены в 5 групп (рисунки 15, 16):

1. Морфологические мутации (длина стебля, колоса и остей, рыхлый колос).
2. Раннеспелость.
3. Позднеспелость.
4. Мутации количественных признаков (число колосков в колосе, изменение массы зерна с колоса).
5. Физиологические мутации (ранний выход в трубку, сильная антоциановая окраска растения, череззерница колоса).

В третьем поколении среди новообразований преобладали мутации морфологических и количественных признаков ячменя. Отмечены различия в спектральном составе мутаций между вариантами.

Самый широкий спектр объединенных групп мутационных изменений отмечен в вариантах $0,01\text{н Na}_2\text{CO}_3$ и с. з. + ДКС.

Во всех вариантах опыта отмечены морфологические мутации. Максимальная доля данных мутаций 90,91 % наблюдалась в варианте ДКС + $0,1\text{н Na}_2\text{CO}_3$ + ЛКС, самая низкая – 66,67 % в варианте $0,1\text{н Na}_2\text{CO}_3$. Среди морфологических изменений преобладали мутации, связанные с длиной колоса (приложение 12).

Раннеспелые и позднеспелые мутанты были менее распространены, чем формы с морфологическими и количественными признаками. Раннеспелые формы выделены в вариантах: $0,01\text{н Na}_2\text{CO}_3$ с максимальной частотой 4,44 %; семена замоченные в дистиллированной воде + ДКС (2,50 %); ЛКС + $0,1\text{н Na}_2\text{CO}_3$ (2,56 %);

0,1н Na_2CO_3 + ДКС (3,45 %). Позднеспелые мутанты получены в вариантах: 0,01н Na_2CO_3 (9,89 %); 0,1н Na_2CO_3 (19,29 %); семена замоченные в дистиллированной воде + ДКС (7,50 %); 0,1н Na_2CO_3 + ЛКС (3,70 %); ДКС + 0,1н Na_2CO_3 (7,14 %).

Физиологические мутации отмечены только в трех вариантах: 0,01н Na_2CO_3 , 1н Na_2CO_3 , ЛКС + 0,1н Na_2CO_3 . Частота изменений 2,50...4,40 %.

Мутации количественных признаков выделены во всех вариантах опыта, частота изменений колебалась от 6,90 % (1н Na_2CO_3) до 22,22 % в комплексном варианте ЛКС + 0,1н Na_2CO_3 + ДКС.

В группе вариантов с карбонатом натрия самый широкий спектр изменений отмечен в варианте 0,01н Na_2CO_3 . Выделены раннеспелые формы 2-7-0, 2-26-0, 2-44-0, 2-49-30; семьи с череззерницей – 2-2-7 и сильной антоциановой окраской растения – мутанты 2-4-r, 2-5-r, 2-25-7r. Очень длинный колос (больше 12 см), относящийся к типу морфологических мутаций, получен в варианте 1н Na_2CO_3 – мутантные формы 4-15-3 (13,56 см) и 4-16-3 (12,75см). Мутации количественных признаков отобраны в варианте 1н Na_2CO_3 – семья 4-15-3 (очень высокое число зерен в колосе – 30,5), мутанты 4-16-3 (высокое число зерен в колосе – 29,0), 4-6-4 и 4-30-3 (очень низкое число зерен в колосе – 12,0 и 11,0 соответственно).

В блоке вариантов с красным излучением С.з. + ДКС индуцировал большее число групп мутаций, чем С.з. + ЛКС, за счет получения раннеспелой формы 6-7-X, и позднеспелых мутантов - 6-16-39, 6-17-39, 6-18-39.

В парных вариантах с завершающим действием ЛКС и ДКС не было различий в числе объединенных групп мутационных изменений. В тоже время в варианте 0,1н Na_2CO_3 + ЛКС выделена одна позднеспелая семья 7-28-39, а в варианте 0,1н Na_2CO_3 + ДКС одна раннеспелая семья 9-13-0.

В варианте ЛКС + 0,1н Na_2CO_3 кроме морфологических изменений получена раннеспелая форма 8-3-013 и семья с физиологической мутацией 8-4-067 (череззерницей). В варианте ДКС + 0,1н Na_2CO_3 выделена позднеспелая форма – 10-15-49.

В комплексных вариантах различий в числе и содержании мутантных объединенных групп не отмечено.

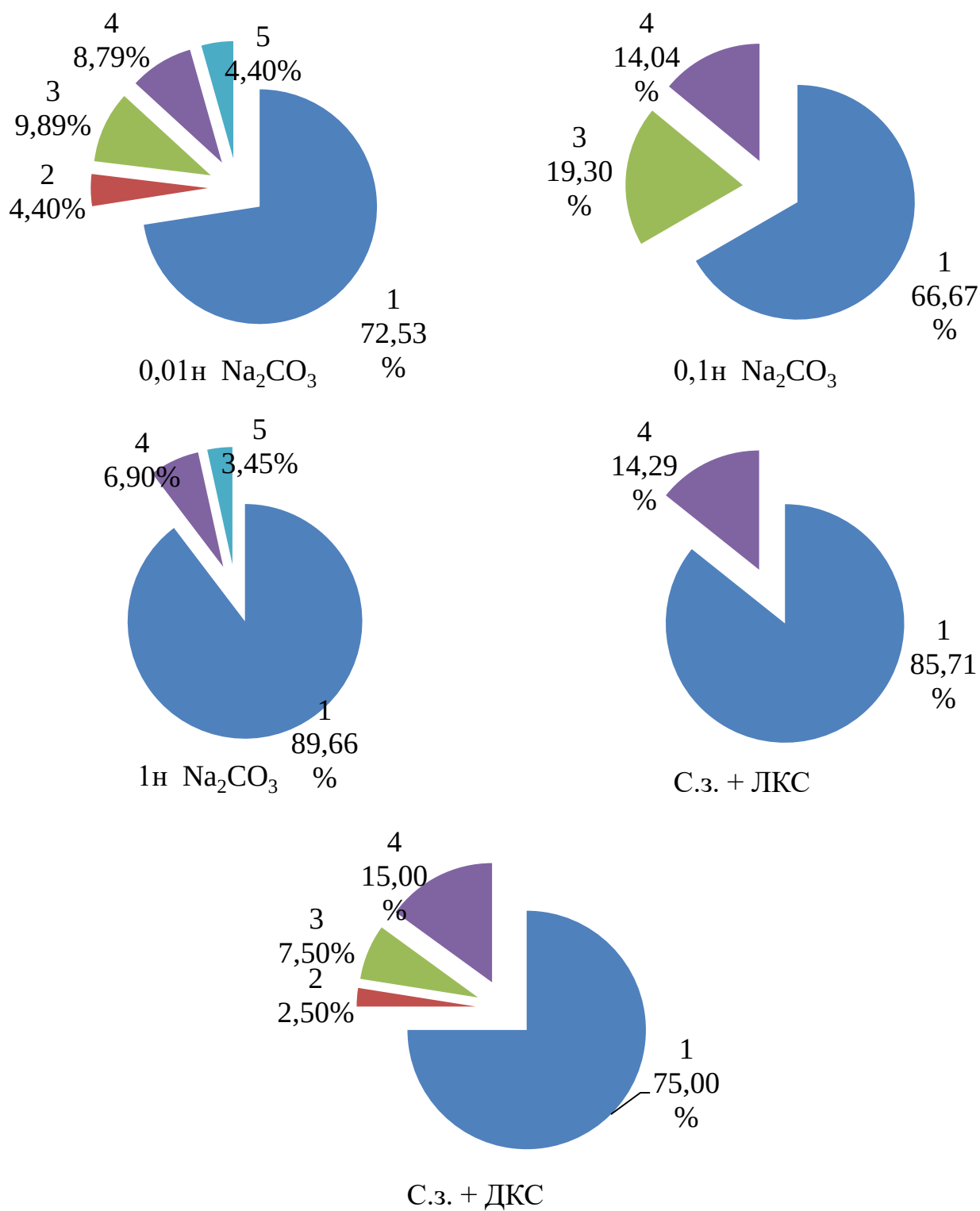


Рисунок 15 – Спектр морфофизиологических мутаций ячменя в вариантах опыта в третьем поколении, где 1 – морфологические мутации, 2 – раннеспелость, 3 – позднеспелость, 4 – мутации количественных признаков, 5 – физиологические мутации.

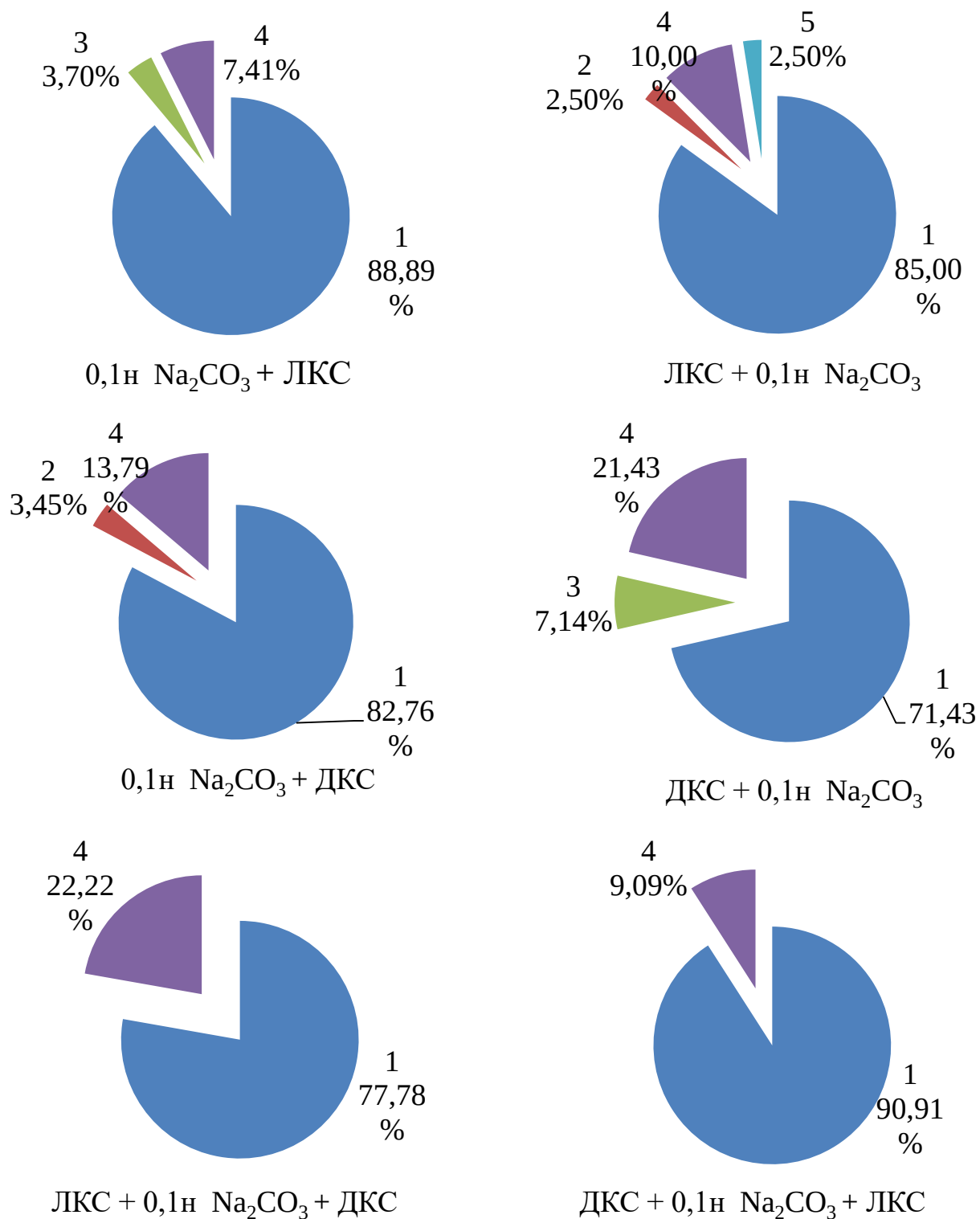


Рисунок 16 – Спектр морфофизиологических мутаций ячменя в вариантах опыта в третьем поколении, где 1 – морфологические мутации, 2 – раннеспелость, 3 – позднеспелость, 4 – мутации количественных признаков, 5 – физиологические мутации.

Проведенные исследования показали, что 0,01н карбонат натрия является эффективным мутагенным фактором на культуре ярового ячменя. Во всех вариантах опыта получены наследственные изменения различного спектра. Выделены раннеспелые формы, мутанты с высоким количеством зерен в колосе и массой зерна с колоса, которые могут быть ценным исходным материалом для селекции ярового ячменя.

3.6. Электрофоретические спектры запасных белков у мутантных форм ячменя

Для определения однородности, оригинальности и идентификации сортов, а также сортообразцов применяют электрофорез полиморфных запасных белков (Лукьянова и др. 1990). По электрофореграмме компонентного состава запасных белков (рисунок 17) устанавливают соответствие генотипов к тому или иному сорту, или исходному образцу.

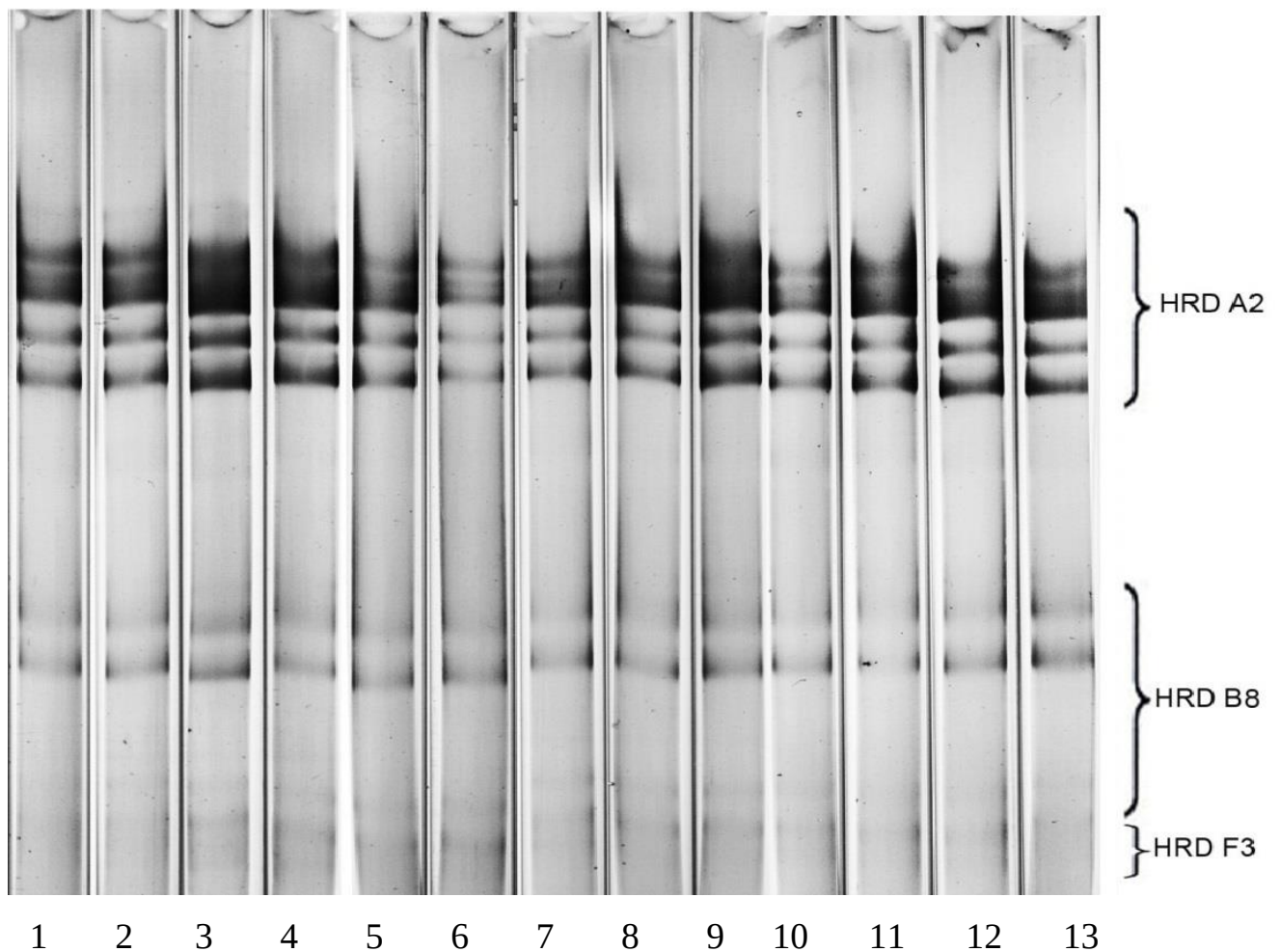


Рисунок 17 – Электрофореграммы гордеина, сорта Биос 1 (контроль) – 1 и мутантных форм: 2 – М 2-26-0; 3 – М 2-37-6; 4 – М 4-14-3; 5 – М 4-15-35; 6 – М 4-16-3; 7 – М 6-7-Х; 8 – М 6-14-3; 9 – М 6-16-39; 10 – М 8-3-013; 11 – М 9-5-3; 12 – М 9-13-0; 13 – М 11-13-Ха.

Спектр запасных белков позволяет дифференцировать исследуемые формы от других генотипов в пределах биологического вида, так как он генетически детерминирован. Созинов А.А. и др. (1978) отмечают, что у зерновых анализу подвергают проламины: у пшеницы это – глютенины (Губарева и др., 1975), у овса – авенины (Портянко, 1987; 1994), у ячменя – гордеины (Созинов и др., 1978), у ржи – секалины (Конарев, 1998).

Известно, что образование проламина в ячмене контролируется не менее чем 10 генами. Большой части этих генов сгруппированна в несколько отдельных кластерах. Кластеры генов гордеина в хромосоме ячменя картированы в проламинкодирующих локусах. В коротком плече пятой хромосомы ячменя расположены три основных локуса, детерминирующих синтез гордеина: *Hrd A (Hor 1)*, *Hrd B (Hor 2)* и *Hrd F (Hor 3)*. Контролируемые данными локусами блоки компонентов гордеина на электрофореграмме располагаются последовательно. Это дает возможность идентифицировать анализируемые сорта и полученные на их основе мутанты. Так же в пятой хромосоме открыто четыре дополнительных гордеинкодирующих локуса. Спектр гордеина определяется аллелями, входящими в состав кластера. (Созинов и др., 1978; Поморцев и др. 1983; Поморцев и др., 1985).

Ячмень сорта Биос 1 имеет следующую формулу компонентного состава гордеина: *HrdA2 B8 F2*.

Наиболее хозяйственно-ценные из полученных мутантов были подвергнуты электрофоретическому анализу запасных белков.

Соответствие электрофоретических формул гордеинов у полученных мутантов ячменя формулам сорта Биос 1 свидетельствует об их происхождении от данного сорта. Отклонение в спектре гордеинов не обнаружено (рисунок 17).

Результаты определения спектров гордеинов у мутантов представлены в таблице 27.

Изучаемые мутагенные факторы изменили лишь часть генома ячменя, вызвав хлорофилльные, морфологические и физиологические мутации, и не затронули гены, контролирующие синтез запасных белков эндосперма.

Таблица 27 – Электрофоретические спектры гордеинов некоторых мутантных форм ячменя

Сорт, мутант	Вариант	Формула гордеинов А, В, F	Характер изменения признака
1	2	3	4
Биос-1	Контроль	2.8.2	
М 2-26-0	Семена замоченные в 0,01н растворе Na_2CO_3	2.8.2	Раннеспелый мутант, длинный колос и ости, высокая масса зерна с колоса
М 2-37-6	Семена замоченные в 0,1н растворе Na_2CO_3	2.8.2	Высокая продуктивная кусти-стость, длинный стебель и ко-лос, ости короткие, высокая масса зерна в колосе
М 4-14-3	Семена замоченные в 1н растворе Na_2CO_3	2.8.2	Длинный колос
М 4-15-3	Семена замоченные в 1н растворе Na_2CO_3	2.8.2	Длинные стебель, колос, ости; высокое количество зерен в ко-лосе, высокая масса зерна с ко-лоса
М 4-16-3	Семена замоченные в 1н растворе Na_2CO_3	2.8.2	Длинный стебель, колос, ости; высокое количество зерен в ко-лосе
М 6-7-X	Семена замоченные в ди-стиллированной воде + ДКС	2.8.2	Длинные стебель и колос, высо-кое количество зерен в колосе, высокая масса зерна с колоса, хлорофилльная мутация типа <i>viridoalbina</i> .
М 6-14-3	Семена замоченные в ди-стиллированной воде + ДКС	2.8.2	Длинные стебель, колос, ости; высокое количество зерен в ко-лосе, высокая масса зерна с ко-лоса
М 6-16-39	Семена замоченные в ди-стиллированной воде + ДКС	2.8.2	Длинные стебель и колос, высо-кая масса зерна с колоса, позд-неспелый мутант
М 8-3-013	ЛКС + 0,1н Na_2CO_3	2.8.2	Раннеспелый мутант, длинны стебель и колос, высокое со-держание зерна в колосе
М 9-13-0	0,1н Na_2CO_3 + ДКС	2.8.2	Раннеспелый мутант, длинный колос

1	2	3	4
М 9-5-3	0,1н Na ₂ CO ₃ + ДКС	2.8.2	Длинный стебель, колос, ости; высокое количество зерен в колосе, высокая масса зерна с колоса
М 11-13- <i>Ха</i>	ЛКС + 0,1н Na ₂ CO ₃ + ДКС	2.8.2	Раннеспелый мутант, высокая продуктивная кустистость, короткий стебель и колос, хлорофильная мутация типа <i>albina</i>

Таким образом, мутанты ячменя, созданные обработкой семян ярового ячменя лазерным, дальним красным светом, карбонатом натрия в различных концентрациях имели разные типы наследственных изменений. Отличались от исходного сорта Биос 1 раннеспелостью, высокой продуктивной кустистостью, длинной стебля, колоса и остей, высоким количеством зерен в колосе, высокой массой зерна с колоса.

3.7. Селекционная и хозяйственная ценность мутантных форм ячменя

В 2012 году часть мутантных образцов ячменя М₄, имеющих селекционно-ценные признаки, оценивались на урожайность по методике Госкомиссии по сортоиспытанию сельскохозяйственных культур.

В качестве стандартов использовали рекомендованные Госкомиссией по сортоиспытанию по Кировской области сорта двурядного ячменя: Нур (с 2010 г. по 2014 г.) и Белгородский 100 (с 2015 г. по настоящее время).

Из четырнадцати высеянных образцов, одиннадцать мутантных форм ячменя показали достоверную прибавку урожайности в сравнении со стандартом на 17,14-51,71 %. Средняя урожайность мутантов ячменя находилась в интервале от 3,62 до 5,31 т/га (таблица 28). Урожайность зерна стандартного сорта Нур составила 3,50 т/га, исходного сорта Биос-1 – 3,43 т/га.

Таблица 28 – Урожайность зерна, масса 1000 зерен и продолжительность вегетационного периода мутантных форм ячменя в М₄

Образец	Урожайность зерна, т/га	Отклонение от стандарта (st)		Масса 1000 зе- рен, г	Продолжительность вегетационного периода, дней
		т/га	%		
Нур (st)	3,50	-	-	47,70	80
Биос 1	3,43	-0,07	-2,00	51,64	78
М 2-26-0	3,88	+0,38	+10,86	60,00	68
М 2-37-6	4,54*°	+1,04	+29,71	46,66	78
М 3-45-Х	4,10*°	+0,6	+17,14	56,80	88
М 4-16-3	4,46*°	+0,96	+27,43	46,30	78
М 5-18-3	4,47*°	+0,97	+27,71	56,46	78
М 6-7-Х	4,41*°	+0,91	+26,00	57,04	78
М 6-16-39	4,61*°	+1,11	+31,71	55,26	81
М 8-3-013	5,31*°	+1,81	+51,71	48,06	69
М 9-5-3	4,11*°	+0,61	+17,43	53,56	75
М 9-13-0	4,29*°	+0,79	+22,57	54,00	71
М 10-14-2	4,35*°	+0,85	+24,29	55,30	74
М 11-9-Ха	4,20*°	+0,7	+20,00	54,36	83
М 11-13-Ха	3,62	+0,12	+3,43	46,00	69
М 11-17-3	3,85	+0,35	+10,00	53,82	75

Примечание: * – существенная разность при НСР₀₅ к сорту Биос 1

° – существенная разность при НСР₀₅ к сорту Нур (st)

Максимальную прибавку урожайности показал мутант 8-3-013 (+ 1,81 т/га), выделенный в парном варианте ЛКС + 0,1н Na₂CO₃. Это обусловлено повышенной продуктивной кустистостью, большим числом колосков и зерен в колосе, увеличенной массой зерна с колоса (приложение 13).

Мутант 2-37-6, полученный в варианте 0,01н Na₂CO₃, обеспечил прибавку урожайности 1,04 т/га или на 29,71 % больше в сравнении с контролем.

Форма 2-37-6 обладает высокой продуктивной кустистостью, высоким стеблем, большим количеством зерен в колосе.

Мутант 4-16-3 выделен в варианте 1н Na_2CO_3 . Прибавка урожайности ячменя у данного мутанта составила 0,96 т/га или 27,43 % по сравнению со стандартным сортом Нур. Форма высокостебельная, имеет длинный колос, большое число зерен в колосе.

Мутантная форма 6-7-Х получена в M_2 в варианте С.з. + ДКС. Урожайность его превысила контроль на 0,9 т/га, прибавка составила 26,0 %. Мутант обладает сильной продуктивной кустистостью, масса 1000 зерен 57,04 грамма, а масса зерна с колоса 1,27 грамма, превышает стандарт, соответственно, на 9,34 и 0,1 грамма.

Высокая урожайность ячменя была получена и у мутанта 9-5-3, выделенного в парном варианте 0,1н Na_2CO_3 + ДКС. Данный мутант имеет более высокую продуктивную кустистость, масса зерна с колоса и 1000 зерен превышают данные показатели стандартного сорта, соответственно на 0,1 и 5,86 грамма.

Наименьшая урожайность зерна (3,62 т/га) наблюдалась у номера 11-13-Ха, отобранного во втором поколении в варианте ЛКС + 0,1н Na_2CO_3 + ДКС. Мутант имеет существенно меньше чем у стандарта число зерен в колосе (18,2), меньше масса зерна с главного колоса (0,9 грамма) и масса 1000 семян (46,0 граммов). Ценность мутанта в том, что он созревает на 11 дней раньше контроля.

В 2013 году в M_5 были высеяны шесть наиболее ценных образцов ячменя, показавшие хорошие результаты по итогам испытания 2012 года (приложение 14).

Из четырех среднеспелых мутантных форм три: 2-37-6, 4-16-3, 6-7-Х показали прибавку урожайности ячменя (таблица 29).

Максимальное увеличение урожайности зерна в 2013 году отмечено у мутанта 4-16-3 (1,13 т/га). Рост урожайности у мутантной формы 4-16-3 обеспечен за счет длины колоса, числа колосков и зерен в колосе (приложение 15, 16).

Минимальная урожайность ячменя (2,92 т/га) наблюдалась у мутанта 9-5-3 (у сорта Нур – 2,99 т/га).

Таблица 29 – Урожайность мутантных форм ячменя, т/га

Сорт, мутант	Урожайность т/га			
	2013 г.	2014 г.	2015 г.	Средняя за 3 года
Нур (st)	2,99	4,66	3,48	3,71
М 2-37-6	3,37	4,92	4,06*	4,12
М 4-16-3	4,12*	6,20*	4,21*	4,84
М 6-7-х	3,34	4,80	3,24	3,79
М 9-5-3	2,92	5,39	3,91*	4,07
Белгородский 100 (st)	2,22	4,57	3,74*	3,51
М 8-3-013	3,61*	5,90	4,35*	4,62
М 11-13-Ха	3,41*	5,24	3,50	4,05

Примечание: * – существенная разность при НСР₀₅

Наряду с контрольным сортом Нур, в КП 2013 года был включен второй сорт Белгородский 100, который является стандартом для скороспелых сортов в Кировской области.

Скороспелые мутанты ячменя в 2013 году были более урожайные, чем стандартный сорт Белгородский 100. Наибольшую урожайность ячменя (3,61 т/га) отметили у скороспелой мутантной формы 8-3-013, у мутанта 11-13-Ха – 3,42 т/га. Рост урожайности у данных форм обусловлен большими продуктивной кустистостью и массой зерна с главного колоса.

В 2014 году продолжили изучение перспективных в селекционном плане мутантных образцов ячменя на урожайность, пластичность и раннеспелость.

Все изучаемые формы ячменя в М₆ показали прибавку урожайности зерна в сравнении со стандартными сортами. Максимальная урожайность (6,2 т/га) среди среднеспелых мутантов была у мутанта 4-16-3 (у сорта Нур – 4,66 т/га). Значительная прибавка урожайности ячменя отмечена и у среднеспелого мутанта 9-5-3 (+0,73 т/га или +15,7 %).

Урожайность зерна раннеспелого сорта Белгородский 100 составила 4,57 т/га. У скороспелых мутантов ячменя урожайность была выше: 8-3-013 – 5,90 т/га, 11-13-Ха – 5,29 т/га.

В 2015 году у мутантов седьмого лучшими были эти же мутанты: средне-спелый 4-16-3 и скороспелый 8-3-013, показавшие урожайность, соответственно, 4,21 и 4,35 т/га. Урожайность зерна у сортов – стандартов составила: 3,48 т/га (сорт Нур) и 3,74 т/га (сорт Белгородский 100).

Средняя за три года изучения наибольшая урожайность ячменя была так же у номеров 4-16-3 и 8-3-013, соответственно, 4,84 и 4,62 т/га.

Лучшие мутантные номера ячменя изучались в 2016-2019 годах в конкурсном сортоиспытании.

В 2016 году в качестве контрольного варианта высевался Белгородский 100, ставший единственным стандартом для сортов ячменя в Кировской области с 2015 года.

Средняя урожайность мутантных номеров за 4 года изучения изменялась от 2,09 (М 11-13 Ха) до 7,02 т/га (М 8-3-013) (таблица 30).

Таблица 30 – Урожайность сортообразцов ярового ячменя в КСИ, т/га

Сорт, мутант	Урожайность т/га				
	2016	2017	2018	2019	Средняя за 4 года
Белгородский 100 (st)	4,12	4,29	2,72	6,75	4,47
М 2-37-6	3,91	4,13	2,86	6,79	4,42
М 4-16-3	3,80	3,83	2,70	6,80	4,28
М 8-3-013	4,29	4,53*	2,89	7,02	4,73
М 9-5-3	3,72	3,89	2,74	6,57	4,23
М 11-13-Ха	3,84	3,74	2,09	6,59	4,07

Примечание: * – существенная разность при НСР₀₅

В 2016 году при оценке образцов ячменя в конкурсном сортоиспытании все мутантные формы показали урожайность на уровне стандартного сорта Белгородский 100 – 4,12 т/га. Наибольшая урожайность ячменя в 2016 году была отмечена у скороспелого мутанта М 8-3-013 – 4,29 т/га.

По результатам дисперсионного анализа средняя урожайность в 2017 году из пяти высеянных образцов одна мутантная форма ячменя (М 8-3-013) показала достоверное превышение в сравнении со стандартным сортом Белгородский 100.

В 2018 году урожайность по вариантам колебалась от 2,09 до 2,89 т/га. Средняя урожайность ярового ячменя в данном году составила 2,64 т/га. Наибольшая урожайность образцов ячменя в 2018 году отмечена у мутанта М 8-3-013 – 2,89 т/га. Сложившиеся погодные условия 2018 года в значительной мере повлияли на низкую урожайность ячменя на учебно-опытном поле Вятской ГСХА.

Урожайность зерна ячменя в 2019 году благодаря сложившимся благоприятным погодным условиям была максимальная за период конкурсному сортоиспытания и составила более 6 т/га. Урожайность у скороспелой мутантной формы М 9-5-3 была незначительно меньше стандарта и составила 6,57 т/га. Наибольшая урожайность ячменя в 2019 году была отмечена у скороспелого мутанта М 8-3-013 – 7,02 т/га.

Мутанты М 4-16-3, М-2-37-6 по урожайности находятся на уровне стандарта, а мутант М 9-5-3, уступает по урожайности стандартному сорту, но они обладают ценным свойством – практически не реагируют на изменение внешней среды, обладая относительно узкой нормой реакции. Мутантная форма ячменя М 8-3-013 превышает по урожайности стандарт и контроль, а форма 11-13-Ха уступает по урожайности сорту Белгородский 100, но они имеют широкую норму реакции на среду, то есть их можно отнести к интенсивному типу возделывания.

На рисунке 18 видно, что мутанты М 4-16-3, М-2-37-6, М 9-5-3 по урожайности находятся на уровне стандарта, а мутант М 11-13-Ха уступает по урожайности стандартному сорту, но они обладают ценным свойством – практически не реагируют на изменение внешней среды, обладая относительно узкой нормой реак-

ции. Мутантная форма ячменя М 8-3-013 превышает, а форма М 11-13-Ха уступает по урожайности стандарту, но они имеют широкую нормой реакции на среду, то есть их можно отнести к интенсивному типу.

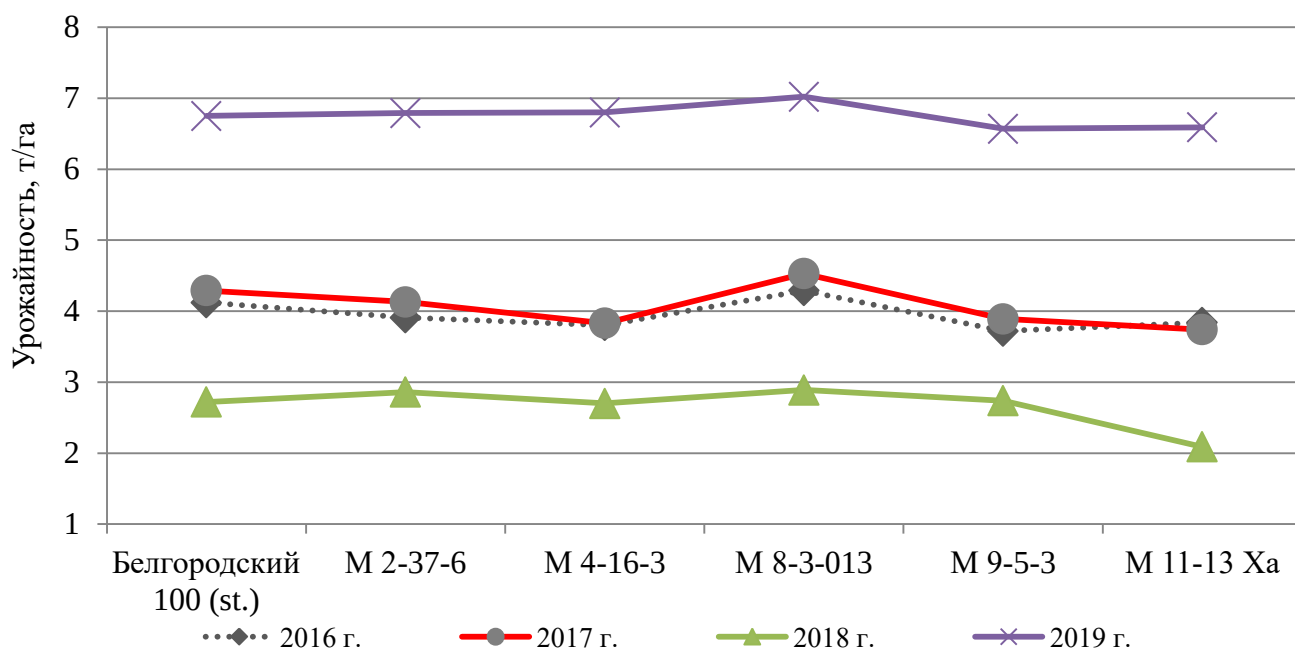


Рисунок 18 – Влияние условий вегетации на урожайность мутантных форм ячменя

Преимущество по урожайности формы М 8-3-013 обеспечивается более длинным, хорошо озерненным, продуктивным колосом и сравнительно высокой массой 1000 зерен (таблица 31). Перспективу для использования в селекционных программах на увеличение параметров колоса также представляет М 4-16-3. Масса 1000 зерен является одним из положительно коррелирующих с урожайностью признаком (Лепехов, 2018). По данному показателю в опыте выделялся М 9-5-3, масса 1000 зерен у мутанта в среднем составила 54,6 г, достоверно превысив стандарт.

Основными недостатками сорта Биос 1, при возделывании в Волго-Вятском регионе, были продолжительный вегетационный период и плохая вымолачиваемость зерна в отдельные годы, что и привело к полному сокращению посевных площадей к 2019 году.

В отличие от сорта Биос 1 мутантные формы характеризовались легко отделяющимися при обмолоте осями.

Таблица 31 – Морфологические признаки мутантных форм ячменя, 2016-2019 гг.

Сорт	Уро- жай- ность, т/га	Кустистость, шт./раст.		Высота расте- ния, см	Колос			Масса зерна, г	
		об щая	про- дук тив- ная		дли на, см	количество, шт.		с глав- ного колоса	1000 зёрен
						ко- лос- ков	зерен		
Белгородс кий 100, ст.	4,47	3,07	2,34	69,6	7,5	22,1	21,0	1,17	51,6
М 2-37-6	4,42	2,65	2,23	70,2	8,1	23,2	22,0	1,12	48,3
М 4-16-3	4,28	2,79	2,14	68,1	8,2*	23,9*	22,8*	1,24	48,1
М 8-3-013	4,73	2,78	2,47	72,4	8,9*	25,6*	24,3*	1,31*	49,2
М 9-5-3	4,23	3,02	2,40	64,2	8,0	22,5	21,4	1,24	54,6*
М 11-13-Ха	4,07	2,78	2,44	58,9	7,1	21,3	20,1	1,02	49,0

Примечание: * – существенно отличается от стандарта при $P < 0,05$

Также все выделенные мутантные формы отличались от исходной формы и стандарта более коротким вегетационным периодом. Скороспелая форма М 11-13-Ха созревала на 11 дней раньше сорта Биос 1 и 7 дней стандарта Белгородский 100, М 8-3-013 – на 8 и 5 дней, М 2-37-6 и М 9-5-3 на 6 и 3 дня, соответственно. Продолжительность вегетационного периода мутанта М 4-16-3 была на уровне исходного сорта и на 3 дня короче, чем у стандарта Белгородский 100.

Кроме того, выделенные мутантные формы имели различия в питательности зерна (таблица 32). По содержанию золы в сухом веществе достоверно превышали стандартный сорт образцы М 8-3-013 (2,2 %) и М 11-13-Ха (2,29 %), а содержание крахмала в данных образцах было существенно ниже 52,61 % и 52,63 % соответственно, контроля (54,4 %). Достоверно превышали стандарт (3,6 %) по со-

держанию клетчатки в сухом веществе образы М 2-37-6 (3,69 %) и М 11-13-Ха (3,83 %). Достоверно выше стандартного сорта Белгородский 100 содержание жира и протеина отмечено в сухом веществе образца М 11-13-Ха. Экстрактивность образцов колебалась незначительно и была на уровне контроля.

Таблица 32 – Питательная ценность новых мутантных форм ячменя, 2017-2019 гг.

Вариант	Содержание в сухом веществе, %					Экстрактивность, % на а.с.в.
	Зола	Клетчатка	Крахмал	Жир	Протеин	
Белгородский 100, ст.	2,1	3,6	54,4	1,7	10,1	77,2
М 2-37-6	2,17	3,69*	54,47	1,74	10,08	77,4
М 4-16-3	2,13	3,59	54,1	1,64	10,05	77,1
М 8-3-013	2,20*	3,65	52,61**	1,65	10,19	77,0
М 9-5-3	2,14	3,56	54,58	1,63	10,2	77,7
М 11-13-Ха	2,29 **	3,83**	52,63**	1,82**	10,81**	75,8

* – существенная разность при НСР₀₅

** – существенная разность при НСР₀₁

Имеющиеся данные позволяют сделать вывод что выбранные мутагенные факторы повлияли не только на морфофизиологические признаки ячменя, но и затронули гены, отвечающие за синтез белка, жира и крахмала в выделенных образцах.

3.8. Характеристика мутантов ячменя с хозяйственно-полезными признаками

В результате исследования мутагенного действия карбоната натрия и излучения красного диапазона на яровой ячмень сорта Биос 1 выделено 190 семей с морфофизиологическими мутациями.

Семнадцать мутантных форм, представляющих селекционный интерес по признакам раннеспелости, продуктивности переданы в коллекцию ФГБНУ «Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н. И. Вавилова» (ВИР) (приложение 17). Приводится характеристика отдельных мутантных форм.

Мутант 2-26-0 получен при обработке семян 0,01н раствором карбоната натрия в течение 12 часов. Разновидность *nutans*. Колос, желто-серый, длиной 7,9 см. Превосходит родительскую форму по длине стебля на 3,4 см. Зерно крупное. Масса 1000 зерен очень высокая – 60,0 г. Созревает на 12 дней раньше стандарта. Урожайность в 2012 году составила 3,9 т/га.

Мутант 2-37-6 выделен в М₂ при замачивании семян в растворе Na₂CO₃ с концентрацией 0,01н в течение 12 часов. Разновидность *nutans*. Колос средний, желтый, длиной 8,1 см, соломина 70,2 см. Отличается сильной продуктивной кустистостью 3,0, количество зерен в колосе 23,9 шт. – выше среднего, в контроле 21,7 шт. Масса 1000 зерен высокая 48,3 грамма. Урожайность 4,3 т/га. Содержание в сухом веществе золы 2,17 %, клетчатки 3,69 %, крахмала 54,47 %, жира 1,74 %, протеина 10,08 %; экстрактивность 77,4 %. Созревает на 2 дней раньше стандарта.

Мутант 4-9-3 получен при замачивании семян в растворе Na₂CO₃ с концентрацией 1н в течение 12 часов. Разновидность *nutans*. Колос длинный, остистый, ости длиной 20,3 см, количество колосков в колосе среднее – 25,1 шт. Масса 1000 зерен очень высокая – 64,4 г. Восковая спелость наступает на 3 дня раньше контроля.

Мутант 4-16-3 получен при замачивании семян в растворе Na₂CO₃ с 1н концентрацией в течение 12 часов. Разновидность *nutans*. Колос средней длины 8,2 см, ости длиной 16,8 см, количество колосков в колосе среднее – 23,9 шт., зерен в колосе – 22,8 шт. Длина соломины 68,1 см. Масса 1000 зерен высокая – 48,1 г. Урожайность 4,2 т/га. Содержание в сухом веществе золы 2,13 %, клетчатки 3,59 %, крахмала 54,1 %, жира 1,64 %, протеина 10,05 %; экстрактивность 77,1 %. Созревает на 3 дня раньше стандарта.

Мутант 5-19-3 выделен во втором поколении в варианте с облучением замоченных в дистиллированной воде семян лазерным светом ($\lambda = 632,8$ нм), экспозиция воздействия 60 мин. Разновидность *nutans*. Длина колоса выше среднего – 9,6 см, масса зерна с главного колоса большая – 1,53 г. Масса 1000 зерен очень высокая 68,1 грамма.

Мутант 6-7-X получен при облучении дальним красным светом ($\lambda = 754 \pm 10$ нм) замоченных семян, экспозиция воздействия 60 мин. Выделен во втором поколении как мутант, имеющий хлорофилльную мутацию типа *viridoalbina*. Разновидность *nutans*. Имеет достоверное увеличение длины колоса (8,3 см) и соломины (57,7 см), относительно исходного сорта (приложение 18,19). Масса зерна с главного колоса средняя – 1,27 грамма. Масса 1000 зерен очень высокая – 57,0 г. Созревает на 2 дней раньше сорта Биос 1. Урожайность 4,41 т/га (2012 год).

Мутант 6-15-3 получен при облучении дальним красным светом ($\lambda = 754 \pm 10$ нм) замоченных семян, экспозиция воздействия 60 мин. Разновидность *nutans*. Длина колоса выше среднего – 9,4 см, колос остистый (ости 18,8 см). Длина соломины 54,8 см. Имеет достоверное снижение количества зерен в колосе 20,9 шт., в контроле 23,0 шт. Масса 1000 зерен очень высокая – 64,6 г.

Мутант 8-3-013 получен в варианте ЛКС + 0,1н Na_2CO_3 . Разновидность *nutans*. Колос средний – 8,9 см, у исходной формы 8,0 см, количество колосков в колосе и зерен среднее (25,6 шт., 24,3 шт., соответственно). Масса 1000 зерен высокая – 49,2 г. Соломина длиной в среднем 72,4 см. Урожайность 4,6 т/га. Содержание в сухом веществе золы 2,2 %, клетчатки 3,65 %, крахмала 52,61 %, жира 1,65%, протеина 10,19 %; экстрактивность 77,0 %. Созревает на 4-7 дней раньше стандарта.

Мутант 9-5-3 получен в варианте 0,1н Na_2CO_3 + ДКС. Разновидность *nutans*. Длина колоса 8,0 см, количество колосков низкое (22,5 шт.), а зерен среднее (21,4 шт.), масса зерна с главного колоса средняя – 1,24 г. Масса 1000 зерен очень высокая – 54,6 грамма. Длина соломины 64,2 см. Урожайность 4,1 т/га. Содержание в сухом веществе золы 2,14 %, клетчатки 3,56 %, крахмала 54,58 %, жира 1,63 %, протеина 10,2 %; экстрактивность 77,7 %. Созревает на 3 дня раньше стандарта.

Мутант 9-7-3 получен в варианте 0,1н Na_2CO_3 + ДКС. Разновидность *nutans*. Отличается слабой общей и продуктивной кустистостью. Колос длинный – 10,9 см, остистый (длина остей – 19,8 см), имеет не развитые верхние колоски. Масса 1000 зерен очень высокая – 67,1 г.

Мутант 9-13-0 получен в варианте 0,1н Na_2CO_3 + ДКС. Разновидность *nutans*. Имеет существенное увеличение длины колоса (8,1 см), соломины (54,3 см), относительно стандарта. Масса 1000 семян очень высокая – 54,0 г. В среднем на 9 дней раньше исходного сорта наступают фазы кущения и восковой спелости. Урожайность 4,29 т/га (2012 год).

Мутант 11-13-Ха получен в комплексном варианте ЛКС + 0,1н Na_2CO_3 + ДКС. Выделена семья в M_2 , имеющая хлорофилльную мутацию типа *albina*. Разновидность *nutans*. Колос короткий (7,1 см), число колосков в колосе – 21,3 шт., зерен среднее – 20,1 шт. Масса 1000 семян высокая – 46,0 грамм. Длина соломины 46,8 см. Не полегает. Урожайность 3,9 т/га. Содержание в сухом веществе золы 2,29 %, клетчатки 3,83 %, крахмала 52,63 %, жира 1,82 %, протеина 10,81 %; экстрактивность 75,8 %. Созревает на 9-11 дней раньше стандарта.

Мутант 11-20-3 получен в M_2 в комплексном варианте ЛКС + 0,1н Na_2CO_3 + ДКС. Разновидность *nutans*. Колос желтый, средней длины – 9,4 см. Длины соломины 47,9 см. Масса 1000 зерен очень высокая – 62,2 г. На 4 дня наступают раньше контроля фазы колошения и молочной спелости. Вегетационный период 75 дней, у исходного сорта – 78 день.

Мутант 12-26-3 получен в комплексном варианте ДКС + 0,1н Na_2CO_3 + ЛКС. Разновидность *nutans*. Колос желтый, длинный – 10,2 см. Длина соломины 55,7 см. Отличается хорошо развитым, главным стеблем. Масса 1000 зерен очень высокая – 65,20 г.

Компонентный состав гордеина всех мутантных образцов ячменя идентичен исходному сорту Биос 1, что свидетельствует о том, что все они произошли от данного сорта.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенные исследования показали эффективность использования карбоната натрия, лазерного красного излучения и дальнего красного света в качестве мутагенных факторов при создании нового исходного материала для селекции ярового ячменя.

Разработан способ получения наследственных изменений на культуре ячменя при действии на семена раствором карбоната натрия в различной концентрации и в сочетании с лазерным красным и дальним красным светом. Отдельные этапы селекционной работы защищены патентом на изобретение. С применением авторских разработок созданы новые перспективные мутантные формы ячменя, сочетающие скороспелость с высокой урожайностью и рядом селекционно-ценных признаков.

На основании представленных исследований можно сделать следующие **выводы:**

1. Мутагенные свойства карбоната натрия, лазерного красного излучения и дальнего красного света подтверждены биотестом мутаций *Waxy*-локуса.

2. Установлено, что карбонат натрия, излучения красного диапазона оказывали следующее действие на онтогенез растений ярового ячменя в M_1 :

- снижали полевую всхожесть семян при увеличении концентрации раствора карбоната натрия до 1н и облучении дальним красным светом семян, замоченных в дистиллированной воде;

- увеличивали общую кустистость во всех вариантах опыта, кроме варианта $0,1н Na_2CO_3 + ДКС$, продуктивную кустистость – в варианте с обработкой $ДКС + 0,1н Na_2CO_3$;

- выявлена тенденция увеличения общей и продуктивной кустистости, длины стебля, числа зерен и массы зерна с колоса в комплексных вариантах при применении последним ЛКС по сравнению с вариантом, где завершающим был ДКС.

3. Выявлено, что изменение соотношения калия и натрия в пользу натрия в клетках ячменя под влиянием мутагенных факторов снижает содержание хлоро-

филла *a* и каротина, оказывает депрессирующее влияние на энергию прорастания семян, длину зародышевых корней, а так же онтогенез растений первого поколения.

4. В M_2 частота морфологических и физиологических изменений, варьировала от 4,55 % до 15,27 %:

- наибольшее количество семей с изменениями (53) было в варианте 0,01н Na_2CO_3 ;

- максимальная частота хлорофилльных мутаций наблюдалась в комплексном варианте ДКС + 0,1н Na_2CO_3 + ЛКС – 3,09 %.

5. В M_3 преобладали мутации связанные с длиной колоса, длиной соломины, и массы зерна с колоса.

6. Наиболее широкий спектр мутационных изменений отмечен в варианте 0,01н Na_2CO_3 – 13 типов.

Высокий процент наследуемости морфофизиологических признаков в M_3 отмечен в вариантах ЛКС + 0,1н Na_2CO_3 + ДКС - 73,3 %, С.з. + ДКС - 71,4 %, 1н Na_2CO_3 – 69,4 %.

7. Подтверждена возможность получения хлорофилльных, морфологических и физиологических мутаций с помощью карбоната натрия, ЛКС и ДКС без изменения в гордеиновом спектре электрофоретическим анализом проламина в зерне.

8. Использование разработанных автором способов создания нового исходного материала повышает эффективность получения перспективного селекционного материала и выведения новых высокоурожайных сортов ярового ячменя. Теоретические исследования и экспериментальные данные послужили основой для создания сорта ячменя Памяти Дудина (М 8-3-013, заявка на патент № 82980 / 7954589 от 30.11.2020) и 23 селекционно-ценных мутантных форм ячменя (приложение 20).

ПРЕДЛОЖЕНИЯ ДЛЯ СЕЛЕКЦИОННОЙ ПРАКТИКИ

1. Для создания исходного материала ярового ячменя предлагается использовать эффективные по выходу морфологических и физиологических мутаций параметры мутагенных факторов:

- замачивание семян в растворе карбоната натрия с концентрациями 0,01н или 1н в течение 12 часов (патент РФ RU 2464779 на «Способ мутагенной обработки семян ячменя» от 27.10.2012 г. (приложение 21));

- облучение сухих семян лазерным красным светом ($\lambda = 632,8$ нм) с плотностью мощности луча 0,3 мВт/см², экспозицией воздействия 60 минут и дальнейшим замачиванием в 0,1 н растворе Na₂CO₃ в течение 12 часов.

2. Селекционным учреждениям рекомендуем использовать в селекционных программах мутантные формы ячменя – М 2-26-0, М 9-13-0 и М 11-13-Ха, М 2-37-6, М 4-16-3, М 6-7-Х, М 8-3-013, М 9-5-3.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Акимов, В. И. Влияние светолазерной активации на посевные качества зерновых культур / В. И. Акимов, В. В. Глуховцев, В. Г. Кириченко и др. // Вопросы повышения устойчивости зернового хозяйства в условиях Поволжского региона: Тез. докл. науч. произв. конф., секции 2, 3. Кинель. – 1997. – С. 4-5.
2. Алехина, Н. Д. Физиология растений: учебник для студ. вузов под ред. И. П. Ермакова. - 2-е изд., испр. / Н. Д. Алехина, Ю. В. Балнокин, В. Ф. Гавриленко и др. // М.: Издательский центр «Академия». – 2007. – 640 с.
3. Андросова, В. М. Система защиты озимой пшеницы от болезней для органического земледелия на основе лазера / В. М. Андросова, Н. А. Марченко // Современное состояние, проблемы и перспективы развития аграрной науки. – 2019. – С. 17-19.
4. Андросова, В.М. Полифункциональность обработок семян озимой пшеницы излучением лазера в технологиях экологизированного и органического земледелия / В. М. Андросова, П. С. Журба // В сборнике: Биологическая защита растений - основа стабилизации агроэкосистем Материалы докладов, представленных на 8-ю Международную конференцию. – 2014. – С. 403-407.
5. Ашихмина, Т. Я. Экологическая безопасность региона (Кировская область на рубеже веков) / Т. Я. Ашихмина и др. // Киров. – Вятка. – 2001.
6. Бабаян, Р. С. Частота фенотипического проявления хлорофилльных мутаций у ячменя в зависимости от условий выращивания / Р. С. Бабаян, С. Ц. Нагапетян, С. П. Семерджян // Հայաստանի կենսաբանական հանդես Biological Journal of Armenia Биологический журнал Армении. – 1991. – Т. 44. – №. 1. – С. 59-61.
7. Балабак, А. Ф. Влияние γ - и лазерного облучения на укореняемость стеблевых черенков хвойных и вечнозеленых лиственных растений / А.Ф Балабак, З. Я. Иванова, В. И. Лысиков // Известия АН МССР. Сер. биол. и хим. наук. – 1979. – №3. – С. 5-8.

8. Балахонцева, Л. Н. Влияние лазерного красного излучения и углекислого калия на растения ярового ячменя / Л. Н. Балахонцева, Г. П. Дудин // Экология родного края: проблемы и пути их решения. – 2017. – С. 155-159.
9. Балахонцева, Л. Н. Создание исходного материала для селекции ярового ячменя под действием карбоната калия и излучения красного диапазона : дис. / Л. Н. Балахонцева // Пенз. гос. с.-х. акад. – 2015.
10. Барышева, Н. Н. Метод определения всхожести семян пшеницы на основе мембранных потенциалов / Н. Н. Барышева, С. П. Пронин // Инженерные технологии и системы. – 2019. – Т. 29. – №. 3.
11. Билоножко, В.Я. Спектр изменчивости гречихи под влиянием лазерного излучения / В. Я. Билоножко, А. А. Кармазин // Селекция, семеноводство и возделывание гречихи на Подолье. Кишинев: Штиинца. – 1981. – С. 14-19.
12. Бляндур, О.В. Исследование влияния лазерного света на хромосомные перестройки кукурузы / О. В. Бляндур, М. Г. Василякий, Т. А. Лоскутова // Сельскохозяйственная радиобиология // Межвуз. сб. науч. тр. Кишинев. – 1979. – С. 34-38.
13. Бляндур, О.В. Низкоэнергетические факторы и их роль в селекционно-генетических исследованиях кукурузы / О. В. Бляндур // Применение низкоэнергетических физических факторов в биологии и сельском хозяйстве: Тез. Всесоюз. науч. конф. Киров. – 1989. – С. 11-12.
14. Бляндур, О.В. Применение новых эффективных методов в селекционно-генетических исследованиях кукурузы / О. В. Бляндур // Сельскохозяйственная радиобиология / Межвуз. сб. науч. тр. Кишинев. – 1987. – С. 9-15.
15. Болдырев, А. А. Na/K-АТФаза – свойства и биологическая роль / А. А. Болдырев // Соросовский образовательный журнал. – 1998. – Т. 4. – С. 2.
16. Братухина, Е. В. Возможности получения новых форм тюльпанов путем экспериментального мутагенеза / Е. В. Братухина, В. С. Мохно // Субтропическое и декоративное садоводство. – 2007. – №. 40. – С. 48-61.
17. Братухина, Е. В. Результаты воздействия «лазерной стимуляции» на растительный организм тюльпана / Е. В. Братухина // Субтропическое и декоративное садоводство. – 2016. – Т. 57. – С. 63-68.

18. Браше, Ж. Биохимическая эмбриология. – М.: Мир, 1961. – 280 с.
19. Брукер, Дж. Ж. Синтез белка и прорастание семян / Дж. Ж. Брукер, С. П. Ченг, А. Маркус // Физиология и биохимия покоя и прорастание семян / Пер. с англ. Н. А. Аскоческой, Н. А. Гумилевской, Е. П. Заверткиной и Э. Е. Хавкина; Под ред. М. Г. Николаевой и Н. В. Обручевой. – М.: Колос, 1982. – С. 387-396.
20. Будаговский, А. В. Оценка эффективности использования лазерного излучения при размножении подвоев вишни и сливы зелеными черенками / А. В. Будаговский, О. Н. Будаговская, М. А. Попов, С. А. Гончаров // Приоритетные направления развития садоводства (I Потаповские чтения). – 2019. – С. 81-84.
21. Будаговский, А. В. Применение лазерного облучения при вегетативном размножении облепихи черенками / А. В. Будаговский, О. Н. Будаговская // Научный и инновационный потенциал развития производства, переработки и применения эфиромасличных и лекарственных растений. – 2019. – С. 146-150
22. Букатый, В. И. Лазер и урожай / В. И. Букатый, В. П. Карманчиков // – Барнаул: Изд-во АГ. – 1999. – 58 с.
23. Бурилков, В. К. Некоторые генетические последствия обработки гибридов томатов лазерным излучением / В. К. Бурилков // Чувствительность организмов к мутагенным факторам и возникновение мутаций. Вильнюс, 1980. – С. 73-74.
24. Валева, С.А. Принципы и методы применения радиации в селекции растений / С. А. Валева // М.: Атомиздат, 1967. – 88 с.
25. Видавер, У. Свет и прорастание семян / У. Видавер // Физиология и биохимия покоя и прорастания семян / [К. В. Тиманн, Р. К. Дженн, Р. Д. Амен и др.]; Пер. с англ. Н. А. Аскоческой и др. – М.: Колос, 1982. – С. 211-225.
26. Виленский, Е. Р. Роль фитогормонов в естественном и индуцированном мутационном процессе / Е. Р. Виленский, В. К. Щербаков // Цитология и генетика. – 1985. – Т.19. – № 3. – С. 214-217.
27. Володин, В. Г. Лазеры и наследственность растений / В. Г. Володин, В. А. Мостовников, Б. И. Авраменко, З. И. Лисовская, И. В. Хохлов, С. А. Хохлова // Минск: Наука и техника. – 1984. – 175 с.

28. Володин, В.Г. Радиационный мутагенез у растений / Володин В.Г. // Минск: Наука и техника. – 1975. – 192 с.
29. Володин, В.Г. Радиационный мутагенез у ячменя / В. Г. Володин, З. И. Лисовская // Мн.: Наука и техника. – 1979. – 144 с.
30. Вольф, В.Г. Статистическая обработка опытных данных / В. Г. Вольф // – М.: Колос. – 1966. – 253с.
31. Воскресенская, Н. П. Некоторые аспекты регуляторного действия синего света на растения / Н. П. Воскресенская // Молекулярные механизмы биологического действия оптического излучения: Сб. статей / Под ред. А. Б. Рубина. – М.: Наука. – 1988. – С. 178-188.
32. Габова, О. Н. Изменчивость ячменя сорта Дина под влиянием абсцизовой кислоты и лазерного излучения / О. Н. Габова, Г. П. Дудин // Труды научно-практической конференции «Актуальные проблемы аграрного сектора». – 4.2 – Ижевск: Изд-во ИжГТУ. – 1997. – С.27-28.
33. Габова, О. Н. Создание исходного материала для селекции ярового ячменя с использованием лазерного излучения, гибберелловой и абсцизовой кислот: автореферат дис.канд. биол. наук / О. Н. Габова // Москва. – 2002. – 26 с.
34. Гончаров, Ю. П. Биологическое и генетическое действие диэтилсульфата на семена ячменя в различные стадии эмбрионального развития: автореф. дис. канд. биол. наук. / Ю. П. Гончаров // Киев – 1971. – 26 с.
35. Гордеев, А. С. Технологические приемы обработки дражированных семян сахарной свеклы лазерным излучением / А. С. Гордеев, Л. В. Брижанский // Вестник Мичуринского государственного аграрного университета. – №2. – Ч. 2. – 2011. – Мичуринск. – 2011. – С. 10-14.
36. Григоренко, Н. В. Мутагенный эффект гербицида титуса у кукурузы / Н. В. Григоренко, Е. А. Ларченко // Цитология и генетика. – 2000. – Т. 34. 5. – С. 50-54.
37. Грин, Н. Биология: в 3-х т. / Н. Грин, У. Статус, Д. Тейлор // Т. 3. – Пер. с англ./Под ред. Р. Сопера. – М.: Мир. – 1993. – 376 с.

38. Грищенко, Р. И. Индуцированные хлорофильные мутации у ярового ячменя / Р. И. Грищенко, Э. В. Квасова // Тр. ин-та МОИП. – М. – 1966. – Т. 23. – С. 289-293.
39. Губарева, Н. К. Определение подлинности и сортовой чистоты семян по электрофоретическому спектру глиаина / Н. К. Губарева, И. П. Гаврилюк, А. Д. Чернобурова // Методические указания и каталог сортовых формул. – Л. – 1975. – 36 с.
40. Гужов, Ю. Л. Селекция и семеноводство культивируемых растений / Ю. Л. Гужов, А. Фукс, П. Валичек // М.: Мир. – 2003. – 536 с.
41. Гуляев, Г. В. Селекция и семеноводство полевых культур. - 3-е изд., перераб. и доп. / Г. В. Гуляев, Ю. Л. Гужов // М.: Агропромиздат. – 1987. – 447 с.
42. Гупало, П. И. / Физиология индивидуального развития растений. Учеб. пособие для агрон. специальностей с.-х. вузов // П. И. Гупало, В. В. Скрипчинский – М.: Колос. – 1971. – 224 с.
43. Гырбу, И. Н. Содержание свободных радикалов в семенах линий кукурузы, подвергнутых гамма- и лазерному облучению / И. Н. Гырбу // Сельскохозяйственная радиобиология. Межвузовский сборник научных трудов. – Кишинев. – 1987. – С. 38-41.
44. Даниловских М. Г. Технология лазерной обработки больших площадей вегетирующих растений с применением БПЛА / М. Г. Даниловских, Л. И. Винник // Наука без границ. – 2018. – № 7 (24). – С. 70-75.
45. Данович, К. Н. Физиология семян / [Отв. Ред. А. А. Прокофьев] / К. Н. Данович, А. М. Соболев, Л. П. Жданова и др. // – М. – Наука. – 1982. – 317 с.
46. Дворовенко, Н. И. Предпосевная лазерная обработка семян зерновых и овощных культур / Н. И. Дворовенко, Г. И. Колесников // Вестник Кемеровского с.-х. ин-та в составе Новосибирского аграрного ун-та. – Кемерово. – 1995. – С. 34-35.
47. Девятков, Н. Д. Результаты и задачи использования лазерного излучения для стимуляции и мутагенеза растений / Н. Д. Девятков // Проблемы фотоэнергетики растений. – Алма-Ата. – 1978. – Вып. 5. – С. 129-135.

48. Деков, Д. Влияние на предсентбеното облъчване на посевния материал с лазерна светлина върху продуктивността на фуражния ечемик / Д. Деков, Ж. Терзиев // Растениевъд. науки. – 1985. – Т. 22. – № 8. – С. 19-23.

49. Демурин, Я. Н. Плейотропный эффект мутаций запасных липидов семян подсолнечника / Я. Н. Демурин, О. М. Борисенко, Т. М. Перетягина, Н. И. Бочкарев, О. А. Рубанова // VII Съезд Вавиловского общества генетиков и селекционеров, посвященный 100-летию кафедры генетики СПбГУ, и ассоциированные симпозиумы. – 2019. – С. 171-171.

50. Диденко, А. Влияние лазерной обработки семян и растений на продуктивность подсолнечника и развитие фомопсиса / А. Диденко, В. М. Андросова // Плодоводство и ягодоводство России. – 2012. – Т. 33. – С. 132-137.

51. Дмитриев, А. М. Стимуляция роста растений / А. М. Дмитриев, Л. К. Страцкевич // Минск. – 1986. – 60 с.

52. Долговых, О. Г. Анализ эффективности лазерной обработки семян яровой пшеницы сорта «Иргина» / О. Г. Долговых, В. В. Красильников, Е. В. Дресвянникова, Л. П. Артамонова, Л. А. Пантелеева // Инженерный вестник Дона. – 2016. – 42 (3 (42)).

53. Долговых, О. Г. Повышение эффективности производства моркови при применении предпосевной лазерной обработки семян и улучшенной технологии хранения / О. Г. Долговых, В. В. Красильников, Е. В. Дресвянникова, Л. П. Артамонова, Л. А. Пантелеева // Инженерный вестник Дона. – 2014. – Т. 29. – №. 2.

54. Доспехов, Б. А. Методика полевого опыта / Б. А. Доспехов // М.: Агропромиздат. – 1985. – 351 с.

55. Доспехов, Б. А. Методика полевого опыта. (с основами статистической обработки результатов исследований): учебник для студентов высших сельскохозяйственных учебных заведений по агрономическим специальностям / Б. А. Доспехов // Москва. – 2011. (Изд. 6-е, стер., перепеч. с 5-го изд. 1985 г.).

56. Драговцев, В. А. Физиологические основы селекции растений/Под ред. Г. В. Удовенко / В. А. Драговцев, Г. В. Удовенко, Н. Ф. Батыгин и др.// СПб.: Изд-во ВИР. – 1995. – 648 с.

57. Дудин, Г. П. Генетическая изменчивость растений ярового ячменя сорта Биос 1 при воздействии на семена раствором карбоната калия и облучения красным светом / Г. П. Дудин, Л. Н. Двинских // Теоретическая и прикладная экология. – 2013. – № 2. – С. 128-135.

58. Дудин, Г. П. Действие излучения гелий-неонового лазера на всхожесть семян и рост проростков сельскохозяйственных культур / Г. П. Дудин, Л. К. Котельникова, Н. Г. Счастливецова // Агротехника и биологические основы повышения урожайности сельскохозяйственных культур: Тр. Кировского и Ижевского с.-х. ин-тов. Пермь. – 1978. – Т.59. – С. 33-37.

59. Дудин, Г. П. Индуцированный мутагенез и использование его в селекции растений [Текст]: монография / Г. П. Дудин, В. Н. Лысиков // Киров: Вятская ГСХА. – 2009. – 208 с.

60. Дудин, Г. П. Изменчивость ярового ячменя под действием лазерного излучения ($\lambda = 6328\text{\AA}$) малой плотности / Г. П. Дудин // Окультуривание почвы и совершенствование приемов выращивания зерновых культур // Тр. ин-та ПСХИ. – Пермь. – 1982. – С. 68-75.

61. Дудин, Г. П. Использование фитогормонов и лазерного излучения в селекции ячменя / Г. П. Дудин, О. Н. Габова // Аграрная наука Северо-Востока Европейской части России на рубеже тысячелетий – состояние и перспективы. ВГСХА. – Т.2., Агрономический факультет. – Киров. – 2000. – С. 40-42.

62. Дудин, Г. П. Лазерный мутагенез и селекция ярового ячменя / Г. П. Дудин // Роль научных исследований в развитии сельскохозяйственного производства Кировской области: Сб. науч. статей. – Киров. – 1991а. – С. 33-43.

63. Дудин, Г. П. Мутагенное действие дальнего красного света и этрела на ячмень сорта Зазерский 85 / Г. П. Дудин, О. С. Кривошеина // Агрономическая наука – достижения и перспективы: Тез. докл. науч. конф. – Киров. – 1994. – С. 10-11.

64. Дудин, Г. П. Мутагенное действие излучения гелий-неонового лазера на яровой ячмень / Г. П. Дудин // Генетика. – 1983. – Т. 19. – № 10. – С. 1693-1699.

65. Дудин, Г. П. Мутагенное действие нитрозодиэтилмочивины и лазерного излучения на яровой ячмень / Г. П. Дудин, С. П. Мальцев // Совершенствование агротехники зерновых и кормовых культур: Сб. науч. тр. – Пермь. – 1986. – С. 31-39.
66. Дудин, Г. П. Мутагенное и стимулирующее действие гамма-лучей, лазерного излучения ($\lambda = 6328\text{\AA}$) и диметилсульфата на яровой ячмень: Автореферат дис. канд. биол. наук. / Г. П. Дудин // Харьков. – 1981. – 21 с.
67. Дудин, Г. П. Мутационная изменчивость ячменя в M_2 под действием света ($\lambda = 6328\text{\AA}$) / Г. П. Дудин // Молекулярная и прикладная биофизика сельскохозяйственных растений и применение новейших физико-технических методов в сельском хозяйстве. – Кишинев. – 1977. – С.73.
68. Дудин, Г. П. Наследование измененных признаков, полученных в M_2 под действием лучей лазера ($\lambda = 6328\text{\AA}$) у ярового ячменя / Г. П. Дудин // Тез. Докл. Всесоюз. конф. По фотоэнергетике растений. – Алма-Ата. – 1978. – С. 191.
69. Дудин, Г. П. Особенности анатомического строения стебля мутантов и гибридов ячменя / Г. П. Дудин, Б. И. Лысков // Сельскохозяйственная радиобиология. – Кишинеv. – 1990. – С. 28-33.
70. Дудин, Г. П. Реакция ячменя на лазерное воздействие в зависимости от состояния фитохрома/ Г. П. Дудин // Применение СВЧ-излучений в биологии и сельском хозяйстве: Тез. Всесоюз. конф. – Кишинев. – 1991б. – С. 84-85.
71. Дудин, Г. П. Способ получения мутантов зерновых культур / Г. П. Дудин // Описание изобретения к авторскому свидетельству SU № 1512530 А1/Б.И. 37, 07.10.89.
72. Дудин, Г. П. Частота *Waxu*-мутаций у ячменя, обработанного лазерным излучением и фитогормонами / Г. П. Дудин // Генетика. – 1990. – Т. 26, № 2. –С. 363-366.
73. Емелев, С. А. Изменения урожайности сортообразцов ярового ячменя в конкурсном сортоиспытании / С. А. Емелев // В сборнике: Инновации и достижения науки в сельском хозяйстве Материалы I Всероссийской (национальной) научно-практической конференции. – 2019. – С. 112-115.

74. Емелев, С. А. Оценка мутантных форм ячменя сорта Биос-1 / С. А. Емелев // Вестник Алтайского государственного аграрного университета. – 2007. – №8. – С. 13-16.
75. Ершова, Г. И. Лазерная биоактивация семян - гарантия высоких урожаев сельскохозяйственных культур / Г. И. Ершова, В. Н. Родькина // Актуальные вопросы тылового обеспечения уголовно-исполнительной системы. – 2019. – С. 36-39.
76. Журба П. Лазерная технология промышленного возделывания сельскохозяйственных культур / П. Журба, Е. Журба. // Фотоника. – Выпуск #3. – 2010. – С. 34-38.
77. Зелененко Н. Л. Оценка селекционно-ценных мутантов ячменя на устойчивость к повреждению шведской мухой / Н. Л. Зелененко, О. С. Кривошеина // Почва, биология растений и агротехника их возделывания: Тез. докл. науч. конф. Киров. – 1997. – С. 18-20.
78. Зобнина, А. В. Лучи лазера как средство предпосевной обработки семян ячменя и овса / А. В. Зобнина // Использование искусственного климата в селекции сельскохозяйственных культур: Сб. науч. тр. – Л. – 1988. – С. 113-116.
79. Илиева, В. П. Применение методов лазерной техники в сельском хозяйстве (обзорная информация) / В. П. Илиева, В. П. Ранков // София. – Центр научно-технической и экономической информации. – 1987.
80. Инюшин, В.М. Действие монохроматического красного света в импульсном и непрерывном режиме на некоторые физиологические показатели ячменя / В. М. Инюшин, Г. У. Ильясов, Н. Н. Фёдорова // Светоимпульсная стимуляция растений. – М. – Наука. – 1971. – С. 300-304.
81. Инюшин, В. М. О возможности использования лазерного облучения для регуляции цитогенетического эффекта при радиационном воздействии γ -лучами на семена *Allium fistulosum* / В. М. Инюшин, Т. А. Стрельцова // VI Всесоюз. конф. по фотоэнергетике растений: Тез. докл. Львов. – 1980. – С.135.
82. Инюшин, В. М. Теория и практика резонансной стимуляции сельскохозяйственных культур лазерным излучением / В. М. Инюшин // Проблемы фотоэнергетики растений. – Киев. – 1975. – С. 11-12.

83. Инюшин, В. М. Биоэнергификация агропромышленного комплекса, некоторые итоги и перспективы / В. М. Инюшин // Проблемы биоэнергификации народного хозяйства Казахстана: Сб. науч. тр. – Алма-Ата: Изд-во КазГУ. – 1989. – С. 3-9.

84. Инюшин, В. М. Теоретическое и экспериментальное обоснование резонансной стимуляции лазерным излучением продуктивности сельскохозяйственных культур / В. М. Инюшин // V Всесоюз. конф. по фотоэнергетике растений: Тез. докл. – Алма-Ата. – 1978. – С. 83-88.

85. Кайсын Ф. Я. Изменение анатомических структур мутантов кукурузы, полученных под действием лазерного света / Ф. Я. Кайсын, Ю. Ф. Зайцева, Паница Т. А. // Применение физического и химического мутагенеза в сельском хозяйстве: Тез. первого Всесоюзного совещания. – Кичнев. – 1987. – С. 126.

86. Калам, Ю. Хлорофилльная мутация / Ю. Калам, Т. Орав // Таллинн: Валгус. – 1974. – 60 с.

87. Кан, А. А. Предварительная обработка, прораствание и жизнедеятельность семян / А. А. Кан // Физиология и биохимия покоя и прораствание семян/Пер. с англ. Н. А. Асоченской, Н. А. Гумилевской, Е. П. Заверткиной и Э. Е. Хавкина; Под ред. М. Г. Николаевой и Н. В. Обручевой. – М.: Колос. – 1982. – С. 320-354.

88. Каримтай Т. Влияние лазерного облучения на всхожесть семян и морфологию проростков ячменя / Т. Каримтай, М. Ю. Ишмуратова, С. У. Тлеуенова, А. К. Ауельбекова // Актуальные проблемы современности. – 2018. – № 1 (19). – С. 203-208.

89. Кашеваров, Н. И. Суданка в кормопроизводстве Сибири / Н. И. Кашеваров, Р. Н. Полудина, Н. В. Балыкина [и др.]. – Новосибирск, 2004. – 224 с.

90. Кириченко, В. В. Индукований мутагенез в селекції соняшнику: навчальний посібник / В. В. Кириченко, В. О. Васько, О. М. Брагін // ХНАУ ім. В. В. Докучаєва, Інститут рослинництва ім. В. Я. Юр'єва НААН. – Харків. – 2017. – 157с.

91. Киселев, Е. П. Влияние обработки лазером на посевные качества семян и урожай томата / Е. П. Киселев, В. И. Зайков, Н. И. Чернышев, Н. С. Аликина // Овощи России. – 2013. – № 2 (19). – С. 42-46.

92. Ключарева, Н. В. Изменение хромосомного набора у томатов после оплодотворения пылью, облученной солнечным и лазерным светом / Н. В. Ключ-

чарева, Г. Д. Немцов, А. А. Шахов // Проблемы фотознергетики растений: Тез. докл. Всесоюз.конф. – Кишинев. –1974. – С.111-113.

93. Колчинский, Э. Единство эволюционной теории в разделенном мире XX века / Э. Колчинский // Litres. – 2019. – 716 с.

94. Конарев, В. Г. Морфогенез и молекулярно-генетический анализ у растений / В. Г. Конарев // СПб.: ВИР. – 1998. – 376 с.

95. Конев, С. В. Фотобиология - Изд. 2-е, перераб. и доп. / С. В. Конев, И. Д. Волоотовский // Минск. – Изд-во БГУ им. В. И. Ленина. – 1979. – 385 с.

96. Конев, С. В. Индуцированные светом структурные перестройки мембран как возможные механизмы регулирования жизненных процессов / С. В. Конев // Фоторегуляция метаболизма и морфогенеза растений. – М.: Наука. – 1975. – С. 37-47.

97. Корниенко, А. В. Основы мутационной селекции свеклы / А. В. Корниенко // М.: Агропромиздат. – 1990. – 93 с.

98. Косулина, Л. Г. Физиология устойчивости растений к неблагоприятным факторам среды / Л. Г. Косулина, Э. К. Луценко, В. А. Аксенова // Ростов-на-Дону: Изд. РГУ. – 2011. – 240 с.

99. Кочнова, Н. П. Локус WAXY как модельная система трансформации ячменя / Н. П. Кочнова // Автореферат дис. ... кандидата биологических наук : 03.00.15. – Москва. – 1994. – 20 с.: ил.

100. Красильников В. В. Влияние предпосевной обработки семян лазером на урожайность яровой пшеницы / В. В. Красильников, О. Г. Долговых, А. Б. Спиридонов // Известия Санкт-Петербургского государственного аграрного университета. – 2019. – № 4 (57). – С. 249-255.

101. Кривошеина, О. С. Мутационная изменчивость подсолнечника декоративного под влиянием лазерного красного света / О. С. Кривошеина, А. Н. Дудина // Экспериментальный мутагенез в биологии и сельском хозяйстве. – 2009. – С. 54-57.

102. Кривошеина, О. С. Мутагенное действие излучения гелий-неонового лазера и дальнего красного света на ячмень сорта Зазерский 85 / О. С. Кривошеина, Г. П. Дудин // Сельскохозяйственная наука Северо-Востока европейской части России/Сб. науч. тр. – Т. 1. – Киров. - 1995. – С. 123- 129.

103. Кривошеина, О. С. Оценка тестов мутагенной активности фитогормонов / О. С. Кривошеина, И. В. Пуртова // Сб. Материалы научной сессии. Киров. – 2004. – С. 186-187.
104. Кротова, Л. А. Химический мутагенез как метод создания исходного материала для селекции мягкой пшеницы/ Л. А. Кротова // Электронный научно-методический журнал Омского ГАУ. – 2015. – №. 2 (2).
105. Кузнецов, Е. Д. Роль фитохрома в растениях / Е. Д. Кузнецов, Л. К. Сечняк, Н. А. Киндрук, О. К. Слюсаренко // М.: Агропромиздат. – 1986. – 288 с.
106. Лапко, В. Н. Нативный фитохром овса: выделение и изучение термостабильности красной и дальней красной форм / В. Н. Лапко, Г. В. Кожух, Г. В. Ляхнович // Физиология растений. – 1991. – Т. 38. – № 4. – С. 701-707.
107. Лаштабова, С. В. Применение азида натрия для химически индуцированного мутагенеза культурных растений / С. В. Лаштабова, В. Ю. Головина, Е. В. Михайлова, Б. Р. Кулуев // Биомика, – 2017. – Т. 9. – №. 1. – С. 048-054.
108. Лебедев, С. И. Физиология растений. 3-е изд., перераб. и доп. / С. И. Лебедев // М.: Агропромиздат. – 1988. – 544 с.
109. Лепехов, С. Б. Эффективность отбора в ранних поколениях гибридов сельскохозяйственных культур по урожайности и признакам продуктивности (обзор) / С. Б. Лепехов // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. – 2018. – Т. 179. – Вып. 4. – С. 177-190.
110. Лиходедова, Н. П. Влияние лазерной активации семян на площадь листовой поверхности и фотосинтетический потенциал подсолнечника / Н. П. Лиходедова, Л. А. Новиченко // Физические факторы в растениеводстве в аспекте экологических проблем Средней Азии и Казахстана: Тез. докл. конф. – Ташкент. – 1990. – С. 40-41.
111. Лукьянова, М. В. Культурная флора СССР / М. В. Лукьянова, А. Я. Трофимовская, Г. Н. Гудкова и др. // Т. II. – Ч. 2. – Ячмень. – Л.: Агропромиздат, Ленинградское отделение. – 1990. – 421 с.
112. Лысиков, В. И. Получение хлорофилльных мутаций при лазерном облучении семян кукурузы / В. И. Лысиков, С. Н. Маслоброд, Н. Я. Филиппова и др.

// V Всесоюз. конф. по фотоэнергетике растений: Тез. докл. Алма-Ата. – 1978. – С. 192-193.

113. Лысиков, В. Н. Лазерный мутагенез растений и резонансный механизм его действия / В. Н. Лысиков, П. Г. Плешанов, О. В. Бляндур и др. // Проблемы фотоэнергетики растений. Кишинев: Штиинца. – 1975. – Вып. 3. – С. 160-171.

114. Лысиков, В. Н. Использование ионизирующих излучений в растениеводстве [Текст] / В. Н. Лысиков // Кишинев: Штиинца. – 1975. – 243 с.

115. Международный классификатор СЭВ рода *Hordeum L. (подрод Hordeum)*. – Л. – 1983. – 53с.

116. Меньшикова, Е. А. Индуцированная изменчивость ячменя от действия лазерного света разной плотности луча / Е. А. Меньшикова, В. А. Скорняков // V съезд ВОГИС: Тез. докл. – М. – 1987. – Т.4. – 4.2. – С. 24.

117. Митрофанов, В. Г. Иосиф Абрамович Рапопорт-ученый, воин, гражданин. Очерки, воспоминания, материалы / В. Г. Митрофанов // М. – Наука – 2001.

118. Моисейченко, В. Ф. Основы научных исследований в агрономии / В. Ф. Моисейченко, М. Ф. Трифонова, А. Х. Заверюха и др. // М. – Колос. – 1996. – 336с.

119. Моргун, В. В. Мутационная селекция пшеницы / В. В. Моргун, В. Ф. Логвиненко // Киев: Наукова думка, 1995. – 627с.

120. Мохно, В. С. Результаты воздействия лазерного облучения на растительный организм фрезии / В. С. Мохно, А. В. Будаговский, О. И. Пащенко // Субтропическое и декоративное садоводство. – 2012. – №. 47. – С. 168-171.

121. Мусаев, М. А. Мутагенный эффект лазерного излучения на томаты / М. А. Мусаев, Т. Ю. Абдуллаева, В. В. Егизаров // Цитология и генетика. – 1971. – Т.5. – № 3. – С. 207-208.

122. Г. М. Мышляков, Цитогенетическое действие лазерного излучения и химических мутагенов на просо / Г. М. Мышляков // Применение оптического излучения в сельском хозяйстве: Межвуз. сб. науч. тр. Саранск. – 1985. – С. 75-79.

123. Навроцкая, Л. В. Воздействие лазерного излучения на семена сельскохозяйственных культур / Л. В. Навроцкая, В. И. Загинайло, С. Р. Навроцкая // Международный технико-экономический журнал. – 2018. – №. 1. – С. 74-79.

124. Надсон, Г. А. О влиянии рентгеновских лучей на половой процесс и образование мутантов у низших грибов (*Mucoraceae*) / Г. А. Надсон, Г. С. Филлипов // Классики советской генетики. – Л. – 1968. – С. 120-124.
125. Найлэн, Р. А. Природа индуцированных мутаций у высших растений / Р. А. Найлэн // Генетика. – 1967. – №3. – С. 3-22.
126. Никифоров, В. Г. Химический мутагенез / В. Г. Никифоров // Общая генетика. – М. – 1965. – С. 113-127.
127. Обручаева, Н. В. Физиология инициации прорастания семян / Н. В. Обручаева, О. В. Антипова // Физиология растений. – 1997. – Т.44. – №2. – С. 287-302.
128. Ольшевская, В. Г. Технологические режимы лазерного облучения семян / В. Г. Ольшевская, А. М. Гусячкин, Р. Х. Юсупов // Тезисы докладов научно-производственной конференции профессорско-преподавательского коллектива. – Ижевск: Изд-во ИжГМА. – 1995. – С. 45-46.
129. Осборн, Д. Дж. Нуклеиновые кислоты и прорастание семян / Д. Дж. Осборн // Физиология и биохимия покоя и прорастание семян. – М.: Колос, 1982. – С. 357-372.
130. Пикереня, П. И. Влияние сочетанного лазерного облучения на начальные этапы онтогенеза пшеницы озимой / П. И. Пикереня, А. А. Дранкевич, В. А. Кравченко // В книге: Сахаровские чтения 2018 года: экологические проблемы XXI века Материалы 18-й международной научной конференции: в 3 частях. Под редакцией С. А. Маскевича, С. С. Позняка. – 2018. – С. 313-314.
131. Пикеринг, В. Р. Биология. Школьный курс в 120 таблицах: Пер. с англ. / В. Р. Пикеринг // М.: Астра-пресс. – 1999. – 128 с.
132. Питиримова, М. А. Исследование реакции растительного организма на действие γ - лучей и алкилирующих соединений на примере двурядного ячменя: Автореферат дис... канд. биол. наук./ М. А. Питиримова // Л. – 1970. – 25 с.
133. Плохинский, Н. А. Алгоритмы биометрии/под ред. акад. АН УССР Б. В. Гнеденко / Н. А. Плохинский // М.: Изд-во Моск. гос. ун-та. – 1980. – 150 с.

134. Поздняков, А. А. Развитие и наследственность: Основные концепции / А. А. Поздняков // Новосибирск. – 2020. – 268 с. (Электронный препринт: <http://zhelva.narod.ru/pdfs/pr2020.pdf>).
135. Полевой, В. В. Физиология роста и развития растений / В. В. Полевой, Т. С. Саламатова // Л.: Изд-во Ленингр. ун-та. – 1991. – 240 с.
136. Поморцев, А. А. Идентификация и оценка сортовой частоты семян ярового ячменя методом электрофоретического анализа запасных белков зерна / А. А. Поморцев, Е. В. Лялина // М. – Изд-во МСХА. – 2003. – 85 с.
137. Поморцев, А. А. Идентификация шестого локуса, контролирующего синтез гордеина у озимого ячменя / А. А. Поморцев, В. П. Нецветаев, Ф. А. Попереля и др. // Доклады ВАСХНИЛ. – 1983. – № 1. – С. 7-9.
138. Поморцев, А. А. Полиморфизм культурного ячменя (*Hordeum vulgare*) по гордеинам / А.А. Поморцев, В. П. Нецветаев, А. А. Созинов // Генетика. – 1985. – Т.21. – №4. – С.629-639.
139. Портянко, В. Г. Генетический контроль и полиморфизм проламина овса: Автореф. дис.... канд. биол. наук./ В. Г. Портянко // Москва. – 1987. – 16 с.
140. Портянко, В. Г. Полиморфизм проламина у сортов мировой коллекции овса / В. Г. Портянко // Молекулярно-генетические маркеры и селекция растений: Материалы конф. – Киев. – 1994. – С. 52-53.
141. Пуртова, И. В. Морфогенетическая эффективность абсцизовой кислоты, лазерного и гамма-излучений на яровом ячмене / И. В. Пуртова // Почва, сорт, агротехника: Сб. науч. тр. – Киров. – 1994. – С. 76-85.
142. Пуртова, И. В. Создание исходного материала ярового ячменя с использованием физических мутагенных факторов, парааминобензойной и абсцизовой кислот: Автореф. дис.... канд. с.-х. наук. / И. В. Пуртова // Санкт-Петербург. – 1993. – 20 с.
143. Пыленок, П. И. Усовершенствование технологии биоактивации семян сельскохозяйственных культур с применением лазерного облучения / П. И. Пыленок, В. Н. Сельмен, И. В. Сидоров и др. // Экологическое состояние природной

среды и научно-практические аспекты современных мелиоративных технологий: Сб. науч. трудов ВНИИГМ. – Рязань. – 2004. – С. 213-216.

144. Пыльнева Е. В. Химический мутагенез в селекции зерновых культур / Е. В. Пыльнева // Актуальные вопросы сельскохозяйственной науки. Научные труды. – Тбилиси. – 2000. – С.156-159.

145. Рабкин, Б. М. Цитогенетическое действие лазерного излучения с длиной волны $6328\text{\AA}$, в проростках *Allium fistulosum* / Б. М. Рабкин, В. А. Тарасов // Докл. АН СССР. – 1968. – Т. 180. – № 6. – С.1471-1473.

146. Рапопорт, И. А. Карбонильные соединения и химический механизм мутаций / И. А. Рапопорт // Доклады АН СССР. – 1946. – Т. 54. – № 1. – С. 65.

147. Рапопорт, И. А. Особенности и механизм действия супермутагенов / И. А. Рапопорт // Супермутагены. – М. – 1966. – С. 9-23.

148. Результаты сортоиспытания и изучения сортовой агротехники за 1987-1991 годы. Сортовое районирование сельскохозяйственных культур по Кировской области на 1992 год. – Киров, 1992. – 84 с.

149. Рогожин, В. В. Влияние температуры, ультрафиолетового излучения и функционально активных веществ на всхожесть семян пшеницы / В. В. Рогожин, В. В. Верхотуров, Т. Т. Кирилук, Е. П. Охлопкова // Изв. ТСХА. – 1998. – Вып. 3. – С. 105-124.

150. Родионов, В. В. Цитологическое действие лазерного излучения в проростках *Allium fistulosum* / В. В. Родионов, В. А. Тарасов // Докл. АН СССР. – 1969. – Т. 188. – № 3. – С. 692-693.

151. Ромашкан, А. Д. Роль свободных радикалов при облучении семян линий кукурузы лазерным светом / А. Д. Ромашкан // Применение низкоэнергетических физических факторов в биологии и сельском хозяйстве: Тез. докл. Всесоюз. науч. конф. – Киров. – 1989. – С.35-36.

152. Рубин, Л. Б. Лазерная техника в современной биологии / Л. Б. Рубин // Новое в жизни, науке, технике. Серия «Биология». – М.: Знание. – 1978. – № 2. – 64 с.

153. Рудь, Г. Я. Мутагенный эффект лазерного излучения в селекционно-генетических исследованиях кукурузы / Г. Я. Рудь, О. В. Бляндур, Н. Д. Девятков и др. // VI Всесоюз. конф. по фотоэнергетике растений: Тез. докл. – Львов. – 1980. – С. 9-10.
154. Савин, В. Н. Изменение частоты индуцированных мутаций у ячменя при различной длительности намачивания семян перед воздействием мутагенами / В. Н. Савин // Экспериментальный мутагенез в селекции. – М.: Наука. – 1972. – С. 412-422.
155. Савина, О. В. Стимулирование прорастания семян зерновых некогерентным красным светом: теория и практика / О. В. Савина, С. А. Руделев, А. Е. Родионова // Вестник Рязанского государственного агротехнологического университета им. П. А. Костычева. – 2015. – № 1 (25). – С. 60-65.
156. Светлева, Д. Цитогенетический эффект и влияние на облучиваемое с гелий-неонов лазер при фасула / Д. Светлева, А. Аладжаджиян // Растениевед. Науки. – 1996. – Т. 33. – № 3. – С. 49-53.
157. Сергиевская, С. П. Радиационный мутагенез при действии ингибитора синтеза ДНК (сенсibilизация и антимутагенз) / С. П. Сергиевская, Л. Г. Дубинина, З. И. Курашова // Генетика. – 1985. – Т. 21. № 1. – С. 69-73.
158. Сидорова, К. К. Хлорофильные мутации как показатель различий в мутабельности сортов гороха / К. К. Сидорова // Генетика. – 1966. – № 6. – С. 81-87.
159. Симонян, Р. Влияние времени экспозиции лазерного облучения на всхожесть и рост семян пшеницы и овса / Р. Симонян, А. Пилтакян // International Forum on Chemical, Biological, Agricultural, Pharmacy and Health Sciences. – 2017. – С. 29-39.
160. Совместная база данных ФАО/МАГАТЭ по мутантным сортам на 2020 год [Электронный ресурс]. – Режим доступа: <https://mvd.iaea.org/#!/Search?page=1&size=15&sortby=Name&sort=ASC> (дата обращения: 13.03.2020).
161. Созинов, А. А. Картирование локусов Hrd у ячменя *Hordeum vulgare* L. А. А. Созинов, В. А. Нецветаев, Э. М. Григорян и др. // Генетика. – 1978. – т. 14., № 9. – С. 1610-1619.

162. Соловьёв, А. А. Хромосомные и геномные мутации в селекции тритикале / А. А. Соловьёв, М. Г. Дивашук, А. А. Шишкина // Экспериментальный мутагенез в биологии и сельском хозяйстве. – 2009. – С. 110-112.
163. Строганов, Б. П. Структура и функции клеток растений при засолении / Б. П. Строганов, В. В. Кабанов, Н. И. Шевякова и др. // М. – Наука. – 1970. – 317 с.
164. Тарасов, В. А. О механизме сенсibiliзирующего действия дальнего красного света в отношении индуцированных рентгеновскими лучами хромосомных aberrаций в проростках *Allium fistulosum* / В. А. Тарасов // Генетика. – 1971. – Т. 7. – № 6. – С. 54-65.
165. Татур, И. С. Влияние приемов предпосевной обработки и ухода за посевами на продуктивные качества семян ярового ячменя: Автореф. дис... канд. с.-х. наук / И. С. Татур // Жодино. – 1996. – 18 с.
166. Терновский, М. Ф. Ускорение селекции табака и махорки / М. Ф. Терновский // Табак. – 1939. – №4. – С.39-41.
167. Третьяков, Н. Н. Физиология и биохимия сельскохозяйственных растений / Н. Н. Третьяков, Е. И. Кошкин, Н. М. Макрушин и др. // М.: Колос. – 2000. – 640 с.
168. Трифонова, М. Ф. Морфoфизиологические основы действия физических факторов на продуктивность растений / М. Ф. Трифонова // Аграрный вестник Урала. – 2005. – №. 6.
169. Тюлин, В. В. Оценка земель и их эффективное использование на Северо-Востоке Нечерноземной зоны / В. В. Тюлин, И. Я. Копысов // Вятская ГСХА. – Киров. – 1994. – 160 с.
170. Умаров, Х. Т. Биофизические и биологические показатели роста сельскохозяйственных культур под воздействием гелий-неонового лазера / Х. Т. Умаров, В. М. Инюшин, Н. Н. Федорова и др. // – Ташкент: ФАН. –1991. – 152 с.
171. Усикова, А. А. Наследование некоторых морфологических признаков у гибридов ячменя и их связь с элементами продуктивности / А. А. Усикова // Цитология и генетика. – 1969. – Т.3. – №5. – С. 402-408.

172. Усманов, П. Д. О мутагенном действии лазерного облучения на семена *Arabidopsis thaliana* / П. Д. Усманов, Г. А. Старцев, В. В. Шабалов // Докл. АН СССР. – 1970. – Т. – 193, № 2. – С. 455-457.
173. Фигурина, В. А. Концепция развития адаптивного земледелия Кировской области под ред. Фигурина В. А. / В. А. Фигурина // – Киров. – 1998. – 116 с.
174. Хохлов, И. В. Лазеры - помощники селекционера / И. В. Хохлов, А. С. Данилов // Минск. – Наука и техника. – 1987. – 69 с.
175. Черемисинов, М. В. Электрофоретические спектры запасных белков у мутантов ячменя, полученных под влиянием химических и биологических препаратов, лазерного красного света и фитогормонов / М. В. Черемисинов, О. Н. Габова // 60 лет высшему аграрному образованию Северо-Востока Нечерноземья. – 2004. – С. 126-129.
176. Чернова, В. Н. Влияние дальнего красного света на изменчивость кочанного салата сорта Nadya / В. Н. Чернова, Г. П. Дудин, Е. А. Шиляева // Вестник Казанского государственного аграрного университета. – 2011. – Т. 6. – №. 2. – С. 157-160.
177. Чернова, О. Ф. Генетическая эффективность лазерного излучения на растениях: Автореф. дис... канд. биол. наук / О. Ф. Чернова // Минск. – 1989. – 15с.
178. Числова, Н. М. Управление процессом прорастания семян огурца и томата монохроматическим красным светом / Н. М. Числова, В. П. Кукушкина // Применение низкоэнергетических физических факторов в биологии и сельском хозяйстве: Тез. Всесоюз. науч. конф. – Киров. 1989. – С. 49-50.
179. Шахов, А. А. О преобразовании энергии света в растительной клетке / А. А. Шахов // Проблемы фотоэнергетики растений. – Алма-Ата. – 1978. – Вып. 5. – С. 5-21.
180. Шахов, А. А. Фотостимулирующее и фотомутагенное действие лазерного света / А. А. Шахов, В. М. Инюшин, Н. Н. Федорова и др. // Повышение урожайности концентрированных светом / Под ред. А. А. Шахова. – М. – Колос. – 1972. – С. 283-292.

181. Шахов, А. А. Становление фотоэнергетики как науки о световом управлении растением / А. А. Шахов // Проблемы фотоэнергетики растений. – Алма-Ата. – 1975. – Вып. 4 (повышение продуктивности растений). – С. 16-47.
182. Шахов, А. А. Фотоэнергетика растений и урожай / А. А. Шахов // М. – Наука. – 1993. – 415 с.
183. Шевцов, В. М. Изучение химических и физических мутагенов в селекции ячменя и овса: Автореф. дис...канд. с.-х. наук / В. М. Шевцов // Краснодар. – 1969. – 25 с.
184. Шевцов, В. М. Использование экспериментального мутагенеза в селекции ячменя / В. М. Шевцов // Вестник с.-х. науки. – 1981. – № 9. – С. 44-51.
185. Шевцов, В. М. Селекционное использование индуцированных мутаций в свете идей Н.И. Вавилова / В. М. Шевцов // Химический мутагенез и проблемы селекции. – М. – 1991. – С. 146-154.
186. Шестопалова, Н. Г. О полиплоидизирующем действии лазерной радиации / Н. Г. Шестопалова // Молекулярная и прикладная биофизика с.-х. растений и применение новейших физико-техн. методов в сельском хозяйстве: Тр. Кишиневского СХИ. – Кишинев. – 1977. – С. 90-91.
187. Шпота, В. И. Хлорофилльные мутации у горчицы Сарептской / В. И. Шпота, Н. Г. Коновалов, П. М. Палкин // Селекция и семеноводство. – 1995. – № 1. – С. 29-32.
188. Щербаков, В. К. Мутации в эволюции и селекции растений / В. К. Щербаков // М. – Колос. 1982. – 326 с.
189. Щербатенко, А. С. Применение фототермических методов в начальных звеньях селекции озимой пшеницы / А. С. Щербатенко // Применение низкоэнергетических физических факторов в биологии и сельском хозяйстве: Тез. Всесоюз. науч. конф. Киров. – 1989. – С. 97-98.
190. Эйгес, Н. С. Историческая роль Иосифа Абрамовича Рапопорта в генетике. Продолжение исследований с использованием метода химического мутагенеза / Н. С. Эйгес // Вавиловский журнал генетики и селекции. – 2013. – Т. 17. – С. 162-172.

191. Эльшуни, К. А. Мутации, полученные у яровой пшеницы лютеценс 62 после воздействия быстрыми нейтронами и гамма-лучами с частичным снятием повреждающего эффекта излучений / К. А. Эльшуни, В. В. Хвостова // Генетика. – 1966. – № 6. – С. 37-48.
192. Якобенчук, В. Ф. Эффективность светолазерного облучения семян / В. Ф. Якобенчук // Вестник с.-х. науки. – 1989. – № 4 (392). – С. 123-128.
193. Якушкина, Н. И. Физиология растений: Учеб. пособие для студентов биол. спец. высш. пед. учеб. заведений. 2-изд., перераб. / Н. И. Якушкина // М. – Просвещение. – 1993. – 335 с.
194. Abaza, G. M. S. M. Inducing potential mutants in bread wheat using different doses of certain physical and chemical mutagens / G. M. S. M. Abaza, H. A. Awaad, Z. M. Attia, K. S. Abdel-lateif, M. A. Gomaa, S. M. S. M. Abaza, E. Mansour // Plant Breeding and Biotechnology. – 2020. – Т. 8. – №. 3. – С. 252-264.
195. Abd El-Samad H. M. Comparative effect of sodium carbonate, sodium sulphate, and sodium chloride on the growth and related metabolic activities of pea plants / H. M. Abd El-Samad, M. A. K. Shaddad // Journal of plant nutrition. – 1996. – V. 19. – P. 717-728.
196. Abou-Dahab, A. D. M. In vitro laser radiation induces mutation and growth in *Eustoma grandiflorum* plant / A. D. M. Abou-Dahab, T. A. Mohammed, A. A. Heikal, L. S. Taha, A. M. Gabr, S. A. Metwally, A. I. Ali // Bulletin of the National Research Centre. – 2019. – Т. 43. – №. 1. – С. 1-13.
197. Abou-Dahab, A. D. M., Mohammed, T. A., Heikal, A. A., Taha, L. S., Gabr, A. M., Metwally, S. A., & Ali, A. I. (2019). In vitro laser radiation induces mutation and growth in *Eustoma grandiflorum* plant. *Bulletin of the National Research Centre*, 43(1), 1-13.
198. Adamu, A. K. Morphological effects of sodium azide on tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill) / A. K. Adamu, H. Aliyu // Science World J. – 2007. – V. 2 (No 4). – P. 9-12.
199. Ahloowalia, B. S. Global impact of mutationderived varieties / B.S. Ahloowalia, M. Maluszynski, K. Nichterlein // Euphytica. – 2004. – V. 135. – P. 187-204.

200. Al-Ali, Z. Physical Models for Soil Salinity Mapping Over Arid Landscape Using Landsat-Oli and Field Data: Validation and Comparison/ Z. Al-Ali, A. Bannari, N. Hameid, A. El-Battay // IGARSS 2019-2019 IEEE International Geoscience and Remote Sensing Symposium. – IEEE, 2019. – C. 7081-7084.
201. Apse, M. P. Vacuolar cation $/H^+$ exchange ion homeostasis and leaf development are altered in a T-DNA insertion mutant of AtNHX1, the *Arabidopsis* vacuolar Na^+/H^+ antiporter / M. P. Apse, J. B. Sottosanto, E. Blumwald // Plant J. – 2003. – V. 36 (2). – P. 229-239.
202. Asghar, T. Comparison of HeNe laser and sinusoidal non-uniform magnetic field seed pre-sowing treatment effect on Glycine max (Var 90-I) germination, growth and yield / T. Asghar, , M. Iqbal, , Y. Jamil, , J. Nisar, , M. Shahid, //Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology. – 2017. – V. 166. – P. 212-219.
203. Asghar, T. Laser light and magnetic field stimulation effect on biochemical, enzymes activities and chlorophyll contents in soybean seeds and seedlings during early growth stages / T. Asghar, Y. Jamil, M. Iqbal, M. Abbas //Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology. – 2016. – V. 165. – P. 283-290.
204. Auerbach, Ch., Chemical Production of Mutation / Ch. Auerbach, J. Robson // Nature. – 1946. – Vol. 157. – P. 302.
205. Bae, G. Decoding of light signals by plant phytochromes and their interacting proteins / G. Bae, G. Choi //Annu. Rev. Plant Biol. - 2008. - V. 59. - P. 281-311.
206. Bewley, J.D. Seeds: Physiology of Development and Germination / Bewley J.D., Black M. // N.J.: Plenum Press. – 1994. – 445 p.
207. Bhandal, I.S. Potassium estimation, uptake, and its role in the physiology and metabolism of flowering plants / I.S. Bhandal, C.P. Malik // International Review of Cytology. – 1988. – V 110. – P. 205-254.
208. Borthwick, H.A. A reversible photoreaction controlling seed germination / H.A. Borthwick, S.B. Hendricks, M.W. Parker, E.H. Toole, V.K. Toole // Proceedings of the National Academy of Sciences USA. – 1952. – V. 38. – P. 662-666.

209. Cakmak, I. The role of potassium in alleviating detrimental effects of abiotic stresses in plants / I. Cakmak // Journal of Plant Nutrition and Soil Science. – 2005. – V. 168. – P. 521-530.
210. Carden, D. E. Singlecell measurements of the contributions of cytosolic Na^+ and K^+ to salt tolerance / D. E. Carden, D. J. Walker, T. J. Flowers, A. J. Miller // Plant Physiology. – 2003. – V. 131. – P. 676-683.
211. Carvalho, R. F. Plant pigments: The many faces of light perception/ R. F. Carvalho, M. Takaki, R. A. Azevedo //Acta Physiol. Plant. – 2011. – V. 33. – P. 241-248.
212. Chaudhary J., Deshmukh R., Sonah H. Mutagenesis approaches and their role in crop improvement / J. Chaudhary, R. Deshmukh, H. Sonah // Plants. – 2019. 8:467. – doi:10.3390/plants8110467.
213. Chen, Z. Potassium and sodium relations in salinised barley tissues as a basis of differential salt tolerance / Z. Chen, M. Zhou, I. A. Newman, N. J. Mendham, G. Zhang, S. Shabala // Functional Plant Biology. - 2007a. – V 34. – P. 150-162.
214. Chen, Z. Root plasma membrane transporters controlling K^+/Na^+ homeostasis in saltstressed barley / Z. Chen, I.I. Pottosin, T.A. Cuin, A.T. Fuglsang, M. Tester, D. Jha, I. Zepeda-Jazo, M. Zhou, M.G. Palmgren, I.A. Newman, S. Shabala //Plant Physiology. – 2007b. – V. 145. – P. 1714-1725.
215. Coulombe, B.A. Bicarbonate directly induced iron chlorosis in susceptible soybean cultivars / B.A. Coulombe // Soil Sci. Soc. Am. J. – 1984. – V. 48. – P. 1297-1301.
216. Dadashzadeh, N. Improved performance of an optically pumped mid-infrared acetylenefilled hollow-core fiber laser / N. Dadashzadeh // Ph.D. thesis, Kansas State University, Manhattan, KS. 2017. – 156 p.
217. Davenport, R. J. Control of sodium transport in durum wheat / R. J. Davenport, R. A. James, A. Zakrisson-Plogander, M. Tester, R. Munns // Plant Physiology. – 2005. – V. 137. – P. 807-818.
218. Davenport, R. J. The Na^+ transporter AtHKT1;1 controls retrieval of Na^+ from the xylem in *Arabidopsis* / R. J. Davenport, A. Munoz-Mayor, D. Jha, P. A. Essah, A. Rus, M. Tester // Plant, Cell and Environment. – 2007. – V. 30. – P. 497-507.

219. Dinç, E. The chl a fluorescence intensity is remarkably insensitive to changes in the chlorophyll content of the leaf as long as the *chl a/b* ratio remains unaffected / E. Dinç, M. G. Ceppi, S. Z. Tóth, S. Bottka, G. Schansker // *Biochimica et Biophysica Acta* 1817. – 2012. – P. 770-779.

220. Elzenga, J.T.M. Lightinduced membrane potential changes of epidermal and mesophyll cells in growing leaves of *Pisum sativum* / J. T. M. Elzenga, H. B. A. Prins, E. Van Volkenburgh // *Planta*. – 1995. – V. 197. – P. 127-134.

221. Eriksson, G. Radiation induced reversions of a *waxy* in barley / G. Eriksson // *Radiat. Bot.* – 1962. – V. 2. № 1. – P. 35-39.

222. Eriksson, G. The *waxy* character / G. Eriksson // *Hereditas*. – 1969. – V. 63. № 1-2. – P. 180-204.

223. Essen, L.O. The structure of a complete phytochrome sensory module in the Pr ground state / L. O. Essen, J. Mailliet, J. Hughes // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. – 2008. – V. 105. – P. 14709-14714.

224. FAO Global network on integrated soil management for sustainable use of salt-affected soils. Rome, Italy: FAO Land and Plant Nutrition Management Service; 2005 [Электронныйресурс]. – Режим доступа: ftp://ftp.fao.org/agl/agll/docs/salinity_brochure_eng.pdf

225. Flowers, T. J. Salinity tolerance in *Hordeum vulgare*: ion concentrations in root cells of cultivars differing in salt tolerance / T. J. Flowers, M. A. Hajibagheri // *Plant and Soil*. – 2001. – V. 231. – P. 1-9.

226. Flowers, T. J. Sodium versus potassium: substitution and compartmentation / T. J. Flowers, A. Lauchli // *Encyclopedia of plant physiology*. – 1983. – Vol. 15 B. – P. 651-680.

227. Flowers, T. J. The mechanism of salt tolerance in halophytes / T. J. Flowers, P. F. Troke, A. R. Yeo // *Annu Rev Plant Physiol*. – 1977. – V. 28. – P. 89-121.

228. Forster B.P. Mutation genetics of salt tolerance in barley: an assessment of Golden Promise and other semi-dwarf mutants / Forster B.P. // *Euphytica*. – 2001. – Vol. 120. – P. 317–328.

229. Friedt, W. Oilseed rape / W. Friedt, R. Snowdon // Oil crops. – Springer, New York, NY. – 2009. – P. 91-126.
230. Gaxiola, R. A novel and conserved salt-induced protein is an important determinant of salt tolerance in yeast / R. Gaxiola, I. F. De Larrinoa, J. M. Villalba, R. A. Serrano // EMBO Journal. – 1992. – V. 11. – P. 3157-3164.
231. Genc, Y. Reassessment of tissue Na^+ concentration as a criterion for salinity tolerance in bread wheat / Y. Genc, G. K. McDonald, M. Tester // Plant, Cell and Environment. – 2007. – V. 30. – P. 1486-1498.
232. Gomkale, S. D. Effects of pulsed concentrated solar radiation on seeds and plants / S. D. Gomkale, S. T. Zodape // Journal of Scientific & Industrial Research. – Vol. 58. – No. 1. – 1999. – P. 11-13.
233. Goyal, S. Induced mutagenesis in urdbean (*Vigna mungo* L. Hepper) / S. Goyal, S. Khan // International J. Botany. – 2010. – V. 6. – P. 194-206.
234. Gustafsson, A. Mutation experiments in barley / A. Gustafsson // Hereditas. – 1941. – V. 27. – P. 225-242.
235. Hajibagheri, M. A. Quantitative ion distribution within root-cells of salt-sensitive and salt-tolerant maize varieties / M. A. Hajibagheri, D. M. R. Harvey, T. J. Flowers // New Phytologist. – 1987. – V. 105. – P. 367-379.
236. Hajibagheri, M. A. Salinity resistance in *Zea mays* – fluxes of potassium, sodium and chloride, cytoplasmic concentrations and microsomal membrane-lipids / M. A. Hajibagheri, A. R. Yeo, T. J. Flowers, J. C. Collins // Plant, Cell and Environment. – 1989. – V. 12. – P. 753-757.
237. Haupt, W. Photomovement / W. Haupt, D-P. Häder // In: Kendrick, R.E.; Kronenberg, G.H.M. / Photomorphogenesis in plants - 2nd Edition. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers. – 1994. – P. 707-732.
238. Hernandez, A.C. Laser irradiation effects on maize seed vigour / A. C. Hernandez, C. A. Carballo, A. Artola A. Michtchenko // Abstracts 27 th ISTA Congress Seed Symposium Budapest Hungary May 17th-19th, 2004. – Budapest. – 2004. – P. 308.
239. Hernandez, A.C. Photoacoustic spectroscopy applied to the study of the influence of laser irradiation on corn seeds / A. C. Hernandez, C. A. Carballo, A. Cruz-

Orea, M. M. E. San, R. Ivanov, A. Michtchenko // J. Phys. France. EDP Sciences, Les Ulis. – 2005. – V. 125. – P. 853-855.

240. Higinbotham, N. Electropotentials of plant cells / N. Higinbotham // Annu Rev Plant Physiol. – 1973. – B24. – P. 25-46.

241. Hunt, E.R. A visible band index for remote sensing leaf chlorophyll content at the canopy scale / E. R. Hunt, P. C. Doraiswamy, J. E. McMurtrey, C. S. T. Daugherty, E. M. Perry, B. Akhmedov // International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation 21. – 2013. – P. 103-112.

242. Inoue, K. Evolutionary origin of phytochrome responses and signaling in land plants / K. Inoue, R. Nishihama, T. Kohchi // Plant Cell Environ. – 2017. – V. 40. – №. 11. – P. 2502-2508.

243. James, R.A. Photosynthetic capacity is related to the cellular and subcellular partitioning of Na^+ , K^+ and Cl^- in salt-affected barley and durum wheat / R. A. James, R. Munns, S. Von Caemmerer, C. Trejo, C. Miller, T. Condon // Plant, Cell and Environment. – 2006. – V. 26. – P. 2185-2197.

244. Jiao, Y. Light-regulated transcriptional networks in higher plants / Y. Jiao, O. S. Lau, X. W. Deng // Nat Rev Genet. – 2007. – V. 8. – P. 217-230.

245. Jixun, W. P. G. Growth and physiological metabolic changes of *Hordum brevisublatum* under different abversites / W. P. J. Guo // Journal of Northeast Normal University. – 1998. – V. 3. – P. 120-123.

246. Kader, M. A. Expressions of OsHKT1, OsHKT2, and OsVHA are differentially regulated under NaCl stress in salt-sensitive and salt-tolerant rice (*Oryza sativa* L.) cultivars / M. A. Kader, T. Seidel, D. Gollack, S. Lindberg // Journal of Experimental Botany. – 2006. – V. 57. – P. 4257-4268.

247. Kader, M. A. Uptake of sodium in protoplasts of salt-sensitive and salt-tolerant cultivars of rice, *Oryza sativa* L. determined by the fluorescent dye SBFI / M. A. Kader, S. Lindberg // Journal of Experimental Botany. – 2006. – V. 56. – P. 3149-3158.

248. Khalkhal, E. Evaluation of laser effects on the human body after laser therapy / E. Khalkhal, M. Razzaghi, M. Rostami-Nejad, M. Rezaei-Tavirani, H. Heidari

Beigvand, M. Rezaei Tavirani // Journal of lasers in medical sciences. – 2020. – V. 11. – №. 1. – P. 91 – doi: 10.15171/jlms.2020.15.

249. Krawiec, M. Effect of laser irradiation on seed germination and root yield of scorzonera (*Scorzonera hispanica* L.) / M. Krawiec, A. Dziwulska-Hunek, S. Palonka, M. Kaplan, P. Baryla // Acta Agrophysica. – 2016. – V. 23. – №. 4. – P. 621-631.

250. Kronzucker, H. J. The cytosolic $\text{Na}^+:\text{K}^+$ ratio does not explain salinity-induced growth impairment in barley: a dual-tracer study using $^{42}\text{K}^+$ and $^{24}\text{Na}^+$ / H. J. Kronzucker, M. W. Szczerba, M. Moazami-Goudarzi, D. T. Britto // Plant, Cell and Environment. – 2006. – V. 29. – P. 2228-2237.

251. Kulthe, M. P. Effect of sodium azide on yield parameters of chickpea (*Cicer arietinum* L.) / M. P. Kulthe, V. S. Kothekar // J. Phytol. – 2011. – V. 3(1). – P. 39-42.

252. Kyriacos, G. The germination characteristics of phytochrome- deficient aurea mutant tomato seeds / G. Kyriacos, R. E. Kendrick // Physiol. Plant. – 1991. – V. 81. 2. – P. 127-133.

253. Legris, M. Molecular mechanisms underlying phytochrome-controlled morphogenesis in plants / M. Legris, Y. Ç. Ince, C. Fankhauser // Nature communications. – 2019. – V. 10. – №. 1. – P. 1-15.

254. Legris, M. Molecular mechanisms underlying phytochrome-controlled morphogenesis in plants / M. Legris, Y. Ç. Ince, C. Fankhauser // Nature communications. – 2019. – V. 10. – №. 1. – P. 1-15.

255. Leopold, A. C. Interactions between red light, abscisic acid, and calcium in gravitropism / A. C. Leopold, A. K. LaFavre // Plant Physiol. - 1989. – V. 89. 3. – P.875-878.

256. Lercari, B. Photoregulation of wildtype and of an aurea-mutant of tomato / B. Lercari, M. Lipucci di Paola // Physiol. Plant. – 1991. – V. 83. 2. – P. 265-268.

257. Li, J. Phytochrome signaling mechanisms/ J. Li, G. Li, H. Wang, and X. Wang Deng // The Arabidopsis Book. – 2011. – V. 9: e0148, doi/10.1199/tab.0148.

258. Lichtenthaler, H. K. Chlorophylls and carotenoids: Measurement and characterization by UV-VIS spectroscopy / H. K. Lichtenthaler, C. Buschmann // Current protocols in food analytical chemistry. – 2001. – V. 1. – №. 1. – C. F4. 3.1-F4. 3.8.

259. Liu, H.J. Crop genome-wide association study: a harvest of biological relevance / H.J. Liu, J. Yan. // *Plant J.* – 2019. – V. 97. – P. 8-18.
260. Maathuis, F. J. M. K^+ nutrition and Na^+ toxicity: the basis of cellular K^+/Na^+ ratios / F. J. M. Maathuis, A. Amtmann // *Annals of Botany.* – 1999. – V. 84. – P. 123-133.
261. Mao, H. Both Multi-Segment Light Intensity and Extended Photoperiod Lighting Strategies, with the Same Daily Light Integral, Promoted *Lactuca sativa* L. Growth and Photosynthesis / H. Mao, T. Hang, X. Zhang, N. Lu // *Agronomy.* – 2019. – V. 9. – №. 12. – P. 857.
262. Marschner, H. Mineral nutrition of higher plants / H. Marschner // San Diego: Acad. press. – 1995. – P. 862.
263. Mengel, K. Iron chlorosis in calcareous soils: alkaline nutritional condition as the cause for the chlorosis / K. Mengel, G. Geurtzen // *J. Plant Nutr.* – 1986. – V. 9. – P. 161-173.
264. Mir, A. S. Potential of Mutation Breeding to Sustain Food Security / A. S. Mir, M. Maria, S. Muhammad, S. M. Ali // *Genetic Diversity.* – IntechOpen. – DOI: 10.5772/intechopen.94087. – 2020.
265. Munns, R. A. Genes and salt tolerance: bringing them together / R. A. Munns // *New Phytologist.* – 2005. – V. 167. – P. 645-663.
266. Munns, R. Comparative physiology of salt and water stress / R. Munns // *Plant Cell Environ.* – 2002. – V. 25. – P. 239-250.
267. Munns, R. Energy costs of salt tolerance in crop plants / R. Munns, D. A. Day, W. Fricke, M. Watt, B. Arsova, B. J. Barkla, J. Bose, C. S. Byrt, Z.-H. Chen, K. J. Foster, M. Gilliha, S. W. Henderson, C. L. D. Jenkins, H. J. Kronzucker, S. J. Miklavcic, M. C. Shelden, K. L. Soole, N. L. Taylor, M. Tester, S. Wege, L. H. Wegner, S. D. Tyerman // *New Phytologist.* – 2020. – V. 225. – №. 3. – P. 1072-1090. – doi.org/10.1111/nph.15864
268. Natarajan, A. T. Studies on modification of mutation response of barley seeds to ethylmethanesulfonate HZ / A. T. Natarajan, G. Shivasanhar // *Vererbunsl.* – 1965. – V. 96. – P. 13-21.
269. Nilan, R. A. Azide-a Potent Mutagen / R. A. Nilan, E. G. Sideris, A. Kleinhofs, C. Sander, C. F. Konzak // *Mutation Res.* – 1973. – V. 17. – P. 142-144.

270. Obata, T. Rice shaker potassium channel OsKAT1 confers tolerance to salinity stress on yeast and rice cells / T. Obata, H. K. Kitamoto, A. Nakamura, A. Fukuda, Y. Tanaka // *Plant Physiology*. – 2007. – V. 144. – P. 1978-1985.
271. Ohnoutkova, L. Mutation breeding in barley: Historical overview. In: Harwood W. (ed.) *Barley* / L. Ohnoutkova // Humana Press. – New York. – 2019. – P. 7-19.
272. Oladosu, Y. Principle and application of plant mutagenesis in crop improvement: a review / Y. Oladosu, M. Y. Rafii, N. Abdullah, G. Hussin, A. Ramli, H. A. Rahim, G. Miah, M. Usman, // *Biotechnology & Biotechnological Equipment*. – 2016. – V. 30. – №. 1. – P. 1-16. – DOI: 10.1080/13102818.2015.1087333.
273. Peng, Y-H. Alkali grass resists salt stress through high $[K^+]$ and an endodermis barrier to Na^+ / Y-H. Peng, Y-F. Zhu, Y-Q. Mao, S-M. Wang, W-A. Su, Z-C. Tang // *Journal of Experimental Botany*. – 2004. – V. 55. – P. 939-949.
274. Racusen, R. H. Electrical changes in the apical cell of the fern gametophyte during irradiation with photomorphogenetically active light / R. H. Racusen, T. C. Cooke // *Plant Physiology*. – 1982. – V. 70. – P. 331-334.
275. Racusen, R. H. Rhythmic and phytochromeregulated changes in transmembrane potential in *Samanea pulvini* / R. H. Racusen, R. L. Satter // *Nature*. – 1975. – V. 255. – P. 408-410.
276. Raush, T. Salt stress responses of higher plants. The role of proton pumps and Na^+/H^+ antiporters / T. Raush, M. Kirsh, R. Low, A. Lehr, R. Vieruk, A. Zhigang // *J. Plant Physiol.* – 1996. – V.148. – P. 425-433.
277. Reid, J. B. Control of gibberellin levels and gene expression during de-etiolation in pea / J. B. Reid, N. A. Botwright, J. J. Smith, D. P. O'Neill, L. H. Kerckhoffs // *Plant Physiol.* – 2002. – V. 128. – P. 734-741.
278. Rimar, J. Stimulacia biologickcj activity osiva jacmena lascrovym ziaranim/J. Rimar // *Zbornik vedcckcch prac polnohospodarskeho vyrobneho a inzinicrskeho podniku v Michalovcach*. – 1990. – V. №10 – P. 37-49.
279. Roux, S. J. Signal transduction in phytochrome responses / S. J. Roux // In *Photomorphogenesis in plants*, R. E. Kendrick and G. H. M. Kronenberg, eds, (Dordrecht, The Netherlands: Kluwer Academic Publishers). – 1994. – P. 187-209.

280. Roychowdhury, R. Mutagenesis a potential approach for crop improvement / R. Roychowdhury, J. Tah // In: Hakeem KR, Ahmad P, Ozturk M, editors. Crop improvement: new approaches and modern techniques. New York (NY): Springer. – 2013. – P. 149-187.
281. Sancar, A. Structure and function of DNA photolyase and cryptochrome blue-light photoreceptors / A. Sancar // Chem. Rev. – 2003. – V.103. – P. 2203-2237.
282. Sander, G. Mutagenic and chromosome-breaking effect of azide in barley and human leukocytes / G. Sander, R. A. Nilan, A. Kleinhofs, B. K. Vig // Mutation Res. – 1978. – V. 50 – P. 67-75.
283. Santa-Mari'a, G. E. Potassium sodium selectivity in wheat and the amphiploid cross wheat×*Lophopyrum elongatum* / G. E. Santa-Mari'a, E. Epstein // Plant Science. – 2001. – V. 160. – P. 523-534.
284. Schachtman, D. Molecular pieces to the puzzle of the interaction between potassium and sodium uptake in plants / D. Schachtman, W. Liu // Trends Plant Sci. – 1999. – V. 4. – P. 281-287.
285. Serrano, A. Inflorescence stems of *Arabidopsis thaliana* bend away from neighbours through a response controlled by phytochrome B / A. Serrano, M. B. Maldonado, H. Boccalandro // Multequina. – 2017. – №. 26. – P. 5-19.
286. Shi, H. The *Arabidopsis thaliana* salt tolerance gene SOS1 encodes a putative Na⁺/H⁺ antiporter / H. Shi, M. Ishitani, C. Kim, J.-K. Zhu // Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA. – 2000. – V. 91. – P. 6896-6901.
287. Shim, Y. Y. Flaxseed (*Linum usitatissimum* L.) bioactive compounds and peptide nomenclature: A review / Y. Y. Shim, B. Gui, P. G. Arnison, Y. Wang, M. J. Reaney // Trends in Food Science & Technology. – 2014. – V. 38. – № 1. – P. 5-20.
288. Smith, H. Light quality, photoreception and plant strategy / H. Smith // Ann. Rev. Plant Physiol. – 1982. – V. 33. – P. 481-518.
289. Srivatava, P. Mutagenic effects of sodium azide on the growth and yield characteristics in wheat (*Triticum aestivum* L. em. *Thall.*) / P. Srivatava, S. Marker, P. Pandey, D. K. Tiwari // Asian J. Plant Sci. – 2011. – V. 10. – P. 190-201.
290. Stadler, L. J. Genetic effects of X-rays in maize / L. J. Stadler // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. – 1928 a. – V. 14. – P. 69-75.

291. Stadler, L. J. Mutations in barley induced by X-rays and radium / L. J. Stadler // Science. – 1928 b. – V. 68. – P. 186-187.
292. Stolwijk, J. A. J. On the uptake of carbon dioxide and bicarbonate by roots, and its influence on growth / J. A. J. Stolwijk, K. V. Thimann // Plant Physiol. – 1957. – V. 32. – P. 513-520.
293. Takahashi, R. Cloning and functional analysis of the K⁺ transporter, Pha-HAK2, from saltsensitive and salt-tolerant reed plants / R. Takahashi, T. Nishio, N. Ichizen, T. Takano // Biotechnology Letters. – 2007. – V. 29. – P. 501-506.
294. Taylorson, R. B. Rehydration of Phytochrome in Inbiling Seeds of *Amaranthus retroflexus* L. / R. B. Taylorson, S. B. Hendricks // Plant Physiol. – 1972. – V. 49. – № 4. – P. 663-665.
295. Tester, M. Davenport R.J. Na⁺ transport and Na⁺ tolerance in higher plants / M. Tester // Ann. Bot. – 2004. – V. 91. – P. 503-527.
296. Tomlekova, N. B. Mutagenesis: exploring novel genes and pathways / N. B. Tomlekova, M. I. Kozgar, M. R. Wani. // Wageningen Academic Publishers. – 2014. – P. 476. – <https://doi.org/10.3920/978-90-8686-787-5>.
297. Vanderwoude W. J. Examination of the role of labile phytochrome in the high irradiance response-inhibition of germination // Plant physiology. – 15501 Monona drive, rockville, md 20855: Amer soc plant physiologists, 1993. – V. 102. – №. 1. – P. 117-117.
298. Vince-Prue, D. The duration of light and photoperiodic responses / D. Vince-Prue // Photomorphogenesis in plants. – Springer, Dordrecht. – 1994. – P. 447-490.
299. Wang, C. S. Sodium azide mutagenesis generated diverse and broad spectrum blast resistance mutants in rice / C. S. Wang, K. L. Lo, A. Z. Wang // Euphytica. – 2019. – V. 215. – №. 9. – P. 1-11
300. Warne, T. R. High salinity tolerance in the stl2 mutation of *Ceratopteris richardii* is associated with enhanced K⁺ influx and efflux / T. R. Warne, L. G. Hickok, T. B. Kinraide, D. L. Vogelien // Plant, Cell and Environment. – 1996. – V. 19. – P. 24-32.
301. Watad, A. E. Enhanced net K uptake capacity of NaCl-adapted cells / A. E. Watad, M. Reuveni, R. A. Bressan, P. M. Hasegawa // Plant Physiology. – 1991. – V. 95. – P. 1265-1269.

302. Weber, M. J. Handbook of Lasers / M. J. Weber // CRC. – 2019. – 1198.
303. Weisenseel, M. H. Phytochrome and calcium ions are involved in light-induced membrane depolarization in *Nitella* / M. H. Weisenseel, H. K. Ruppert // *Planta*. – 1977. – V. 137. – P. 225-229.
304. White, P. J. Calcium in Plants / P. J. White, M. R. Broadley // *Annals of Botany*. – 2003. – V. 92. – P. 487-511.
305. White, P. J. Chloride in soils and its uptake and movement within the plant / P. J. White, M. R. Broadley // *Ann. Bot.* – 2001. – V. 88. – P. 967-988.
306. World Population Prospects, 2019 [Электронный ресурс]. – Режим доступа: <https://population.un.org/wpp/Download/Standard/Population/> (дата обращения: 13.03.2020).
307. Wyn-Jones, R. G. The potential for enhancing the salt tolerance of wheat and other important crop plants / R. G. Wyn-Jones, J. Gorham // *Outlook Agric.* – 1986. – V. 15. – P. 33-39.
308. Xiong, L. Cell signaling during cold, drought, and salt stress / L. Xiong, K. S. Schumaker, J.-K. Zhu // *Plant Cell*. – 2002. – V. 14. – №. suppl 1. – P. S165-S183.
309. Yang, X. Crystal structure of *Pseudomonas aeruginosa* bacteriophytochrome: Photoconversion and signal transduction / X. Yang, J. Kuk, K. Moffat // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. – 2008. – V. 105. – P. 14715-14720.
310. Yeo, A. Molecular biology of salt tolerance in the context of whole-plant physiology / A. Yeo // *J. Exp. Bot.* – 1998. – V. 49. – P. 915-924.
311. Yusuff Oladosu, Mohd Y. Rafii, Norhani Abdullah, Ghazali Hussin, Asfali-za Ramli, Harun A. Rahim, Gous Miah & Magaji Usman (2016) Principle and application of plant mutagenesis in crop improvement: a review, *Biotechnology & Biotechnological Equipment*, 30:1, 1-16, DOI: 10.1080/13102818.2015.1087333.
312. Zhu, J.-K. Genetic analysis of salt tolerance in *Arabidopsis*: Evidence for a critical role of potassium nutrition / J.-K. Zhu, J. P. Liu, L. M. Xiong // *The Plant Cell*. – 1998. – V. 10. – P. 1181-1191.
313. Zhu, J.-K. Molecular aspects of osmotic stress in plants / J.-K. Zhu, P. M. Hasegawa, R. A. Bressan // *Critical Reviews in Plant Sciences*. – 1997. – V. 16. – P. 253-277.

314. Zhu, J.-K. Plant salt tolerance / J.-K. Zhu // Trends Plant Sci. – 2001. – V. 6. – P. 66-71.
315. Zhu, Z. Laser mutagenesis of *Phellinus igniarius* protoplasts for the selective breeding of strains with high laccase activity / Z. Zhu, N. Li, W. Li, J. Li, Z. Li, J. Wang, X. Tang // Appl. Biochem. Biotechnol. – 2020. – 190. – P. 584-600.
316. Zohary, D. Domestication of Plants in the Old World: The Origin and Spread of Domesticated Plants in Southwest Asia, Europe, and the Mediterranean / D. Zohary, M. Hopf, E. Weiss // OUP Oxford. – 2012. – 243 p.
317. Zörb, C. Salinity and crop yield / C. Zörb, C. M. Geilfus, K. J. Dietz // Plant biology. – 2019. – V. 21. – P. 31-38. – doi: 10.1111/plb.12884.

ПРИЛОЖЕНИЯ

Приложение 1

Энергия прорастания семян, длина первичных корней и coleoptiles ячменя на третьи сутки лабораторного опыта



Количественные и качественные показатели проростков ячменя сорта Биос 1 на седьмые сутки в лабораторном опыте

Вариант	Сырая масса образцов, г	Сухая масса образцов, г	Содержание калия в образцах, г.	Содержание натрия в образцах, г
Контроль (С.з.)	26,96	3,59	0,02158	0,01223
0,01н Na ₂ CO ₃	27,58	3,63	0,02123	0,01558
0,1н Na ₂ CO ₃	27,65	3,91*	0,01876*	0,02481*
1н Na ₂ CO ₃	17,89*	4,31*	0,01522*	0,03083*
С.з. + ЛКС	25,44	3,74	0,02000	0,01141
С.з. + ДКС	25,62	3,62	0,01972	0,00939
0,1н Na ₂ CO ₃ +ЛКС	19,79	4,01*	0,01873*	0,02395*
ЛКС+ 0,1н Na ₂ CO ₃	24,50	3,95*	0,01865*	0,02385*
0,1н Na ₂ CO ₃ +ДКС	23,26	3,80	0,01709*	0,02317*
ДКС + 0,1н Na ₂ CO ₃	24,22	3,76	0,01584*	0,02237*
ЛКС+ 0,1н Na ₂ CO ₃ +ДКС	23,68	3,76	0,01746*	0,02452*
ДКС+ 0,1н Na ₂ CO ₃ +ЛКС	24,97	3,83	0,01772*	0,02737*
НСР ₀₅	5,33	0,29	0,00209	0,00672

Примечание:* – существенная разность при НСР₀₅

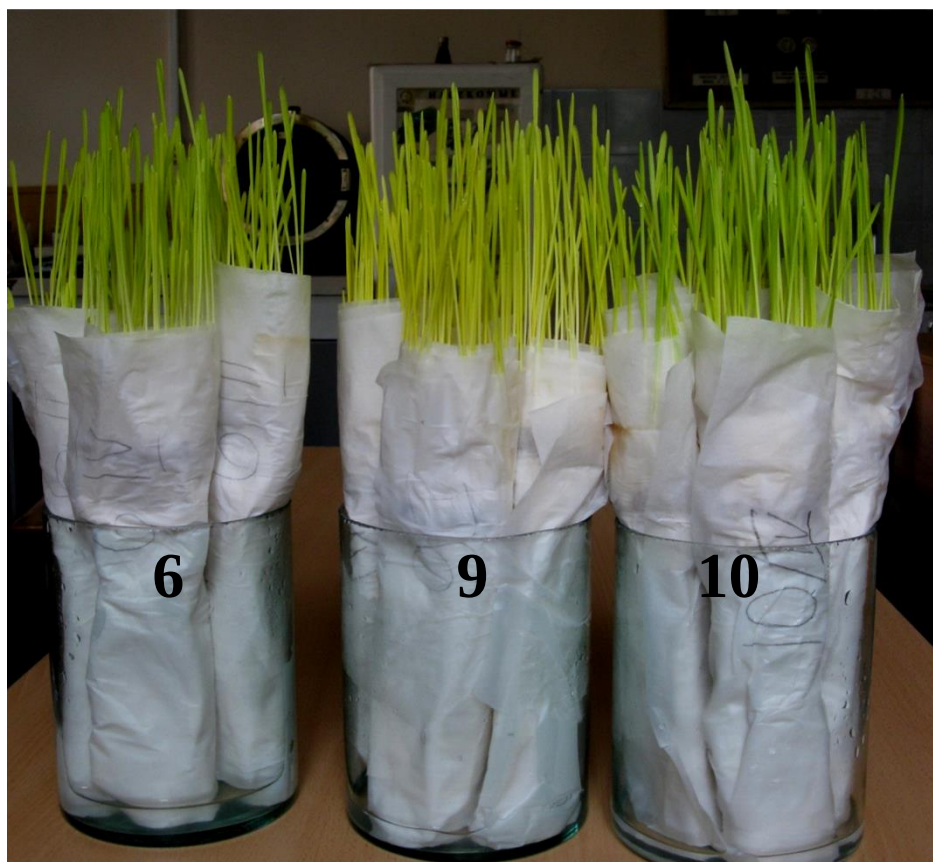
Приложение 3

Проростки ячменя на 7 сутки лабораторного опыта: 1. Контроль (семена, замоченные в дистиллированной воде); 2. 0,01н Na_2CO_3 ; 3. 0,1н Na_2CO_3 ; 4. 1н Na_2CO_3 ; 5. С.з. + ЛКС; 7. 0,1 н Na_2CO_3 + ЛКС; 8. ЛКС + 0,1 н Na_2CO_3 .



Приложение 4

Проростки ячменя на 7 сутки лабораторного опыта: 6. С.з. + ДКС; 9. 0,1н Na_2CO_3 + ДКС; 10. ДКС + 0,1н Na_2CO_3 ; 11. ЛКС + 0,1н Na_2CO_3 + ДКС; 12. ДКС + 0,1н Na_2CO_3 + ЛКС.



Коэффициент изменчивости (CV %) количественных признаков растений ячменя в М₁

Вариант	Кустистость		Длина		Число в колосе		Масса зерна с колоса
	общая	продуктивная	стебля	колоса	колосков	зерен	
Контроль (С.з.)	69,9±5,7	60,7±5,5	10,2±0,9	15,5±1,4	10,9±1,0	18,2±1,7	19,7±1,8
0,01н Na ₂ CO ₃	48,2±4,4*	53,3±4,9	9,8±0,9	12,7±1,1	9,9±0,9	10,3±0,9***	15,4±1,4
0,1н Na ₂ CO ₃	44,9±4,1*	43,9±4,0*	8,3±0,8	10,6±1,0**	6,7±0,6***	7,4±0,7***	12,6±1,2**
1н Na ₂ CO ₃	46,3±4,2*	50,8±4,6	9,9±0,9	15,9±1,5	13,2±1,2	13,2±1,2**	21,2±1,9
С.з. +ЛКС	38,5±3,5***	47,0±4,3	11,9±1,1	13,8±1,3	8,7±0,8	14,6±1,3	19,5±1,8
С.з. +ДКС	55,8±5,1	55,4±5,1	8,6±0,8	12,6±1,1	9,3±0,9	9,6±0,9***	14,6±1,3*
0,1н Na ₂ CO ₃ +ЛКС	67,4±6,2	68,4±6,3	11,1±1,0	13,5±1,2	10,9±1,0	11,7±1,1**	17,5±1,6
ЛКС+ 0,1н Na ₂ CO ₃	53,1±4,9	52,6±4,8	10,4±1,0	15,4±1,4	11,9±1,1	15,6±1,3***	21,6±2,0
0,1н Na ₂ CO ₃ +ДКС	53,7±4,9	61,4±5,6	14,3±1,3*	20,2±1,8*	17,4±1,6**	21,8±2,0	25,8±2,4*
ДКС+ 0,1н Na ₂ CO ₃	73,0±6,7	60,3±5,5	9,4±0,9	14,6±1,3	11,5±1,1**	11,7±1,1**	16,4±1,5
ЛКС+ 0,1н Na ₂ CO ₃ +ДКС	60,7±5,5	63,6±5,8	9,6±0,9	16,9±1,5	15,7±1,4**	20,9±1,9	27,2±2,5*
ДКС+ 0,1н Na ₂ CO ₃ +ЛКС	66,0±6,0	68,1±6,2	11,4±1,0	17,8±1,6	15,7±1,4**	17,7±1,6	27,2±2,5*

Примечание: * – Уровень вероятности P>0,95; ** – Уровень вероятности P>0,99;

*** – Уровень вероятности P>0,999

Реакция растений ячменя на воздействие карбоната натрия, лазерного и дальнего красного света в М₁

Вариант	Всхожесть семян		Длина стебля		Длина колоса		Число зерен в колосе		Масса зерна с колоса		Суммарный показатель, D% (-)
	%	St%, D% (+,-)	см	D% (-)	см	D% (-)	шт.	St%, D% (+,-)	г	D% (-)	
Контроль (С.з.)	100,00	-	65,10	0	8,98	0	23,50	0	1,62	0	0
0,01н Na ₂ CO ₃	101,01	1,01	64,80	-0,46	8,65	-3,67	22,90	-2,55	1,49	-8,02	-2,74
0,1н Na ₂ CO ₃	92,19	-7,81	64,60	-0,77	8,85	-1,45	23,70	0,85	1,53	-5,56	-2,95
1н Na ₂ CO ₃	85,64	-14,36	64,90	-0,31	8,47	-5,68	23,20	-1,28	1,48	-8,64	-6,05
С.з. + ЛКС	96,73	-3,27	64,30	-1,23	8,54	-4,90	22,50	-4,26	1,53	-5,56	-3,84
С.з. + ДКС	82,12	-17,88	64,50	-0,92	8,89	-1,00	23,80	1,28	1,47	-9,26	-5,56
0,1н Na ₂ CO ₃ + ЛКС	95,47	-4,53	63,90	-1,84	8,86	-1,34	23,60	0,43	1,47	-9,26	-3,31
ЛКС + 0,1н Na ₂ CO ₃	95,97	-4,03	61,80	-5,07	7,91	-11,92	21,90	-6,81	1,37	-15,43	-8,65
0,1н Na ₂ CO ₃ + ДКС	99,24	-0,76	63,70	-2,15	8,41	-6,35	22,60	-3,83	1,41	-12,96	-5,21
ДКС 0,1н + Na ₂ CO ₃	99,75	-0,25	66,50	2,15	8,42	-6,24	22,80	-2,98	1,40	-13,58	-4,18
ЛКС + 0,1н Na ₂ CO ₃ + ДКС	95,97	-4,03	64,50	-0,92	8,41	-6,35	21,40	-8,94	1,33	-17,90	-7,63
ДКС + 0,1н Na ₂ CO ₃ + ЛКС	100,25	0,25	65,10	0	8,20	-8,69	22,10	-5,96	1,45	-10,49	-4,98

Спектр хлорофилльных мутаций ячменя в М₂

Вариант опыта	Типы мутаций и число выделенных семей, шт																			
	Albina	Albocostata	Alboterminalis	Albotigrina	Albotigrinavirescens	Alboviridoterminalis	Chlorina	Lutea	Viridis	Viridoalbescent	Viridoalbina	Viridoalboterminalis	Viridolutescent	Viridovirescent	Viridoxantha	Viridoxanthostriata	Viridoxanthoterminalis	Viriduloalba	Xantha	Xanthovirescent
Контроль (С.з.)																				
0,01н Na ₂ CO ₃	2	1					1			1		1	1					2		1
0,1н Na ₂ CO ₃					1														1	2
1н Na ₂ CO ₃			1			1														
С.з. +ЛКС									1						1					
С.з. +ДКС											1			1						
0,1н Na ₂ CO ₃ +ЛКС	1																			
ЛКС+ 0,1н Na ₂ CO ₃	1																	1		
0,1н Na ₂ CO ₃ +ДКС																	1			
ДКС 0,1н +Na ₂ CO ₃	1																			
ЛКС+0,1нNa ₂ CO ₃ +ДКС	4					1										1				
ДКС+0,1нNa ₂ CO ₃ +ЛКС	3			2				1						1				2		1
Всего типов мутаций																				

Спектр и доля различных типов хлорофилльных мутаций ячменя в М₂

Тип хлорофилльных мутаций	Число семей с изменениями в М ₂	Доля типов хлорофилльных мутаций, $p \pm S_p\%$
Albina	12	28,57 $\pm$ 6,91
Albotigrina	3	7,14 $\pm$ 3,97
Viriduloalba	3	7,14 $\pm$ 3,97
Xanthovirescens	3	7,14 $\pm$ 3,97
Albotigrinavirescens	2	4,76 $\pm$ 3,29
Alboviridoterminalis	2	4,76 $\pm$ 3,29
Viridovirescens	2	4,76 $\pm$ 3,29
Viridoxantha	2	4,76 $\pm$ 3,29
Albocostata	1	2,38 $\pm$ 2,35
Alboterminalis	1	2,38 $\pm$ 2,35
Chlorina	1	2,38 $\pm$ 2,35
Lutea	1	2,38 $\pm$ 2,35
Viridis	1	2,38 $\pm$ 2,35
Viridoalbescens	1	2,38 $\pm$ 2,35
Viridoalbina	1	2,38 $\pm$ 2,35
Viridoalboterminalis	1	2,38 $\pm$ 2,35
Viridoxanthostriata	1	2,38 $\pm$ 2,35
Viridoxanthoterminalis	1	2,38 $\pm$ 2,35
Viridolutescens	1	2,38 $\pm$ 2,35
Xantha	1	2,38 $\pm$ 2,35
Белые ости	1	2,38 $\pm$ 2,35

Хлорофилльная мутация ячменя типа *albina* (семья 10-7-Ха) в варианте ДКС + 0,1н Na_2CO_3 , М₃



Доля семей с мутациями в третьем поколении

Тип изменений		Число семей с изменениями		Доля семей с мутациями в М ₃ , (p±Sp), %
		М ₂	М ₃	
Промежуточная форма куста		8	-	-
Сильная кустистость		1	-	-
Ранний выход в трубку		3	1	33,33±27,22
Стебель	высокий	224	66	29,46±3,05
	низкий	86	46	53,49±5,38
Колос	рыхлый	7	2	28,57±17,07
	длинный	224	155	69,20±3,08
	короткий	42	2	4,76±3,29
Ости	длинный	182	47	25,82±3,24
	короткий	65	27	41,54±6,11
Череззерница в колосе		7	4	57,14±18,70
Стерильный колос		1	-	-
Полная спелость	поздняя	60	25	41,67±6,36
	ранняя	13	7	53,85±13,83
Сильная антоциановая окраска растений		11	6	54,55±15,01
Двойной колос		1	-	-
Высокая масса зерна с колоса		117	46	39,32±4,52
Всего семей с изменениями		313	190	60,70

Спектр морфологических и физиологических мутаций ячменя в М₃

Тип мутаций		0,01н Na ₂ CO ₃		0,1н Na ₂ CO ₃		1н Na ₂ CO ₃		С.з. + ЛКС		С.з. + ДКС	
		абс.	%	абс.	%	абс.	%	абс.	%	абс.	%
Ранний выход в трубку		1	0,29	-	-	-	-	-	-	-	-
Стебель	высокий	12	3,46	10	2,97	6	1,99	5	1,59	6	2,08
	низкий	8	2,31	4	1,19	12	3,97	-	-	3	1,04
Колос	рыхлый	1	0,29	-	-	-	-	-	-	-	-
	длинный	28	8,07	16	4,75	20	6,62	14	4,46	13	4,50
	короткий	1	0,29	-	-	1	0,33	-	-	-	-
Ости	длинные	13	3,75	3	0,89	11	3,64	5	1,59	5	1,73
	короткие	4	1,15	5	1,48	2	0,66	-	-	3	1,04
Череззерница в колосе		1	0,29	-	-	-	-	-	-	-	-
Полная спелость	поздняя	9	2,59	11	3,26	-	-	-	-	3	1,04
	ранняя	4	1,15	-	-	-	-	-	-	1	0,35
Сильная антоциановая окраска- растений		3	0,86	-	-	2	0,66	-	-	-	-
Высокая масса зерна с колоса		6	1,73	8	2,37	4	1,32	4	1,27	6	2,08
Всего типов мутаций		13	-	7	-	8	-	4	-	8	-

Продолжение приложения 11

Тип мутаций		0,1н Na ₂ CO ₃ +ЛКС		ЛКС+ 0,1н Na ₂ CO ₃		0,1н Na ₂ CO ₃ +ДКС		ДКС + 0,1н Na ₂ CO ₃		ЛКС + 0,1н Na ₂ CO ₃ +ДКС		ДКС + 0,1н Na ₂ CO ₃ + ЛКС	
		абс.	%	абс.	%	абс.	%	абс.	%	абс.	%	абс.	%
Ранний выход в трубку		-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Стебель	высокий	1	0,33	7	2,64	5	1,67	2	0,61	7	2,27	5	1,54
	низкий	9	2,93	5	1,89	2	0,67	-	-	-	-	3	0,93
Колос	рыхлый	-	-	1	0,38	-	-	-	-	-	-	-	-
	длинный	9	2,93	18	6,79	12	4,00	6	1,82	11	3,56	8	2,47
	короткий	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Ости	длинные	-	-	3	1,13	2	0,67	1	0,30	3	0,97	1	0,31
	короткие	5	1,63	1	0,38	3	1,00	1	0,30	-	-	3	0,93
Череззерница в колосе		-	-	1	0,38	-	-	-	-	-	-	2	0,62
Полная спелость	поздняя	1	0,33	-	-	-	-	1	0,30	-	-	-	-
	ранняя	-	-	1	0,38	1	0,33	-	-	-	-	-	-
Сильная антоциановая окраска растения		-	-	1	0,38	-	-	-	-	-	-	-	-
Высокая масса зерна колоса		2	0,65	2	0,75	4	1,33	3	0,91	6	1,94	1	0,31
Всего типов мутаций		6	-	8	-	7	-	6	-	4	-	7	-

Объединенные группы мутационных изменений ярового ячменя в М₃

Группы мутаций	0,01н Na ₂ CO ₃		0,1н Na ₂ CO ₃		1н Na ₂ CO ₃		С.з. + ЛКС		С.з. + ДКС		0,1н Na ₂ CO ₃ + ЛКС	
	абс.	%	абс.	%	абс.	%	абс.	%	абс.	%	абс.	%
Морфологические	66	72,53	38	66,67	52	89,66	24	85,71	30	75,00	24	88,89
Раннеспелость	4	4,40		-	-	-	-	-	1	2,50	-	-
Позднеспелость	9	9,89	11	19,3	-	-	-	-	3	7,50	1	3,70
Мутации количественных признаков	8	8,79	8	14,04	4	6,90	4	14,29	6	15,00	2	7,41
Физиологические мутации	4	4,4	-	-	2	3,45	-	-	-	-	-	-

Группы мутаций	ЛКС + 0,1н Na ₂ CO ₃		0,1н Na ₂ CO ₃ + ДКС		ДКС + 0,1н Na ₂ CO ₃		ЛКС + 0,1н Na ₂ CO ₃ + ДКС		ДКС + 0,1н Na ₂ CO ₃ + ЛКС	
	абс.	%	абс.	%	абс.	%	абс.	%	абс.	%
Морфологические	34	85,00	24	82,76	10	71,43	21	77,78	20	90,91
Раннеспелость	1	2,50	1	3,45	-	-	-	-	-	-
Позднеспелость	-	-	-	-	1	7,14	-	-	-	-
Мутации количественных признаков	4	10,00	4	13,79	3	21,43	6	22,22	2	9,09
Физиологические мутации	1	2,50	-	-	-	-	-	-	-	-

Основные элементы продуктивности растений мутантных форм ячменя в контрольном питомнике (М₄)

Сорт, мутант	Кустистость, шт.		Длина, см			Число		Масса зерна с главного колоса, г
	общая	продуктивная	стебля	колоса	остей	колосков	зерен	
1	2	3	4	5	6	7	8	9
Нур (St)	2,13±0,27	1,8±0,22	49,73±1,19	7,2±0,31	14,57±0,42	22,13±0,9	21,73±0,96	1,17±0,07
Биос 1	2,2±0,14	1,73±0,15	50,4±0,87	8,03±0,23°	14,63±0,51	22,13±0,53	21,13±0,59	1,24±0,05
2-26-0	2,33	1,93	53,13*°	7,9	14,4	20,93	20,33	1,16
2-37-6	3,07*°	3,00**°°	63,47***°°°	8,43°°	13,6	24,27*	23,87**	1,21
3-45-X	2,47	2,4*	53,8	7,37	14,53	20,53	19,8	1,13
4-16-3	1,93	1,87	61,27***°°°	8,87**°°	16,8**°°	24,8***°	23,87**	1,23
5-18-3	2,6	2,4*	53,07*°	8,13°	15,23	22,53	22,13	1,33
6-7-X	2,4	2,4	57,67***°°°	8,27°	15,53	22,27	21,6	1,27
6-16-39	2	1,87	48,07	7,2*	13,3	20,53*	20,4	1,12
8-3-013	2,4	2,4*	59,07***°°°	9,27***°°°	15,47	25,33***°	24,6***°	1,23
9-5-3	2,47	2,47	53,67	8,07	14,2	22	21,6	1,27
9-13-0	2,2	2,2	54,33*°	8,13°	16	21,87	21,13	1,22

Продолжение приложения 13

1	2	3	4	5	6	7	8	9
10-14-2	2,33	2,27	49,33	6,97*	14,73	19,07*°	18,4*°	1,07
11-9- <i>Xa</i>	2,47	2,47*	51,33	7,63	15,53	21,07	20,73	1,24
11-13- <i>Xa</i>	2,53	2,53*	46,8**°	6,7***	13,2	19,6**°	18,27***°°	0,9***°°
11-17-3	1,87	1,8	49,2	7,43	14,73	21,33	20,73	1,26

Примечание: к Биос 1 * – уровень вероятности $P \geq 0,95$,

** – уровень вероятности $P \geq 0,99$,

*** – уровень вероятности $P \geq 0,999$,

к Нур (st) ° – уровень вероятности $P \geq 0,95$,

°° – уровень вероятности $P \geq 0,99$,

°°° – уровень вероятности $P \geq 0,999$.

Контрольный питомник мутантов ячменя сорта Биос 1, М₅



Приложение 15

Колосья ячменя сорта Биос 1 (справа) и мутанта 4-16-3 (слева), выделенного в варианте 1 н Na_2CO_3 , М₆, 2014 г.



Растения ячменя сорта Биос 1 (слева) и мутанта 4-16-3 (справа), выделенного в варианте 1 н Na_2CO_3 , M_6 , 2014 г.





РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ НАУК

ГОСУДАРСТВЕННОЕ НАУЧНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ

**ВСЕРОССИЙСКИЙ НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ
ИНСТИТУТ РАСТЕНИЕВОДСТВА им. Н.И. ВАВИЛОВА**

190000, Санкт-Петербург, ул. Большая Морская, 42, 44

Телефон: 314-79-48, 314-22-34

Факс: 571-87-28

E-mail: office@vir.nv.ru

7.12.2017.

№

На №

Справка

Справка дана аспиранту кафедры Биологии растений, селекции и семеноводства и микробиологии Вятской государственной академии Жилину Николаю Александровичу в том, что полученные им мутанты ярового ячменя сорта Биос 1 (Мутант 2-26-0, Мутант 2 -52-3, Мутант 4 -9-3, Мутант 5-19-3, Мутант 6-15-3, Мутант 7-26-39, Мутант 8-28-3, Мутант 9-7-3, Мутант 9-13-0, Мутант 11-13-Ха, Мутант 11-20-3, Мутант 12-26-3) включены в коллекцию ячменя ВИР и по результатам изучения будут разосланы в селекцентры РФ для использования в качестве исходного материала при создании новых сортов.

Заведующий отделом
Генетических ресурсов
овса, ржи, ячменя ВИР,
доктор биол. наук

И.Г.Лоскутов

Колосья ячменя сорта Биос 1 (справа) и мутанта 6-7-Х (слева), выделенного в варианте С.з. + ДКС, М₆, 2014 г.



Приложение 19

Растения ячменя сорта Биос 1 (слева) и мутанта 6-7-Х (справа), выделенного в варианте С.з. + ДКС, М₆, 2014 г.



**ФГБУ "ГОСУДАРСТВЕННАЯ КОМИССИЯ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ ПО
ИСПЫТАНИЮ И ОХРАНЕ СЕЛЕКЦИОННЫХ ДОСТИЖЕНИЙ"**

*107996, г. Москва, Орликов пер., 1/11
Тел.: +7(495) 604-83-70, +7(495) 411-83-66; E-mail: gsk@gossortrf.ru*

УВЕДОМЛЕНИЕ О ПРИЕМЕ ЗАЯВКИ

Кому : ФГБОУ ВО ВЯТСКАЯ ГОСУДАРСТВЕННАЯ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННАЯ
АКАДЕМИЯ
Адрес : 610017, Г.КИРОВ, ОКТЯБРЬСКИЙ ПР-Т, 133

Культура **Ячмень яровой**
Сорт / Гибрид **ПАМЯТИ ДУДИНА**

Ваша заявка на выдачу патента прошла процедуру предварительной экспертизы.

Заявке присвоен № **82980 / 7954589**
Год начала испытаний **2021**

Дата регистрации **30.11.2020**
Дата приоритета **30.11.2020**

Решение по Вашей заявке будет принято после:

В установленные сроки Вам необходимо оплатить соответствующие госпошлины и
выслать копии платежных поручений в отдел Регистрации Госкомиссии. Размер пошлин
указан в рублях:

4 Экспертиза селекционного достижения на новизну	руб. 330
5 Испытание селекционного достижения на отличимость, однородность и стабильность	5280

Пошлины принимаются на прилагаемый счет.

Платеж производится отдельно по каждому заявленному селекционному достижению
В платежном поручении необходимо указать код госпошлины в соответствии с положе-
нием о патентных госпошлинах на селекционные достижения, культуру и название
сорта (гибрида), за который производится платеж.

" 29 " 12 2020

**НАЧАЛЬНИК ОТДЕЛА РЕГИСТРАЦИИ
И ГОСРЕЕСТРОВ**



О.М. ПЕРЦУХОВА

